

SIGNIFICADO EVOLUTIVO DE LA VARIACIÓN DE COLOR EN LOS ARTRÓPODOS: LECCIONES DE LAS ARAÑAS

Geoff Oxford

Department of Biology, University of York,
P. O. Box 373; York YO10 5YW, Reino Unido.
gso1@york.ac.uk

Resumen

Se revisa brevemente la naturaleza de la variación en los patrones de coloración de los artrópodos y se esbozan los procesos evolutivos responsables de los cambios en las frecuencias alélicas, así como los mecanismos capaces de mantener polimorfismos de coloración. Los cambios de color inducidos son relativamente comunes en las arañas y deben distinguirse, en los estudios evolutivos, de la variación con base genética. La limitación a un sexo de formas de color está extendida en las arañas y puede ser el resultado de la selección sexual o de la selección natural disruptiva. Estudios recientes han demostrado que la deriva genética puede ser un proceso evolutivo significativo, al menos, para la variación de color en una especie de araña y que, en otra especie, polimorfismos visibles superficialmente similares están controlados por sistemas genéticos muy diferentes. Estos resultados y conclusiones pueden ser válidos para los polimorfismos de color en otros taxones de artrópodos.

Palabras clave: Polimorfismo de color, Efecto fundador, Deriva genética, Cambio de color inducido, Selección natural, Limitación a un sexo.

Evolutionary significance of colour variation in arthropods: lessons from the spiders

Abstract

The nature of the variation in colour and pattern in arthropods is briefly considered and the evolutionary forces responsible for changes in allele frequencies, and mechanisms capable of maintaining polymorphisms, are outlined. Induced colour change in spiders is relatively common and must be distinguished from genetic variation in evolutionary studies. Sex limitation of colour morphs is widespread in spiders and may be a result of sexual selection or disruptive natural selection. Recent studies have demonstrated that genetic drift can be a significant evolutionary force acting on the colour variation in at least one spider species, and that superficially similar visible polymorphisms in another are controlled by very different genetic systems. These results and conclusions may apply also to colour polymorphisms in other arthropod taxa.

Key words: Colour polymorphism, Founder effect, Genetic drift, Induced colour change, Natural selection, Sex limitation.

Nota previa: las palabras señaladas con un asterisco (*) figuran en un glosario al final del artículo.

INTRODUCCIÓN

Como grupo, las arañas han sido ignoradas, hasta hace muy poco, como potenciales artrópodos modelo en los cuales estudiar los procesos evolutivos que operan sobre la variación intraespecífica visible. Aún así, las investigaciones sobre la coloración de las arañas tienen una historia larga y distinguida. Por ejemplo, uno de los primeros estudios sobre selección sexual se basó en el dimorfismo sexual de color exhibido por muchas arañas saltarinas (Salticidae) (Peckam & Peckam, 1889, 1890). Dicho trabajo sirvió para resaltar los principios expuestos en el libro de Charles Darwin sobre el tema, publicado sólo unos pocos años antes (1871). Antes de pasar a explorar las implicaciones del trabajo reciente sobre la evolución de la variación de color en las arañas es necesario proporcionar una base sobre la naturaleza de la variación intraespecífica y los tipos de procesos evolutivos que actúan sobre ella.

VARIACIÓN GENÉTICA INTRAESPECÍFICA

Las diferencias entre individuos de la misma especie en los patrones de coloración han atraído el interés de los naturalistas durante siglos. Una de las pasiones de los lepidopterólogos de los siglos XVIII y XIX era reunir una gran colección de ejemplares de mariposas y polillas que difiriesen en apariencia de su 'tipo' habitual. Parte de dicha variación no tiene un origen genético y puede deberse a daños físicos o a exposición a extremos de temperatura durante el desarrollo del adulto. Los cambios de color con base genética son mucho más interesantes, porque proporcionan la materia prima sobre la cual puede actuar la selección natural (y otros procesos evolutivos, como se verá más adelante) y conducir, de ese modo, al cambio evolutivo.

Las diferencias genéticas entre individuos se dividen, de modo clásico, en aquéllas causadas por los efectos acumulados de alelos* en muchos loci (poligenes), cada uno de los cuales

tiene sólo un pequeño efecto sobre el fenotipo* externo, y aquéllas causadas por uno o más loci, cuyos alelos tienen efectos fenotípicos apreciables y producen variación fenotípica discontinua (formas). Aunque esta división es arbitraria resulta, no obstante, conveniente porque se requieren distintas metodologías estadísticas para su análisis teórico y práctico. Un ejemplo de los efectos acumulados de muchos loci lo proporciona el grado de punteado en la mariquita *Propylea punctata* (Majerus, 1994). Por otra parte, la variación de color en la géométrica del abedul, *Biston betularia*, es un caso clásico en el que la forma melánica (*carbonaria*) y la forma moteada, pálida (*typica*) están controladas por dos alelos en un locus* (Majerus, 1998). A la hora de proporcionar caracteres para su estudio, la variación discontinua tiene las ventajas adicionales de que el fenotipo se ve normalmente poco influido por los factores ambientales y de que el sistema genético es a menudo relativamente simple (quizá con sólo un locus y un número pequeño de alelos). Esto permite deducir el genotipo* a partir del fenotipo, al menos para algunas de las formas. Durante muchas décadas, esta forma de variación visible proporcionó virtualmente el único modo de estudio de los cambios evolutivos en loci particulares, en poblaciones naturales.

A los dos tipos principales de variación genética se añade el fenómeno del dimorfismo sexual para los patrones de coloración. Éste se produce cuando las hembras muestran un diseño y los machos otro (por ejemplo, sólo los machos de la mariposa aurora, *Anthocharis cardamines*, tienen los extremos de las alas de color anaranjados). Normalmente, este tipo de variación intraespecífica está causada por alelos o loci que son sensibles al ambiente hormonal presente en uno u otro sexo (limitación a un sexo). Así, aunque ambos sexos poseen el potencial genético para producir ambos diseños de color, aquél realmente expresado viene determinado por la presencia de hormonas sexuales masculinas o femeninas. La variación de color también puede depender de genes en los cromosomas sexuales (ligamiento* al sexo). Por ejemplo, el rasgo 'ojos blancos' en la mosca del vinagre, *Drosophila melanogaster*, está causado por un locus situado en el cromosoma X. A diferencia del caso de limitación a un sexo, los caracteres ligados al sexo pueden aparecer en ambos sexos, pero con frecuencias diferentes (Hedrick, 1983).

Las raras aberraciones tan apreciadas por los lepidópteros de antaño, sea cual sea su base genética, son a menudo tan infrecuentes que constituirían un mal sistema modelo para el estudio de fenómenos evolutivos. Sin embargo, en muchas especies existe variación discontinua para los patrones de coloración, en la cual dos o más de los alelos responsables aparecen con frecuencia apreciable dentro de una población, dando lugar a un **polimorfismo* genético** (Ford, 1940). Esta situación puede surgir por medio de dos procesos diferentes. Si una forma previamente rara se vuelve ventajosa, quizás debido a un cambio en las condiciones ambientales, aumentará en frecuencia como resultado de la selección natural y finalmente reemplazará a la forma previamente común. Esto produce un **polimorfismo transitorio**, en el cual ambas formas están presentes con frecuencia alta durante un corto lapso temporal (cuya duración depende de la ventaja relativa del alelo favorecido) y durante el cual sus frecuencias están en constante cambio. Estos polimorfismos son consecuencia inevitable de la selección direccional, pero son efímeros. Por el contrario, en los **polimorfismos en equilibrio** las frecuencias de cada forma permanecen constantes durante lapsos considerables de tiempo, normalmente como resultado de un equilibrio entre las ventajas y las desventajas de las diferentes formas.

En el caso de un polimorfismo en equilibrio, la diferencia en apariencia entre individuos es un aspecto fundamental de la población, y la disponibilidad de variantes genéticas permite analizar el funcionamiento del sistema con respecto a los procesos evolutivos implicados. Los polimorfismos genéticos han proporcionado la base para muchos de los avances en la comprensión de la Genética Ecológica realizados en el siglo XX. Muchos de los organismos utilizados en dichos estudios han sido artrópodos, especialmente insectos, y, entre éstos, han predominado los lepidópteros (por ejemplo, Ford, 1975; Majerus, 1998).

MANTENIMIENTO DE LA VARIACIÓN INTRAESPECÍFICA

La frecuencia de las diversas formas dentro de una población natural está determinada por cierto número de factores evolutivos, predominantemente el azar (deriva genética), la migración y la selección natural. Por ejemplo, dos (o más) formas de color pueden ser esencialmente equivalentes en términos de su eficacia biológica* bajo todas las circunstancias. En este caso, la selección natural no es capaz de diferenciar entre ellas y otros procesos deben ser responsables de sus frecuencias dentro de una población. Si la población es muy grande y la migración desde otras poblaciones es mínima, entonces las frecuencias de cada forma tenderán a permanecer más o menos constantes a lo largo de las generaciones. Por el contrario, si el tamaño de la población es pequeño, las frecuencias alélicas (y, por tanto, las frecuencias de las formas) tenderán a cambiar como resultado estadístico del muestreo. La composición del pequeño número de copias que se transmiten a la siguiente generación puede no reflejar de modo preciso, por azar, la composición de alelos presente en la población progenitora. Por tanto, las frecuencias alélicas cambiarán de un modo impredecible de una generación a la siguiente hasta que finalmente uno u otro alelo desaparezca definitivamente de la población (Hedrick, 1983). Aunque la deriva genética en poblaciones de tamaño finito es una certeza teórica, fue relegada por muchos biólogos (por ejemplo, Ford, 1975; Cain & Provine, 1991) a un papel evolutivo secundario y poco importante una vez se constató al comienzo de este siglo el poder potencial de la selección natural en su acción sobre la variación visible en algunas poblaciones naturales. Actualmente se sabe que la deriva genética representa una potente fuerza en la evolución molecular (por ejemplo, Li & Graur, 1991), pero todavía es un tema controvertido en qué medida ha tenido influencia en la variación fenotípica visible.

El efecto neto de la deriva genética es el aumento de la variación en las frecuencias alélicas entre poblaciones locales. Por el contrario, la migración entre poblaciones contribuye a reducir las diferencias entre las mismas. Para caracteres selectivamente neutros, el grado de diferenciación poblacional dependerá del tamaño de la población local y del flujo genético (migración) entre poblaciones en cada generación.

Para la variación genética muy visible, uno podría esperar *a priori* diferencias de eficacia biológica entre fenotipos, de modo que los polimorfismos fuesen mantenidos en un estado de equilibrio por alguna forma de selección natural. Existe cierto número de maneras en las que la selección natural puede ocasionar dicho efecto pero posiblemente las más comunes son: la ventaja de los heterocigotos*, la selección diferencial en ambientes próximos ligados por migración, y diversas formas de selección negativa dependiente de la frecuencia. La **ventaja del heterocigoto**, como su nombre indica, se produce cuando un heterocigoto posee mayor eficacia biológica que cualquiera de los homocigotos* (tomando el modelo más simple de un solo locus con dos

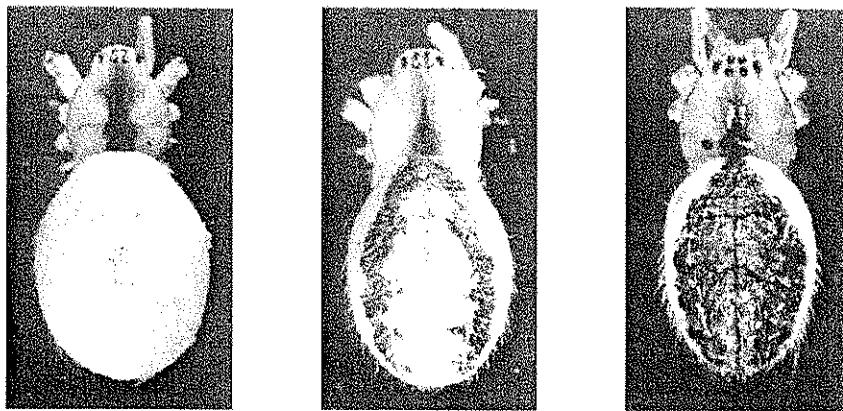


Fig. 1.- Las tres formas de color de la 'araña de rayas multicolores', *Enoplognatha ovata*. De izquierda a derecha, amarilla (forma *lineata*), rayada (forma *redimita*) y roja (forma *ovata*). En vivo, las áreas pálidas del opistosoma son amarillas y las áreas oscuras, rojas (reproducido, con permiso, de Oxford, 1993).

Fig. 1.- The three colour morphs of the candy-striped spider, *Enoplognatha ovata* - from left to right, plain yellow (form *lineata*), striped (form *redimita*) and plain red (form *ovata*). The pale areas of the opisthosoma are yellow in life, and the dark areas red. (Reproduced with permission from Oxford, 1993).

alelos). Para demostrar la ventaja del heterocigoto, los heterocigotos deben ser distinguibles de ambos homocigotos (en el sistema más simple) y debe demostrarse su mayor eficacia biológica, o bien deben demostrarse diferencias de eficacia biológica en proles segregantes en las cuales los genotipos pueden inferirse de los fenotipos. Un ejemplo de ventaja del heterocigoto en la que todos los genotipos son diferenciables se da en la variación visible presente en el isópodo marino *Tisbe reticulata* de la laguna de Venecia. Incluso en este caso, la selección se ha demostrado sólo en el laboratorio (Battaglia, 1958).

La **selección diferencial** en distintos ambientes con flujo genético entre ellos es una explicación probable para la distribución de las formas pálida y melánica de la polilla *Biston betularia* en áreas rurales e industriales de Gran Bretaña (Majerus, 1998). Muchas áreas rurales contienen bajas frecuencias de la forma melánica, y muchas áreas industriales contienen bajas frecuencias de la forma pálida, a pesar de la selección direccional contra ellas en dichos ambientes. Finalmente, la **selección negativa dependiente de la frecuencia**, debida a diversos mecanismos, es responsable, probablemente, del mantenimiento de un gran número de polimorfismos en la naturaleza. En este caso, la eficacia biológica de un genotipo (o alelo) es una función negativa de su frecuencia en la población, de modo que cuando es raro se encuentra en una posición ventajosa y cuando es común se encuentra en desventaja. En estos casos, la eficacia biológica asociada a un genotipo no es fija y puede variar constantemente según la composición de la población.

ESTUDIOS RECENTES CON ARAÑAS

¿Qué luz ha arrojado el estudio de las arañas sobre los aspectos más generales, recién tratados, del origen y mantenimiento de la variación de coloración en los artrópodos? Antes de tratar los mensajes que se desprenden de dos estudios recientes, conviene mencionar dos aspectos generales del color en las arañas.

Una revisión reciente de la literatura aracnológica (Oxford & Gillespie, 1998) ha revelado que el cambio de color inducido ambientalmente es sorprendentemente común. Especies de arañas de muchas familias diferentes pueden cambiar lentamente de color (normalmente, a lo largo de unos pocos días) de tal modo que pueden ajustarse a su fondo más precisamente. El sexo y el estado, o estados, de desarrollo en los cuales este cambio puede ocurrir varían con la especie; por ejemplo, en las arañas cangrejo florícolas es sólo la hembra la que puede realizar un ajuste de color. En las arañas, el ajuste al color del fondo puede cumplir la doble función de hacer a la araña menos conspicua a sus depredadores (cripsis) y

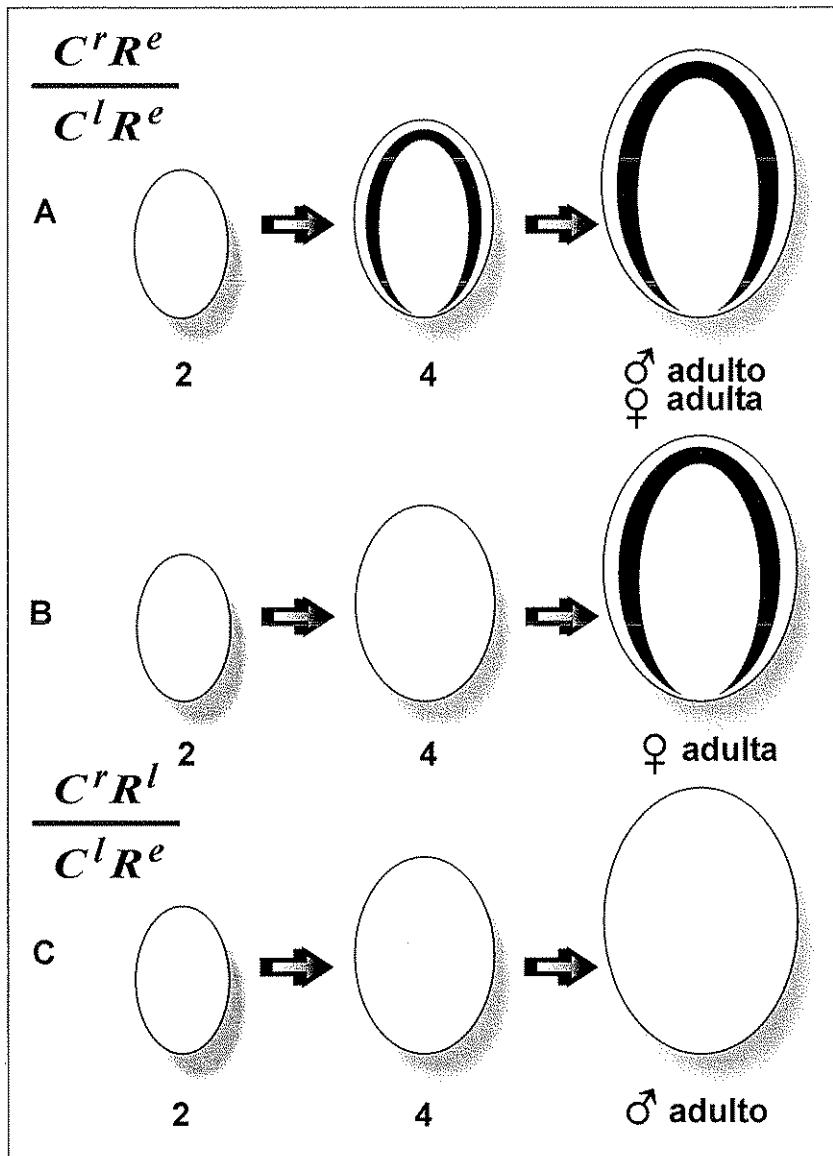
también menos evidente a sus propias presas (mimetismo agresivo). En otras arañas, el cambio de color puede ser casi instantáneo y esto es también una defensa contra los depredadores. Cuando es molestada, una araña de color plateado en la tela puede cambiar a un pardo terroso, y volverse inmediatamente invisible, en el momento en que salta al suelo (Oxford & Gillespie, 1998). La capacidad para cambiar de color de este modo está, en último extremo, determinada genéticamente, aunque el cambio inmediato de color no lo esté.

Un segundo aspecto intrigante del color en las arañas es la presencia de dimorfismo sexual en determinadas familias. En las especies con gran agudeza visual, por ejemplo, las arañas saltarinas (Salticidae) y las arañas lobo (Lycosidae), este dimorfismo, a menudo muy marcado, puede explicarse más fácilmente mediante selección sexual a través de la elección femenina (Jackson, 1982). No obstante, en las arañas el dimorfismo sexual de color se encuentra presente en familias con una visión muy limitada, por ejemplo en las arañas cangrejo (Thomisidae) y aquí la selección sexual es una explicación improbable. En estos casos, parece mucho más plausible que las diferencias sexuales en color sean resultado del uso por parte de los machos de un hábitat diferente al de las hembras adultas. En muchas arañas cangrejo, por ejemplo en *Misumena vatia*, las hembras cazan en lugares expuestos sobre las flores donde sus colores, normalmente crípticos (y la capacidad para ajustarse, en cierta medida, al color de fondo), cumplen al menos dos funciones, como se mencionó antes. Por otro lado, los machos adultos pasan gran parte del tiempo sobre el suelo, o en estratos inferiores de la vegetación, mientras buscan a las hembras, y donde su coloración más oscura y disruptiva puede hacerles menos visibles a los depredadores visuales.

Dos ejemplos

- **La 'araña de rayas multicolores', *Enoplognatha ovata* (Theridiidae)**

Enoplognatha ovata ha sido objeto de investigación al menos desde los años 30, principalmente por su notable polimorfismo de color (Fig. 1). Dicho polimorfismo está presente en todo el área de distribución natural de la especie en el Viejo Mundo, así como en poblaciones introducidas de Norteamérica (Oxford & Reillo, 1994). El hecho de que los pigmentos rojo y amarillo que configuran las tres formas de color resalten aún más por estar superpuestos a un fondo blanco de guanina conduce a la conclusión de que la apariencia visible de estas formas es importante (Oxford, 1998). Los experimentos de cruce han demostrado que las tres formas están controladas por tres alelos en un solo locus, con una jerarquía de dominan-

**CUADRO 1**

Genética del patrón de coloración en la 'araña de rayas multicolores', *Enoplognatha ovata* (Oxford, 1983).

Todas las arañas recién salidas del capullo de huevos (segundo instar) son amarillas. Aquellas homocigóticas para el alelo amarillo (*lineata* - *l*) en el locus para el color (*C*) permanecen de color amarillo durante toda su vida; éste es el alelo recesivo basal. La expresión de los fenotipos con pigmentación rojiza controlados por el alelo rayado (*redimita* - *r*) y el alelo rojo (*ovata* - *o*) en el locus *C* depende del alelo presente en un supuesto locus regulador (*R*) estrechamente ligado a *C*. Los alelos en el locus *R* determinan si el pigmento rojo se deposita en un estado temprano (alelo *e*) o tardío (alelo *l*) del desarrollo. Cuando el alelo para la pigmentación rojiza está en el mismo cromosoma que el alelo regulador temprano, el pigmento rojo se deposita en el tercer o cuarto instar, tanto en machos como en hembras (secuencia A en la figura). Sin embargo, cuando el alelo para la pigmentación rojiza está en el mismo cromosoma que el alelo regulador tardío, el pigmento rojo se deposita sólo tras la muda final y sólo en las hembras (es decir, la pigmentación está limitada a un sexo, el femenino) (secuencias B y C en la figura). Puede demostrarse que estos machos aparentemente *lineata* llevan el alelo *C'* si se cruzan con hembras recesivas *lineata*. Los números en la figura se refieren a los instars.

cia simple en las hembras adultas; la forma roja (var. *ovata*) es dominante* sobre las otras dos, y la forma rayada (var. *redimita*) es dominante sobre la forma amarilla (var. *lineata*) (Oxford, 1983). Este sistema simple se ve complicado por la existencia de un segundo locus genético que puede afectar la expresión del color en algunos machos (Cuadro 1).

Hay cuatro aspectos del polimorfismo que sugieren poderosamente que la variación genética es mantenida por algún tipo de selección natural. En primer lugar, el polimorfismo es ubicuo en todo el área de distribución de la especie. Virtualmente en todas las poblaciones, no importa lo pequeñas que sean, están presentes al menos las formas amarilla y rayada; la forma roja es más esporádica. En segundo lugar, en la gran mayoría de las poblaciones el orden de abundancia de las formas es amarilla > rayada > roja, es decir, la forma recesiva* basal es la más común y la dominante es la más rara. En tercer lugar, al menos en Gran Bretaña existen gradientes geográficos a gran escala en los cuales la frecuencia de las distintas formas está relacionada con variables climáticas (Oxford, 1985a). Finalmente, el polimorfismo es compartido por una especie emparentada, *E. latimanus*, en la cual la forma amarilla aparece de nuevo casi siempre en mayor frecuencia que la forma rayada (en esta especie la forma roja es extremadamente rara; sólo se ha documentado un indivi-

duo). Este polimorfismo compartido implica que el fenómeno estaba presente en el ancestro común del que evolucionaron ambas especies.

A pesar de estas poderosas y acumulativas líneas de evidencia para el mantenimiento selectivo de la variación de color, sorprendentemente existe poca indicación de la acción de la selección natural dentro de las poblaciones locales. Entre 1970 y 1989 se tomaron muestras de *E. ovata* cada verano (es decir, cada generación) en cierto número de sitios adyacentes distribuidos principalmente a lo largo de las cunetas de un trozo de carretera de 1,6 km en Nidderdale, Yorkshire, Reino Unido (Oxford & Shaw, 1986). Las cunetas estaban limitadas por muros de piedra tras los cuales crecía pasto o brezal, ambos inadecuados para la araña. Cada sitio consistía normalmente en un parche de vegetación planifolia separado de otros parches similares por vegetación gramínoide tupida. Las densidades de arañas eran altas en cada sitio, pero muy bajas entre ellos. Esto se debe a que las hembras grávidas construyen una cámara de cría para su capullo de huevos dentro de hojas enrolladas (Oxford, 1993). Cada año, se estimó la frecuencia de cada forma mediante el muestreo sistemático y no destructivo de todas las hojas enrolladas de cada sitio.

En total se tomaron muestras en 33 sitios a lo largo de la carretera, aunque no todos fueron visitados cada año (para

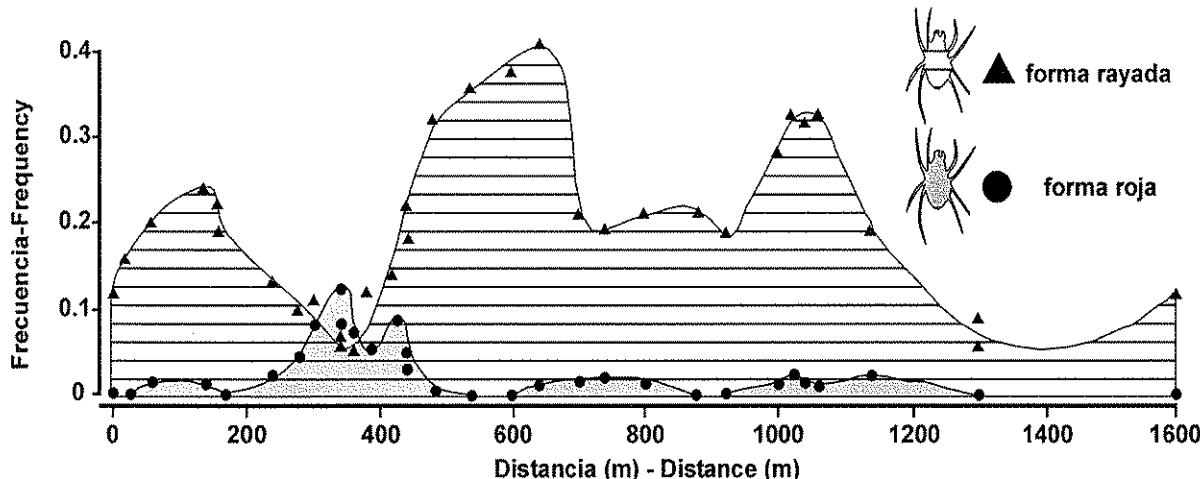


Fig. 2.- Frecuencia de las formas rayada (trama rayada horizontal, triángulos) y roja (trama gris, círculos) en poblaciones de *Enoplognatha ovata* situadas a lo largo de cunetas de un tramo de carretera de 1,6 km en Nidderdale, Yorkshire, Inglaterra. Los triángulos y círculos muestran la frecuencia en sitios particulares; las tramas indican tendencias generales (reproducido, con permiso, de Oxford, 1993).

Fig. 2.- Frequency of striped (horizontal shading, triangles) and plain red (grey, dots) morphs in populations of *Enoplognatha ovata* along the verges of a 1.6 km stretch of road in Nidderdale, Yorkshire, UK. Triangles and dots show frequencies in particular sites; the shading indicates broad trends. (Reproduced with permission from Oxford, 1993).

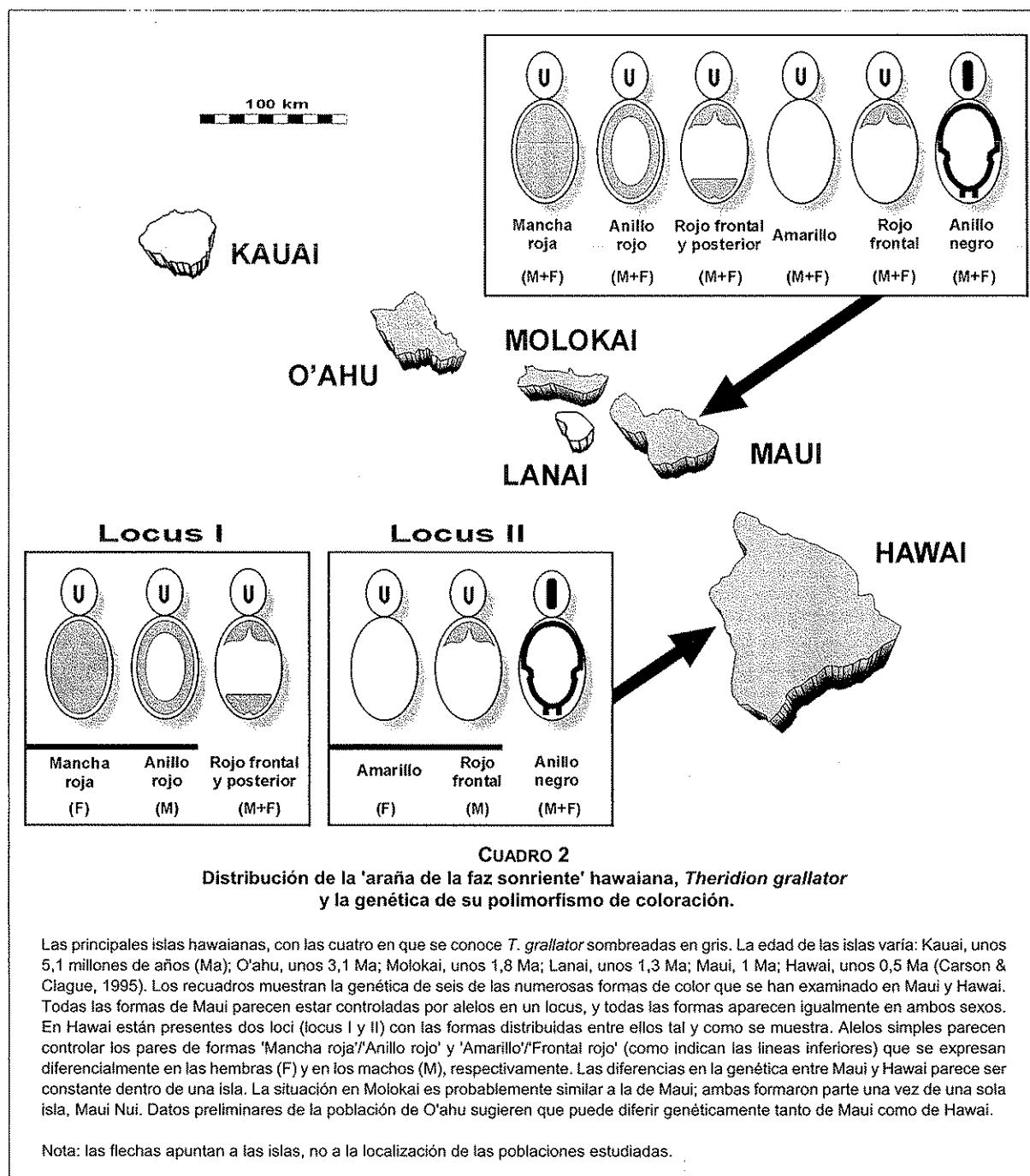
más detalles véase Oxford & Shaw, 1986). La figura 2 muestra la frecuencia media de las formas rayada y roja en todos los sitios, para todos los años estudiados. Resulta inmediatamente obvia la microdiferenciación extrema entre sitios distantes apenas unas decenas de metros. En realidad, en algunos casos la frecuencia de las formas difería entre sitios dentro de un mismo parche de vegetación. Este patrón tan particular de frecuencias en 'montaña rusa' persistió durante el estudio de 20 generaciones y, en realidad, sigue siendo reconocible en la actualidad. Estudios en otras partes de Gran Bretaña y en Norteamérica sugieren que una variación microgeográfica de ese tipo es la regla en esta especie, más que la excepción (por ejemplo Oxford, 1991; Wise & Reillo, 1985).

Una posible explicación para el notable patrón encontrado en Nidderdale es que la selección extremadamente local moldea la frecuencia de cada forma hacia algún óptimo, dentro de cada parche de vegetación. Esta hipótesis es improbable por una serie de razones. Por ejemplo, no existe relación entre diversos aspectos del ambiente y la frecuencia de las formas. Parches de vegetación aparentemente idénticos pueden alojar poblaciones con una frecuencia de formas de color muy diferente y, a la inversa, tipos de vegetación muy dispares, con todo lo que ello supone en términos de estructura de la vegetación, microclima, etc., pueden tener arañas con una frecuencia de formas muy similar. La gran estabilidad de la frecuencia de las formas durante largos períodos de tiempo, y su variación en el espacio, significa que la depredación diferencial no puede ser responsable. Naturalmente, podría argumentarse que existe algún aspecto del ambiente muy sutil, pero de importancia vital, que no ha sido identificado. Sin embargo, otra evidencia en contra de la acción de una intensa selección natural en esas poblaciones procede de experimentos de perturbación en los cuales se altera deliberadamente la frecuencia de las formas dentro de cada sitio. Si la selección natural fuese responsable de las frecuencias en un sitio particular, entonces debería restaurarse la mezcla previa de formas tras la perturbación. Estos experimentos demuestran que eso no ocurre. Al manipular las poblaciones, las nuevas frecuencias persisten durante muchas generaciones posteriores (Oxford & Shaw, 1986). Los lento cambios posteriores son resultado, probablemente, de migración hacia y desde los sitios experimentales, mas que de la selección natural, debido

a que los cambios no tienen lugar en una dirección que tienda a restaurar las frecuencias previas de las distintas formas. Conclusiones similares fueron obtenidas por Reillo & Wise (1988) tras un experimento de manipulación a gran escala realizado en Norteamérica con *E. ovata*. La ausencia de selección natural significativa en las poblaciones de Nidderdale también viene sugerida por los resultados de un modelo matemático que simulaba el cambio en las frecuencias alélicas dentro de los sitios a lo largo del tiempo. Este modelo incorporó información sobre las estimas anuales del tamaño poblacional y demostró que las fluctuaciones entre años en la frecuencia del alelo amarillo eran totalmente compatibles con una hipótesis basada en la deriva genética de alelos neutros (Oxford & Shaw, 1986).

Si la selección natural no es importante, es decir, si las formas visibles son selectivamente neutras, ¿cómo llegó a generarse la distribución en 'montaña rusa'? Parece probable que la distribución espacial de la frecuencia de las formas observada actualmente en Nidderdale sea un legado de una seria perturbación de las cunetas ocurrida durante una gran obra en las carreteras al final de los años 40. Esto tuvo lugar durante el invierno, momento en que *E. ovata* está representada por individuos de segundo instar que invernaron cerca de las raíces de la vegetación. Durante las obras, la mayoría de las arañas podrían haber muerto enterradas, pero quizás algunas poblaciones pequeñas sobrevivieron y desarrollaron diferentes frecuencias de formas, como resultado de deriva genética intermitente. A medida que la vegetación de la cuneta reaparecía, las arañas podrían haberse dispersado desde los focos supervivientes y creado los patrones a mayor escala que se observan en la actualidad. Naturalmente, esta es una explicación de carácter histórico que siempre es, por su misma naturaleza, insatisfactoria. No obstante, el estudio de otros polimorfismos en estas mismas poblaciones también mostró una notable variación geográfica en la frecuencia de las distintas formas, como cabría esperar de acuerdo con la hipótesis propuesta (Oxford, 1985b, 1989 y datos no publicados).

Aunque los patrones básicos de frecuencia de variantes descritos en los párrafos anteriores persistieron durante el periodo de estudio de 20 años, existe evidencia de que los máximos y mínimos están convergiendo gradualmente



(Oxford & Shaw, 1986). Así, en los sitios que partían de una frecuencia relativamente alta del alelo amarillo, la frecuencia ha descendido gradualmente con el tiempo, y lo contrario ha ocurrido en aquellos sitios que tenían baja frecuencia relativa de ese alelo. Este equilibrio gradual de la frecuencia de las distintas formas es casi seguramente resultado de una pequeña cantidad de migración entre poblaciones.

- La 'araña de la faz sonriente' hawaiana, *Theridion grallator* (Theridiidae)

Theridion grallator es endémica de cuatro islas del archipiélago de las Hawaï (Cuadro 2), donde habita el envés de hojas en bosques naturales, húmedos y mésicos. En todas las poblaciones examinadas hasta ahora, esta especie exhibe una sorprendente variedad de formas de color polimórficas (para una figura en color, véase Oxford & Gillespie, 1996a). El nombre

común de 'araña de la faz sonriente' procede del patrón de rojo y negro ostentado por una de las formas (Rojo frontal, Fig. 3). Al igual que en *E. ovata*, la forma más común es amarilla y supone un 70% de cualquier población. En las restantes formas, llamadas estampadas, existen manchas de pigmento rojo o negro sobreimpuestas sobre ese fondo amarillo. Se han empleado tanto experimentos de cruzamiento en el laboratorio como la recolección en el campo de madres junto con sus huevos o ninfas ya eclosionadas para estudiar el control genético de algunas de estas formas de color. La atención se ha centrado en las arañas de la población Waikamoi en la isla de Maui y de la población Thurston en la isla de Hawaï. Se ha encontrado que todas las formas examinadas en Maui parecían estar controladas por alelos en un solo locus autosómico* (Oxford & Gillespie, 1996a) y se expresaban en ambos sexos (véase el Cuadro 2). La forma 'Amarillo' es el recesivo* basal a todas las formas estampadas.

Para nuestra sorpresa, la genética de formas de Hawái visualmente idénticas a las de Maui resultó ser muy diferente (Oxford & Gillespie, 1996b). Aquí existió clara evidencia de la existencia de dos loci autosómicos (locus I y II) no ligados, que controlaban la variación de color. Lo que es más, en Hawái algunas formas de color, encontradas en ambos sexos en Maui, están restringidas bien a los machos o bien a las hembras (Cuadro 2). Para complicar las cosas aún más, existe evidencia firme de que los dos conjuntos de fenotipos limitados a un sexo están controlados por alelos de loci diferentes. Estos patrones de expresión genética se mantienen en la descendencia de los cruzamientos entre islas, lo cual sugiere que no son afectados demasiado por otras diferencias genéticas que puedan haber aparecido entre las dos poblaciones (Oxford & Gillespie, 1996c). Estudios menos detallados de las arañas de otras poblaciones de Maui y Hawái indican que esas características están extendidas en cada isla. Por ejemplo, en todas las poblaciones examinadas en Hawái 'Amarillo' parece estar limitado a las hembras, y 'Rojo frontal' a los machos.

Las islas Hawái son volcánicas y se han formado secuencialmente (Carson & Clague, 1995). *T. grallator* debe haber colonizado Hawái desde otra isla: la fuente más probable es Maui, la isla inmediatamente más antigua de la cadena (Funk & Wagner, 1995) (Cuadro 2). Si éste ha sido el caso, ¿cómo se explican las sustanciales diferencias en la genética del color entre Maui y Hawái? La hipótesis más simple es que la población de Hawái fue fundada a partir de un número muy pequeño de inmigrantes transportados de algún modo desde Maui; el brazo de mar entre ambas islas puede haber tenido sólo 13 km de ancho hace 370 mil años (Carson & Clague, 1995). Dentro de esa diminuta población fundadora deben haber ocurrido considerables cambios genéticos hasta producir el modo de herencia presente actualmente en Hawái. A medida que la población inicial se extendía para colonizar los hábitats adecuados, la nueva arquitectura genética que subyace a la variación de color se habría extendido a toda la isla. No obstante, esta hipótesis debe considerarse provisional. Es posible que existan en Maui pequeñas poblaciones no investigadas que posean el modo de herencia de Hawái, y que haya sido de ellas de donde procedieron los primeros colonizadores hawaianos. Incluso en este caso, aún queda por responder a la cuestión de cómo acontecieron los múltiples cambios genéticos, hayan ocurrido éstos en una población aislada de Maui antes de la colonización de Hawái, o durante el propio evento de colonización. Misteriosamente, la evidencia preliminar de la isla de O'ahu sugiere que la genética del polimorfismo es, una vez más, muy diferente. Si esto se confirma, podría indicar que la transición genética Maui - Hawái no fue la primera que afectó al control del polimorfismo durante la historia evolutiva de *T. grallator*.

Dejando a un lado los detalles del control genético de la variación visible, uno puede preguntarse si existe alguna evidencia de que el polimorfismo esté mantenido por selección natural y, si es así, cuál es el significado adaptativo de tan exuberante variación de color. Como se ha mencionado anteriormente, la forma 'Amarillo' ('Amarillo' + 'Rojo frontal' en Hawái) supone el 70% de los individuos en las poblaciones investigadas hasta el momento. El restante 30% comprende una mezcla de diferentes formas estampadas, cada una de ellas con una frecuencia bastante baja. La aparente constancia de la frecuencia de 'Amarillo' frente a las formas estampadas podría haberse producido al menos de dos maneras. En primer lugar, podrían existir altos niveles de flujo genético dentro y entre islas, de modo que todas las poblaciones han llegado a tener aproximadamente la misma frecuencia de cada forma. En segundo lugar, en ausencia de flujo genético significativo, la

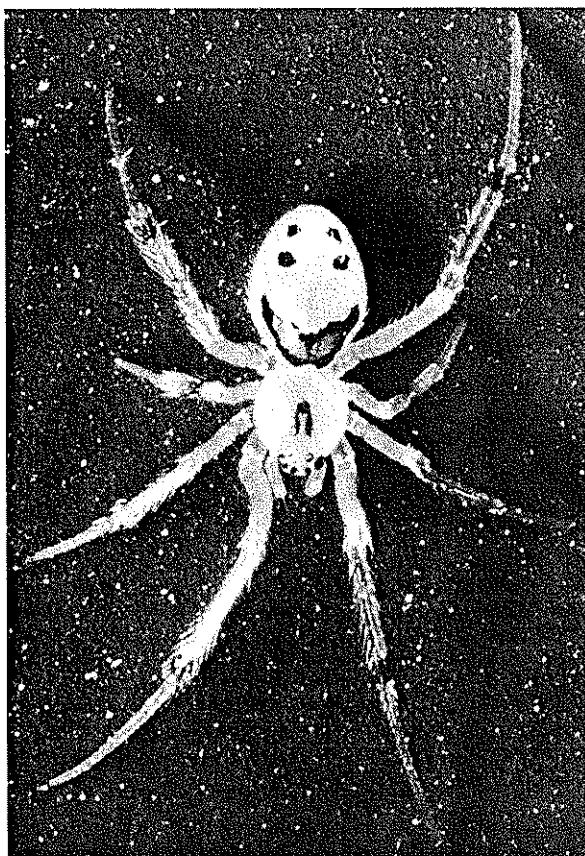
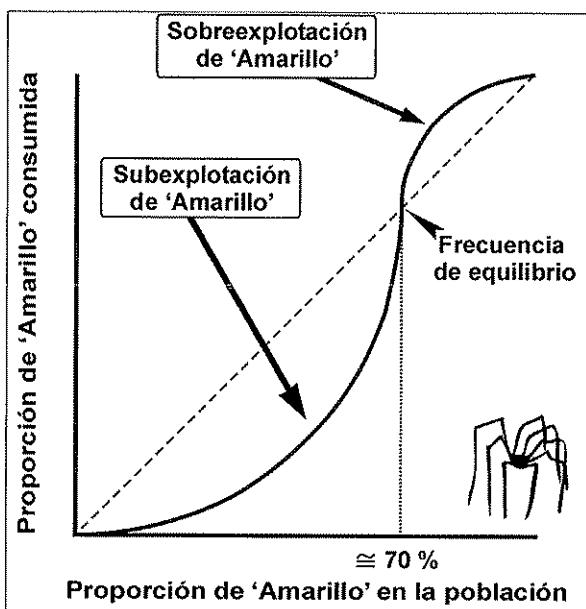


Fig. 3.- La forma con faz sonriente ('Rojo frontal') que da nombre a la araña de la 'faz sonriente' hawaiana, *Theridion grallator*, fotografiada en el bosque Kolekole, Molokai. En vivo, la 'boca' es roja con un ribete negro, y los 'ojos' y 'cejas' son negros, todo ello sobre un fondo amarillo.

Fig. 3.- The happy-face morph (Red front) of the Hawaiian happy-face spider, *Theridion grallator*, from Kolekole Forest, Moloka'i. In life the 'mouth' is red with a rim of black, and the 'eyes' and 'eyebrows' are black, all on a yellow translucent background.

proporción estable entre 'Amarillo' y las formas estampadas podría reflejar la existencia de selección natural a favor de esta mezcla concreta en cada población. Si realmente existiese suficiente flujo genético como para producir la uniformidad de esta proporción entre Maui y Hawái, uno no esperaría el mantenimiento de las claras diferencias genéticas propias de cada isla que ya se han mencionado. También ocurre que la composición exacta, dentro de la clase de las formas estampadas, puede ser bastante diferente entre poblaciones, lo cual sugiere una vez más que el flujo genético no es suficientemente grande para generar la uniformidad observada de la proporción 'Amarillo': estampados. Un modo indirecto de abordar el problema es examinar una serie de loci en los cuales se sospeche que la variación es selectivamente neutra, o casi. El grado de diferenciación poblacional mostrado por esos loci reflejará el equilibrio entre la deriva genética dentro de las poblaciones y el flujo genético entre ellas. Si la variación de color muestra una diferenciación significativamente menor entre poblaciones que esos 'marcadores neutros', eso sería una indicación de la presencia de algún tipo de selección global para una proporción 'Amarillo': estampados similar entre poblaciones. Los resultados de un estudio reciente del estilo apuntado fueron tajantes; la selección natural está realmente operando sobre las proporciones de 'Amarillo' respecto a las otras formas para producir valores similares en todas las poblaciones (Gillespie & Oxford, 1998).

¿Cuál podría ser la naturaleza de esta selección? Se ha propuesto que podría estar implicado algún tipo de selección



CUADRO 3

Selección apostática y su posible papel en el mantenimiento del extenso polimorfismo de color en *Theridion grallator*.

Gráfica de la proporción hipotética de la forma 'Amarillo' presente en una población (el resto corresponde a los estampados) frente a la proporción consumida por aves. Si las aves comen las arañas al azar con respecto al color, deberían consumir las dos clases de color en proporción exacta a la que aparecen en la población (línea recta discontinua). Sin embargo, si 'Amarillo' está en un frecuencia relativamente baja en la población, los depredadores pueden formarse una imagen de búsqueda para la clase estampada y tenderán a ignorar y, por tanto, a consumir menos 'Amarillo' (la proporción de 'Amarillo' depredada se sitúa, por tanto, bajo la línea de depredación al azar). En este caso, 'Amarillo' goza de una ventaja selectiva y su frecuencia aumentará en la población. A la inversa, si 'Amarillo' se encuentra en una frecuencia relativamente alta en la población, los depredadores se formarán una imagen de búsqueda para esta forma y la depredarán en exceso, respecto a las formas estampadas (la proporción de 'Amarillo' depredada se sitúa, por tanto, por encima de la línea de depredación al azar). La selección apostática genera la curva mostrada, en forma de S. En el punto en que dicha curva corta la línea recta se producirá un equilibrio estable en el que ambas formas son selectivamente equivalentes. Las desviaciones de dicho punto generan fuerzas selectivas que restablecen el equilibrio.

El punto de equilibrio para las dos 'formas' bajo selección apostática depende de su visibilidad relativa, y no tiene por qué estar en el 50%. En el caso de *Theridion grallator*, 'Amarillo' es mucho más criptico cuando las arañas aparecen bajo hojas verdes (Oxford & Gillespie, 1998) y, posiblemente, también en los machos cuando vagan sobre la vegetación en busca de pareja. La visibilidad reducida de 'Amarillo' puede explicar por qué aumenta hasta una alta frecuencia ($> 70\%$) en una población antes de volverse desventajoso. Cuando 'Amarillo' está por encima del 70% existirá selección para *cualquier* forma de color diferente de 'Amarillo', y esto puede explicar por qué la mezcla de formas dentro de la clase estampada varía entre poblaciones.

dependiente de la frecuencia (Gillespie & Oxford, 1998). Durante dos años se examinaron los descendientes de hembras 'Amarillo' (es decir, recesivas basales) apareadas en la naturaleza en la población Waikamoi de Maui, con el fin de determinar si los individuos se habían apareado con un macho 'Amarillo' o uno estampado. En uno de los años, la proporción 'Amarillo': estampado fue aproximadamente 70:30 y se demostró que las hembras se habían apareado con los machos casi exactamente en esas proporciones, es decir, el apareamiento parecía hacerse al azar con respecto al color. En el otro

año, la frecuencia de la forma 'Amarillo' fue de un 85%, superior a la habitual. Bajo estas circunstancias se encontró que las hembras 'Amarillo' se habían apareado con los machos estampados, más escasos, casi con el doble de la frecuencia esperada dada la abundancia de éstos en la población. Estos datos sugieren que los machos estampados, más raros, gozaban de una ventaja en el apareamiento respecto a los inusualmente comunes machos 'Amarillo'. La ventaja de las formas de color raras desplazaría las frecuencias fenotípicas de la generación siguiente de nuevo hacia la proporción normal de 70:30, 'Amarillo': estampado.

Esta aparente ventaja del macho raro podría surgir por medio de varios mecanismos diferentes. Por ejemplo, durante el proceso de cortejo, las hembras pueden favorecer a los machos más raros, es decir, aquéllos que son diferentes de la forma más abundante, como se ha demostrado en algunas especies de moscas del vinagre (*Drosophila*) (por ejemplo, Knoppien, 1985; Salceda & Anderson, 1988). Una ventaja directa de este tipo es improbable en *T. grallator*. Las densidades de población son normalmente bajas y la probabilidad de que dos machos cortejen a una misma hembra simultáneamente, dándole la oportunidad de elegir, es muy pequeña. Además, *T. grallator* pertenece a una familia de agudeza visual poco desarrollada (Land, 1985) y casi con toda seguridad el cortejo se basa principalmente en señales vibratorias, más que visuales. Una explicación alternativa para el efecto del macho raro se basa en el hecho de que las hembras son sedentarias mientras que los machos vagan en busca de pareja y, como consecuencia, pueden quedar especialmente expuestos a la depredación por aves. La búsqueda de alimento puede conducir a una situación en la cual un depredador visual forma una 'imagen de búsqueda' para la forma de color más común en la especie presa y, como resultado, consume dicha forma en exceso respecto a su frecuencia real en la población (Gillespie & Oxford, 1998). De ello se desprende que las formas raras obtendrán una ventaja, al ser depredadas menos de lo esperado. Ésta es una forma de selección negativa dependiente de la frecuencia, denominada **selección apostática** (Clarke, 1962; Allen, 1988) (Cuadro 3).

Por tanto, cabe imaginar la siguiente situación. Los machos vagan en busca de hembras y la forma más común de lo normal ('Amarillo' en el segundo año de estudio) forma la base para una imagen de búsqueda desarrollada por las aves insectívoras. Éstas depredan en exceso la forma común ('Amarillo'), lo cual conduce a un enriquecimiento de las formas raras (estampadas) en la población de machos que sobrevive finalmente para aparearse con las hembras. Si esta hipótesis es cierta, podría explicar también por qué 'Amarillo' aparece normalmente en alta frecuencia en las poblaciones y por qué la mezcla de formas dentro de la clase estampada varía de una población a otra (Cuadro 3).

LECCIONES DE LAS ARAÑAS

Este capítulo comenzó esbozando algunas de las fuerzas que pueden actuar sobre la variación genética dentro de las poblaciones. Éstas pueden alterar las frecuencias alélicas y, por tanto, producir evolución. La presencia de polimorfismos de color en una gran variedad de artrópodos plantea de modo inmediato la pregunta sobre su significado adaptativo. Aquí, he expuesto algunas conclusiones de una reciente revisión sobre la coloración en las arañas y he descrito, con algún detalle, dos ejemplos concretos. En conjunto, estas investigaciones ilustran diversas características de los polimorfismos de color que pueden ser de aplicación más general dentro de los artrópodos.

Se ha demostrado que la capacidad para cambiar de color en el plazo de días, en unos casos, o instantáneamente, en otros, está taxonómicamente muy extendida en las arañas. En este aspecto, las arañas difieren de la mayoría de los artrópodos, probablemente como resultado del tegumento fino y elástico (y, en consecuencia, transparente) de su opistosoma, que permite grandes cambios de volumen tras la alimentación. Es esa transparencia la que permite la manifestación externa de cambios en la composición de los pigmentos (cambio de color lento) así como en la disposición de depósitos blancos o plateados de guanina (cambio de color instantáneo) (Oxford, 1998). El cambio de color en las arañas contribuye, en todos los casos, a aumentar la cripsis. Aunque algunos insectos pueden alterar su color como resultado del cambio ambiental, eso ocurre normalmente sólo tras la muda, y no dentro de un mismo instar. Por ejemplo, la langosta del desierto, *Schistocerca gregaria*, puede variar su color en respuesta a la densidad local (Wigglesworth, 1964) y el color pupal de la mariquita roja de siete puntos, *Coccinella 7-punctata*, depende de la temperatura (Majerus, 1994). No obstante, existen excepciones. Algunos escarabajos pueden alterar su color en cuestión de minutos en respuesta a cambios de humedad (Crowson, 1981). Muchos de estos cambios de color no vuelven al organismo menos visible respecto al fondo de un modo obvio y, al menos algunos, pueden reflejar, simplemente, cambios fisiológicos subyacentes desencadenados por perturbaciones ambientales. Se ha encontrado un ajuste al fondo dentro de un instar en cangrejos, *Carcinus maenas*, muy jóvenes, pero esa capacidad desaparece a medida que el caparazón se vuelve más opaco con la edad (Crothers, 1968).

La capacidad para cambiar de color en estas maneras significa que en los estudios evolutivos es esencial averiguar si los cambios de color observados son resultado de la plasticidad fenotípica de los individuos o una consecuencia de la acción de la selección natural sobre variantes de color determinadas genéticamente. Un ejemplo del problema lo proporciona el fenómeno del melanismo industrial en algunas áreas. *Drapetisca socialis* (Linyphiidae) es normalmente de color amarilloverdoso pálido a grisáceo con marcas que la hacen muy críptica sobre los troncos de los árboles. En un área del Norte de Inglaterra afectada por la contaminación aérea de las zonas industriales próximas, se encontró que hasta el 45% de los individuos eran de color negro uniforme y se sugirió la acción de la selección natural, ejercida por las aves insectívoras, para explicar dicha cripsis (Mackie, 1965). Sin embargo, esto no implica necesariamente un proceso evolutivo; algunos individuos pueden haber alterado simplemente su coloración para ajustarse al fondo oscurecido mediante procesos puramente fisiológicos (Oxford & Gillespie, 1998). Debe comprobarse la capacidad de esa especie de sufrir cambios de color fenotípicos, para poder evaluar adecuadamente el cambio de color observado.

La presencia de un dimorfismo sexual para el color en varias familias de arañas con mala agudeza visual exige explicaciones no relacionadas con la selección sexual. La hipótesis más plausible es que los hábitats ocupados por los machos y hembras adultos difieren lo suficiente como para que exista selección disruptiva sobre la coloración. Lo más probable es que esta selección sea impuesta por depredadores visuales, aunque la evidencia de ello es escasa. Las arañas pueden proporcionar sistemas modelo accesibles y manipulables con los cuales explorar el significado adaptativo del dimorfismo sexual en casos en que la selección sexual no parece importante. Los resultados de dichos estudios pueden ser aplicables, en términos generales, a una gran variedad de artrópodos terrestres. Por ejemplo, se ha sugerido que la

rareza del dimorfismo sexual para el color en los escarabajos es una consecuencia de su falta general de visión en color (Crowson, 1981). La explicación para aquellos casos en que sí existe dimorfismo podría muy bien ser la misma que en las arañas.

El estudio a largo plazo de la 'araña de rayas multicolores', *Enoplognatha ovata*, ilustra varias características que pueden ser comunes en los artrópodos. La presencia de idéntica variación de los patrones de coloración en dos especies estrechamente emparentadas es una prueba de la longevidad de dicho polimorfismo; debe haber estado presente en el ancestro del cual se originaron las dos especies existentes. Otros dos polimorfismos que afectan a la regulación del color y a la presencia de manchas negras también son comunes a más de una especie (Oxford, 1992). Por ejemplo, se encuentran polimorfismos ancestrales de coloración en los homópteros *Philaenus spumarius* y *P. signatus* (Halkka & Lalukka, 1969) y en isópodos marinos del género *Sphaeroma* (Ford, 1975). La persistencia de la variación polimórfica durante ese largo periodo de tiempo implica su mantenimiento selectivo en todos estos casos (Golding, 1992).

La sorprendente paradoja proporcionada por los estudios de *E. ovata* es que, aunque la selección actúa evidentemente para mantener el polimorfismo y en realidad determina el orden de abundancia de las formas dentro de las poblaciones locales, esto no se extiende aparentemente a la determinación precisa de sus frecuencias. Sin embargo, los patrones de variación exhibidos a niveles superiores tienen que ser una consecuencia de la selección natural. Así pues, ¿por qué es tan difícil detectar la selección directamente en esta especie? La hipótesis actualmente bajo investigación es que en realidad está actuando una potente selección natural, pero sólo cuando las frecuencias alélicas o de las formas se desplazan hacia valores extremos. Bajo esas circunstancias, surgen presiones selectivas que impiden la pérdida de alelos de color de la población (un 'polimorfismo protegido*', sensu Prout, 1968). A frecuencias intermedias de las distintas formas, la selección es tan débil que es indetectable en los experimentos de perturbación. Si este argumento resulta ser cierto, los alelos de color pueden, de hecho, ser selectivamente neutros en la mayor parte de las poblaciones y durante la mayor parte del tiempo. El mensaje es, por tanto, que a pesar de las diferencias altamente visibles entre formas, la selección no tiene por qué ser siempre fuerte y demostrable. Esta conclusión podría aplicarse también a otros polimorfismos en artrópodos y ayuda a ponderar las conclusiones de investigaciones pasadas, como las realizadas sobre la geometra del abedul, *Biston betularia*, y la mariquita de dos puntos, *Adalia bipunctata* (por ejemplo, Brakefield, 1987), de que la frecuencia observada de formas visibles es necesariamente debida a selección natural o es resultado de un equilibrio entre migración y selección.

El tercer aspecto de interés general a extraer del trabajo sobre *E. ovata* en Nidderdale se relaciona con lo anterior. Si la selección es ineficaz la mayor parte del tiempo, otras fuerzas deben determinar las frecuencias de cada forma tanto temporal como espacialmente. El modelado de los cambios en las frecuencias alélicas en las poblaciones sugiere que las fluctuaciones anuales dentro de la mayoría de los sitios no son mayores ni menores de lo esperado de acuerdo con la acción de la deriva genética, lo cual refuerza la opinión de que la selección natural no es responsable de la determinación de la frecuencia local de cada forma de color. La notable diferenciación microgeográfica en las frecuencias de cada forma es también el resultado probable de la deriva genética; existe una fuente histórica conocida de perturbación y las investigaciones

de otros sistemas genéticos en dichas poblaciones corroboran la hipótesis de la deriva genética intermitente. Aunque las diferencias entre poblaciones en la frecuencia de las formas están disminuyendo como resultado del flujo genético, la convergencia es muy lenta. Probablemente pasarán al menos otros 60 o 70 años antes de que se alcance algún tipo de equilibrio global en el área de Nidderdale, asumiendo que no se produzcan nuevas perturbaciones. Es impresionante que una perturbación ocurrida hace 50 años pueda provocar 'ondas' genéticas que podrían ser detectables todavía más de un siglo después del suceso. Aunque hoy en día se reconoce como un factor significativo en la evolución a nivel molecular, la deriva genética continua siendo considerada una explicación improbable para la distribución de alelos que codifican caracteres fenotípicos obvios (Cain & Provine, 1991). El trabajo con *Enoplognatha* ha demostrado que la deriva genética puede ser un factor determinante esencial de la frecuencia de formas visibles, y esto podría aplicarse igualmente al polimorfismo de color de otros artrópodos.

Las investigaciones en la 'araña de la faz sonriente' hawaiana, *Theridion grallator*, también han arrojado luz sobre aspectos particulares del polimorfismo de color que pueden ser de relevancia general. El más obvio de ellos es el grado en que la arquitectura genética que subyace al polimorfismo puede cambiar entre poblaciones. Se sabe hace tiempo que las diferencias entre poblaciones en el fondo genético pueden influir la expresión de los principales alelos de color. Por ejemplo, Ford (1975) demostró que la dominancia de la forma melánica (*cutisii*) de la polilla *Noctua comes* en diferentes islas escocesas se debe a la acumulación de diversos genes modificadores tales que cuando se realizan cruces entre islas la dominancia es incompleta. También se encuentran grandes diferencias en el control genético del polimorfismo de color de la mariquita de dos puntos, *Adalia bipunctata*, de Asia occidental y central respecto a Gran Bretaña (Majerus, 1994). Por ejemplo, en las poblaciones británicas las formas melánicas *lunigera*, *sublunata*, *quadrimaculata* y *sexpustulata* parecen estar controladas por un sólo alelo con otros loci modificadores, poligénicos, que determinan qué forma se produce. En las poblaciones asiáticas, cada una de estas formas procede de un alelo diferente en el locus para el color. Como en *Noctua comes*, los cruces entre poblaciones pueden producir la descomposición de la dominancia, lo que indica la importancia del fondo genético en este asunto. Un último ejemplo se refiere al polimorfismo genético de la espumadora común, *Philaenus spumarius*, cuya genética ecológica ha sido intensivamente estudiada por Halkka y sus colaboradores durante muchos años (revisado en Halkka & Halkka, 1990). En Europa continental, muchas de las formas melánicas nunca se encuentran en los machos mientras que aparecen con frecuencia relativamente alta en las hembras. En contraste, en lo que fue un área contaminada del Sur de Gales, Reino Unido, estas mismas formas se encuentran casi en la misma frecuencia en machos y en hembras (Stewart & Lees, 1987, 1988). La base genética de estas diferencias geográficas aún no se ha descubierto.

En el caso de la 'araña de la faz sonriente' hawaiana, los cambios en la genética subyacente al polimorfismo de color son mucho más extremos que en los ejemplos anteriores (Cuadro 2). No solo los dos loci de Hawái han derivado, aparentemente, de un solo locus en Maui, sino que han

surgido grupos de 'alelos' pareados que controlan las formas limitadas a un sexo en cada uno de los dos loci de Hawái. La relación precisa entre estos sistemas genéticos no está clara en la actualidad, pero la constatación de que el locus, aparentemente simple, de Maui es probablemente un super-gen (cierto número de loci estrechamente ligados que afectan al patrón de coloración) sugiere cómo podrían haber ocurrido al menos algunos de los cambios (Oxford & Gillespie, 1996c). También se ha postulado la existencia de super-genes como base para el polimorfismo de color en otros taxones, por ejemplo en las mariquitas (Majerus, 1994), chinches espumadoras (Halkka & Halkka, 1990) y mariposas miméticas (por ejemplo, Ford, 1975). En la 'araña de la faz sonriente', puede haber habido incluso mayores 'revoluciones' genéticas que aún no se conocen. La probabilidad de que un gran número de formas de color colonizase Hawái desde Maui es pequeña, dado el hecho de que la forma recesiva basal, 'Amarillo', aparece con frecuencias de un 70% en las poblaciones de Maui. Sin embargo, la mayor parte de las formas de color de Maui se encuentra también en Hawái. Existe la posibilidad de que al menos algunas de las formas de Hawái no tengan su origen en Maui sino que hayan sido 'reinventadas' *in situ*. Para contrastar esta hipótesis será necesario realizar análisis moleculares de los loci de color. El establecimiento de un polimorfismo de color completo en Hawái, a pesar de la probable pérdida de alelos durante el proceso de colonización, sugiere un mantenimiento por selección natural de la variación; una conclusión consistente con los datos recientes (Gillespie & Oxford, 1998). A pesar de estos trastornos genéticos no existe evidencia de ningún aislamiento reproductor entre las poblaciones de las islas de Maui y Hawái (Oxford & Gillespie, 1996c).

Otro aspecto resulta importante aquí. En la 'araña de la faz sonriente' hawaiana, a diferencia de las mariquitas de dos puntos o de la polilla *Noctua comes*, mencionadas anteriormente, o las mariposas miméticas del género *Papilio* (Clarke & Sheppard, 1960), la dominancia no se basa en la presencia de un fondo genético diferente en cada población (isla) (Oxford & Gillespie, 1996c). En otras palabras, no parecen ser necesarios otros loci modificadores para la expresión de una dominancia completa. La progenie de los cruces entre islas muestra la misma dominancia completa entre formas que se observa dentro de cada isla. La única excepción parcial a esta regla se observa en la forma 'Rojo frontal', limitada a un sexo, de Hawái que se expresa en un grado menor en los machos cuyos cromosomas X son originarios de Maui. La falta general de un efecto del fondo genético en esta especie se debe, probablemente, a que la dominancia parece ser simplemente un resultado de la superposición de más pigmento sobre menos (Oxford & Gillespie, 1996a). Está por ver si esto es una consecuencia de la presencia en las arañas de un tegumento opistosómico transparente.

En resumen, los estudios recientes sobre las arañas han extendido y profundizado el conocimiento sobre el modo de acción, y las consecuencias, de los procesos evolutivos que actúan sobre los polimorfismos de color. Algunas de las enseñanzas a las que se ha hecho alusión más arriba pueden ser de importancia sólo para los investigadores de otras arañas, pero otras pueden resultar de relevancia mucho más general para una gran diversidad de artrópodos.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLEN, J. A., 1988. Frequency-dependent selection by predators. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **319**: 485-503.
- BATTAGLIA, B., 1958. Balanced polymorphism in *Tisbe reticulata*, a marine copepod. *Evolution*, **12**: 358-364.
- BRAKEFIELD, P. M., 1987. Industrial melanism: do we have the answers? *Trends Ecol. Evol.*, **2**: 117-122.
- CAIN, A. J. & PROVINE, W. B., 1991. Genes and ecology in history. En: R. J. BERRY, T. J. CRAWFORD & G. M. HEWITT (eds.) *Genes in Ecology*. Blackwell Science, Oxford: 3-28.
- CARSON, H. L. & CLAGUE, D. A., 1995. Geology and biogeography of the Hawaiian islands. En: W. L. WAGNER & V. A. FUNK (eds.) *Hawaiian Biogeography: Evolution on a Hot Spot Archipelago*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC: 14-29.
- CLARKE, B., 1962. Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species. En: D. NICHOLS (ed.) *Taxonomy and Geography*. Systematics Association, Londres: 47-70.
- CLARKE, C. A. & SHEPPARD, P. M., 1960. The evolution of dominance under disruptive selection. *Heredity*, **14**: 73-87.
- CROTHERS, J. H., 1968. The biology of the shore crab *Carcinus maenas* (L.). *Fld. Stud.*, **2**: 579-614.
- CROWSON, R. A., 1981. *The Biology of the Coleoptera*. Academic Press, Londres, 802pp.
- DARWIN, C., 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. 2nd ed. John Murray, Londres, 1031 pp.
- FORD, E. B., 1940. Polymorphism and taxonomy. En: J. HUXLEY (ed.) *The New Systematics*. Clarendon Press, Oxford: 493-513.
- FORD, E. B., 1955. Polymorphism and taxonomy. *Heredity*, **9**: 255-264.
- FORD, E. B., 1975. *Ecological Genetics*. 4th ed. Chapman and Hall, Londres, 442 pp.
- FUNK, V. A. & WAGNER, W. L., 1995. Biogeographic patterns in the Hawaiian islands. En: W. L. WAGNER & V. A. FUNK (eds.) *Hawaiian Biogeography: Evolution on a Hot Spot Archipelago*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC: 379-419.
- GILLESPIE, R. G. & OXFORD, G. S., 1998. Selection on the color polymorphism in Hawaiian happy-face spiders: evidence from genetic structure and temporal fluctuations. *Evolution*, **52**: 775-783.
- GOLDING, B., 1992. The prospects for polymorphism shared between species. *Heredity*, **68**: 263-276.
- HALKKA, O. & HALKKA, L., 1990. Population genetics of the polymorphic meadow spittlebug, *Philaenus spumarius* (L.). *Evol. Biol.*, **24**: 149-191.
- HALKKA, O. & LALLUKKA, R., 1969. The origin of balanced polymorphism in the spittlebugs (*Philaenus*, Homoptera). *Ann. Zool. Fennici*, **6**: 431-434.
- HEDRICK, P. W., 1983. *Genetics of Populations*. Science Books International, Boston, MA, 629 pp.
- JACKSON, R. R., 1982. The behavior of communication in jumping spiders (Salticidae). En: P. N. WITT & J. S. ROVNER (eds.) *Spider Communication - Mechanisms and Ecological Significance*. Princeton University Press, Princeton, NJ: 213-247.
- KNOPPIEN, P., 1985. Rare-male mating advantage: a review. *Biol. Rev.*, **60**: 81-117.
- LAND, M. F., 1985. The morphology and optics of spider eyes. En: F. G. BARTH (ed.) *Neurobiology of Arachnids*. Springer-Verlag, Nueva York: 53-78.
- LI, W.-H. & GRAUR, D., 1991. *Fundamentals of Molecular Evolution*. Sinauer, Sunderland, MA, 284 pp.
- MACKIE, D. W., 1965. An enquiry into the habits of *Drapetisca socialis* (Sund.). *Bull. Br. Spider Study Group*, **8**: 3-4.
- MAJERUS, M. E. N., 1994. *Ladybirds*. HarperCollins, Londres, 367 pp.
- MAJERUS, M. E. N., 1998. *Melanism - Evolution in Action*. Oxford University Press, Oxford, 338 pp.
- OXFORD, G. S., 1983. Genetics of colour and its regulation during development in the spider *Enoplognatha ovata* (Clerck) (Araneae: Theridiidae). *Heredity*, **51**: 621-634.
- OXFORD, G. S., 1985a. A countrywide survey of colour-morph frequencies in the spider *Enoplognatha ovata* (Clerck) (Araneae: Theridiidae): evidence for natural selection. *Biol. J. Linn. Soc.*, **24**: 103-142.
- OXFORD, G. S., 1985b. Geographical distribution of phenotypes regulating pigmentation in the spider *Enoplognatha ovata* (Clerck) (Araneae: Theridiidae). *Heredity*, **55**: 37-45.
- OXFORD, G. S., 1989. Genetics and distribution of black spotting in *Enoplognatha ovata* (Clerck) (Araneae: Theridiidae), and the role of intermittent drift in population differentiation. *Biol. J. Linn. Soc.*, **36**: 111-128.
- OXFORD, G. S., 1991. Visible morph-frequency variation in allopatric and sympatric populations of two species of *Enoplognatha* (Araneae: Theridiidae). *Heredity*, **67**: 317-324.
- OXFORD, G. S., 1992. *Enoplognatha ovata* and *E. latimana*: a comparison of their phenologies and genetics in Norfolk populations. *Bull. Br. Arachnol. Soc.*, **9**: 13-18.
- OXFORD, G. S., 1993. Genetic drift in a visibly polymorphic spider *Enoplognatha ovata* - antidote to the peppered moth. *J. Biol. Ed.*, **27**: 115-120.
- OXFORD, G. S., 1998. Guanine as a colorant in spiders: development, genetics, phylogeny and ecology. En: P. A. SELDEN (ed.) *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology, Edinburgh, 1997*. British Arachnological Society, Burnham Beeches, Bucks: 121-131.
- OXFORD, G. S. & GILLESPIE, R. G., 1996a. Genetics of a colour polymorphism in *Theridion grallator* (Araneae: Theridiidae), the Hawaiian happy-face spider, from Greater Maui. *Heredity*, **76**: 238-248.
- OXFORD, G. S. & GILLESPIE, R. G., 1996b. Quantum shifts in the genetic control of a colour polymorphism in *Theridion grallator* (Araneae: Theridiidae), the Hawaiian happy-face spider. *Heredity*, **76**: 249-256.
- OXFORD, G. S. & GILLESPIE, R. G., 1996c. The effects of genetic background on the island-specific control of a colour polymorphism in *Theridion grallator* (Araneae: Theridiidae), the Hawaiian happy-face spider. *Heredity*, **76**: 257-266.
- OXFORD, G. S. & GILLESPIE, R. G., 1998. Evolution and ecology of spider coloration. *Annu. Rev. Entomol.*, **43**: 619-643.
- OXFORD, G. S. & REILLO, P. R., 1994. The world distributions of species within the *Enoplognatha ovata* group (Araneae: Theridiidae): implications for their evolution and for previous research. *Bull. Br. Arachnol. Soc.*, **9**: 226-232.
- OXFORD, G. S. & SHAW, M. W., 1986. Long-term variation in colour-morph frequencies in the spider *Enoplognatha ovata* (Clerck) (Araneae: Theridiidae): natural selection, migration and intermittent drift. *Biol. J. Linn. Soc.*, **27**: 225-249.
- PECKHAM, G. W. & PECKHAM, E. G., 1889. Observations on sexual selection in spiders of the family Attidae. *Occ. Pap. Wisc. Nat. Hist. Soc.*, **1**: 3-60.
- PECKHAM, G. W. & PECKHAM, E. G., 1890. Additional observations on sexual selection in spiders of the family Attidae. *Occ. Pap. Wisc. Nat. Hist. Soc.*, **1**: 117-151.
- PROUT, T., 1968. Sufficient conditions for multiple niche polymorphism. *Am. Nat.*, **102**: 493-496.
- REILLO, P. R. & WISE, D. H., 1988. An experimental evaluation of selection on color morphs of the spider *Enoplognatha ovata* (Araneae: Theridiidae). *Evolution*, **42**: 1172-1189.
- SALCEDA, V. M. & ANDERSON, W. W., 1988. Rare male mating advantage in a natural population of *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **85**: 9870-9874.
- STEWART, A. J. A. & LEES, D. R., 1987. Genetic control of colour polymorphism in spittlebugs (*Philaenus spumarius*) differs between isolated populations. *Heredity*, **59**: 445-448.
- STEWART, A. J. A. & LEES, D. R., 1988. Genetic control of colour/pattern polymorphism in British populations of the spittlebug *Philaenus spumarius* (L.) (Homoptera: Aphrophoridae). *Biol. J. Linn. Soc.*, **34**: 57-79.
- WIGGLESWORTH, V. B., 1964. *The Life of Insects*. Weidenfeld and Nicolson, Londres, 360 pp.
- WISE, D. H. & REILLO, P. R., 1985. Frequencies of color morphs in four populations of *Enoplognatha ovata* (Araneae: Theridiidae) in eastern North America. *Psyche*, **92**: 135-144.

Evolution and Phylogeny of Arthropoda

EVOLUTIONARY SIGNIFICANCE OF COLOUR VARIATION IN ARTHROPODS: LESSONS FROM THE SPIDERS

Geoff Oxford

Introduction

Spiders as a group have, until recently, been relatively neglected as possible model arthropods with which to study the evolutionary processes operating on visible, intraspecific variation. However, investigations of spider coloration have a long and distinguished history. For example, one of the very early studies of sexual selection was based on the sexual dimorphism for colour and pattern exhibited by many jumping spiders (Salticidae) (Peckham & Peckham, 1889, 1890). This work served to underline the principles espoused in Charles Darwin's book on the subject published just a few years earlier (1871). Before the implications of recent work on the evolution of colour variation in spiders is explored, it is necessary to provide some background on the nature of intraspecific variation and the kinds of evolutionary forces that impinge upon it.

Intraspecific genetic variation

Differences in colour and pattern between individuals of the same species have attracted the interest of naturalists for hundreds of years. One of the passions of lepidopterists during the 18th and 19th centuries was to amass a large collection of butterfly and moth specimens that differed in appearance from the standard 'type'. Some of this variation does not have a genetic origin and may be caused by physical damage or temperature shocks during the development of the adult. Genetically-based shifts in colour and pattern are of much greater interest because these provide the raw materials upon which natural selection (and other evolutionary forces - see below) can act and thus lead to evolutionary change.

Genetic differences between individuals are classically divided into those caused by the cumulative effects of alleles at many loci (polygenes), each of which has only a small effect on the external phenotype, and those caused by one or more loci, the alleles of which have large phenotypic effects and produce discontinuous phenotypic variation (morphs). Although this division is arbitrary it is nonetheless convenient because different statistical approaches are required for both practical and theoretical analyses. An example of the cumulative effects of many loci is provided by the strength of spotting in the 14-spot ladybird, *Propylea 14-punctata* (Majerus, 1994). On the other hand, the colour variation in the peppered moth, *Biston betularia*, is a classic case where the melanic form (*carbonaria*) and the peppered (pale) form (*typica*) are controlled by two alleles at one major locus (Majerus, 1998). In terms of providing characters to study, discontinuous variation has the additional advantages that the phenotype is usually little influenced by environmental factors and the genetic system is often relatively simple (perhaps with just one locus and a small number of alleles). This allows, for some morphs at least, the genotype to be deduced from the phenotype. For many decades, this form of visible variation provided virtually the only means with which to examine evolutionary changes at specific loci within natural populations.

Cutting across these two major types of genetic variation is the phenomenon of sexual dimorphism for colour and pattern. This is where females exhibit one pattern, and males another (for example, only the males of the orange tip butterfly, *Anthocharis cardamines*, have orange wing tips). Usually this sort of intraspecific variation is caused by alleles or loci that are sensitive to the hormonal environment present within one or other sex (sex limitation). Thus, although both sexes carry the genetic potential to produce both patterns, which is actually expressed is determined by the presence of male or female sex hormones. Colour variation may also be determined by genes on the sex chromosomes (sex linkage). For example, the trait 'white eyes' in the fruitfly, *Drosophila melanogaster*, is determined by a locus on

the X-chromosome. Unlike the case of sex limitation, sex-linked characters can occur in both sexes but at different frequencies (Hedrick, 1983).

The rare aberrations so prized by the early lepidopterists, whatever their genetic basis, are often so infrequent that they would provide a poor model system with which to investigate evolutionary phenomena. However, in many species there exists discontinuous variation for colour and pattern in which two or more of the alleles responsible are at appreciable frequencies within a population producing a **genetic polymorphism** (Ford, 1940). This situation can arise by two different processes. If a previously rare morph becomes advantageous, perhaps because of a change in environmental conditions, it will increase in frequency as a result of natural selection and eventually replace the previously common morph. This produces a **transient polymorphism** in which both morphs are present at high frequencies for only a short period (the length of which depends on the relative advantage of the favoured allele) and during that time, their frequencies are constantly changing. These polymorphisms are inevitable consequences of directional selection, but are ephemeral. In **balanced polymorphisms**, however, morph frequencies remain constant over considerable periods, usually as a result of an equilibrium between advantages and disadvantages of the different morphs.

In the case of balanced polymorphism, the difference in appearance between individuals is a fundamental aspect of the population, and the easy availability of genetic variants allows the functioning of the system to be analysed with respect to the evolutionary processes involved. Genetic polymorphisms have provided the bases for many of the advances in our understanding of Ecological Genetics made during the 20th century. The majority of the organisms used in these studies have been arthropods, especially the insects and, predominant among these, the lepidoptera (e.g. Ford, 1975; Majerus, 1998).

Maintenance of intraspecific variation

The frequencies of morphs within a natural population are determined by a number of evolutionary factors - predominantly chance (genetic drift), migration and natural selection. For example, two (or more) colour morphs may be essentially equivalent in terms of their biological fitness under all circumstances. In this case, natural selection is not able to differentiate between them and other processes must be responsible for their frequencies within a population. If the population is extremely large and migration from other populations is minimal, then morph frequencies will tend to remain approximately constant over generations. However, if the population size is small, allele frequencies (and therefore morph frequencies) will tend to change as a result of statistical sampling. The composition of the small number of allele copies that contribute to the next generation may not, by chance, accurately reflect the composition of alleles present in the parental population. Allele frequencies will therefore shift in an unpredictable way between one generation and the next until eventually one or other of the alleles is lost from the population (Hedrick, 1983). Although genetic drift in finite populations is a theoretical certainty, once the potential power of natural selection acting on visible variation in some natural populations was realized earlier this century, drift was relegated to a very minor and unimportant evolutionary role by many biologists (e.g. Ford, 1975; Cain & Provine, 1991). We now know that genetic drift represents a potent force in molecular evolution (e.g. Li & Graur, 1991), but to what extent it has an influence on highly visible, phenotypic variation is still a contentious issue.

The net effect of genetic drift is to increase the variance in allele frequencies between local populations. Migration, on the

other hand, serves to reduce the differences between populations. For selectively neutral characters, the degree of population differentiation will depend on a balance between local population size (drift) and the amount of migration (gene flow) between populations each generation.

For highly visible genetic variation, *a priori* one might expect fitness differences between phenotypes, so that polymorphisms are maintained in a state of balance by some form of natural selection. There are a number of ways in which selection can operate to this effect but possibly the commonest are heterozygote advantage, selection in different directions in adjacent environments with migration between them, and various forms of negative frequency-dependent selection. **Heterozygote advantage** is, as its name suggests, where a heterozygote is fitter than both homozygotes (to take the simplest model of two alleles segregating at a single locus). To demonstrate heterozygote advantage either heterozygotes must be recognizable from both homozygotes (in the simplest system) and be shown to have enhanced fitness, or fitness differences must be shown in segregating broods in which genotypes can be inferred from phenotypes. An example of heterozygote advantage where genotypes are all discernable is provided by the visible variation of the marine isopod *Tisbe reticulata* in the lagoon of Venice. Even here selection has been demonstrated only in the laboratory (Battaglia, 1958).

Differential selection in different environments with gene flow between them is a likely explanation for the distribution of pale and melanic forms of the moth *Biston betularia* in rural and industrial areas of Britain (Majerus, 1998). Many rural areas contain low frequencies of the melanic morph, and many industrial areas contain low frequencies of the pale morph, despite directional selection against them within these environments. Finally, **negative frequency-dependent selection**, acting via a number of disparate mechanisms, is probably responsible for the maintenance of a large number of polymorphisms in the wild. Here, the fitness of a genotype (or allele) is a negative function of its frequency in the population such that when it is rare it is at an advantage and when common at a disadvantage. In these cases fitness associated with a genotype is not fixed and may constantly be changing according to the genetic composition of the population.

Recent studies of spiders

What light has the study of coloration in spiders shed on the more general aspects of the origins and maintenance of such variation in arthropods touched on above? Before considering the results emerging from two recent case studies, it is worth mentioning two general aspects of colour in spiders.

A recent review of the spider literature (Oxford & Gillespie, 1998) has revealed that environment-induced colour change is surprisingly common. Spider taxa from a number of different families can slowly change colour (usually over a period of a few days) so as to match their background more precisely. The sex and developmental stage(s) in which this change can occur varies with species - in the flower-living crab spiders, for example, as far as is known it is only the adult female that can undergo colour adjustment. In spiders, background matching may serve the dual function of making a spider less obvious to its predators (cryptography) and also less obvious to its own prey (aggressive mimicry). In other spiders, colour change can be almost instantaneous and this too is a defence against predators. When disturbed, a spider that was silver in the web can change to earth brown, and become immediately invisible, by the time it drops to the ground (Oxford & Gillespie, 1998). The ability to change colour in these ways is ultimately genetically determined although the immediate colour change is not.

A second intriguing aspect of colour in spiders is the presence of sexual dimorphism in a number of families. In species with high visual acuity e.g. jumping spiders (Salticidae) and wolf spiders (Lycosidae), this often very marked dimorphism can best be explained by sexual selection through female choice (Jackson, 1982). In spiders, however, sexual dimorphism for colour is present in families with very limited vision e.g. crab spiders (Thomisidae) and here sexual selection is an unlikely hypothesis. It seems much more probable that differences in colour between the sexes in these cases is a result of mature males occupying a different habitat to mature females. In many crab spiders, for example *Misumena vatia*, females forage in exposed positions on

the tops of flowers where their usually cryptic colours and ability to match the background to some extent serve at least two functions, as mentioned above. Mature males, on the other hand, spend much of their time on the ground, or lower in the vegetation, while seeking females, and where their darker and more disruptive coloration may make them less visible to sight-hunting predators.

Two case studies

The candy-striped spider, *Enoplognatha ovata* (Theridiidae)

Enoplognatha ovata has been the subject of research since at least the 1930s, primarily because of its very striking colour polymorphism (Fig. 1). The polymorphism is present throughout the species' natural range in the Old World and in introduced populations in North America (Oxford & Reillo, 1994). The fact that the red and yellow pigments producing the three morphs are revealed to their maximum extent by being underlain by a white background of guanine leads to the conclusion that the visible appearance of the morphs is important (Oxford, 1998). Crossing experiments showed that the three morphs are controlled by three alleles at a single locus with a simple dominance hierarchy in mature females; the plain red var. *ovata* is dominant to the other two, and the striped var. *redimita* is dominant to the plain yellow var. *lineata* (Oxford, 1983). This simple system is complicated by a second genetic locus which can affect the expression of colour in some males (Box 1).

Four aspects of the polymorphism strongly suggest that the genetic variation is maintained by some sort of natural selection. First, the polymorphism is ubiquitous throughout the species' range. In virtually all populations, no matter how small, at least the yellow and striped morphs are present; plain red is more sporadic. Second, in the vast majority of populations the rank order of morph frequencies is yellow > striped > plain red, i.e. the bottom recessive morph is the commonest and the top dominant the rarest. Third, in Britain at least, there are large-scale geographical gradients in morph frequencies which are correlated with climatic variables (Oxford, 1985a). Finally, the polymorphism is shared with a sister species, *E. latimanus*, in which the yellow morph is again almost always at a higher frequency than the striped morph (in this species the plain red form is exceedingly rare - only one individual has ever been documented). The shared polymorphism implies that the phenomenon was present in the common ancestor from which these two species evolved.

Despite these powerful and cumulative lines of evidence for the selective maintenance of the colour variation, enigmatically there is little indication of selection within local populations. Between 1970 and 1989 *E. ovata* was sampled each summer (= each generation) from a number of adjacent sites mostly distributed along the verges of a 1.6 km stretch of road in Nidderdale, Yorkshire, UK (Oxford & Shaw, 1986). The verges were backed by dry-stone walls beyond which was pasture or moorland, both unsuitable for the spider. A site was normally a patch of broad-leaved vegetation separated from other such patches by rank grass. Spider densities were high within sites but very low between them. This is because gravid females construct a nursery chamber for their egg sacs within rolled leaves (Oxford, 1993). In each year morph frequencies were estimated by systematically and non-destructively sampling all the rolled leaves within a site.

In total 33 sites were sampled along the road although not all were scored in every year (for further details see Oxford & Shaw, 1986). Figure 2 shows the mean frequencies of the striped and plain red morphs in all sites over all sampling years. What is immediately obvious is the extreme micro-differentiation between sites only a matter of tens of metres apart. Indeed, in some cases morph frequencies differed among sites within one extensive vegetation clump. This particular 'roller-coaster' pattern of morph frequencies persisted throughout the twenty-generation study and, indeed, remains identifiable today. Studies in other areas of Britain and in North America suggest that micro-geographical variation of this sort is the rule in this species, rather than the exception (e.g. Oxford, 1991; Wise & Reillo, 1985).

One possible explanation for the remarkable pattern found in Nidderdale is that extremely local selection moulds morph frequencies to some optimum within each vegetation patch. This hypothesis is unlikely for a number of reasons. For instance, there

are no correlations between aspects of the environment and morph frequencies. Apparently identical vegetation patches can house populations with very different colour-morph frequencies, and conversely very disparate vegetation types, with all this implies in terms of vegetation structure, micro-climate etc., can have spiders with very similar morph frequencies. The great stability of morph frequencies over long periods of time, and their variation in space, means that differential predation cannot be responsible. It could be argued, of course, that there is some very subtle, but vitally important, aspect of the environment that is not being identified. However, evidence against strong selection operating in these populations comes from perturbation experiments in which morph frequencies within sites are deliberately altered. If natural selection is responsible for the frequencies in a particular site, then the previous mix of morphs should be regained after the disturbance. Experiments of this kind show that this does not happen. When populations are manipulated the new frequencies persist for many generations afterwards (Oxford & Shaw, 1986). Slow changes subsequently are probably a result of migration into and out of the experimental sites, rather than selection, because the changes are not necessarily in a direction which would restore the previous morph frequencies. Similar conclusions were reached by Reillo & Wise (1988) after a large-scale manipulation experiment on *E. ovata* in North America. Lack of significant selection in the Nidderdale populations is also suggested by the results of a mathematical model of allele-frequency changes within sites over the years. This model incorporated information on annual population size estimates and showed that the year-by-year fluctuations in the frequency of the yellow allele are completely compatible with a hypothesis based on the genetic drift of neutral alleles (Oxford & Shaw, 1986).

If selection is not important, that is if the visible morphs are selectively neutral, how was the 'roller-coaster' pattern generated in the first place? It seems likely that the spatial distribution of morph frequencies seen in Nidderdale today is a legacy of serious disturbance to the verges during major roadworks in the late 1940s. This occurred during the winter when *E. ovata* is represented by second instars overwintering at grass-roots level. During the roadworks the majority of the spiders may have been buried and killed, but a number of very small populations might have survived and developed different morph frequencies as a result of intermittent genetic drift. As the roadside vegetation recovered, spiders would have spread from these foci and created the broad-scale patterns seen today. Of course this is an historical explanation which are always, by their very nature, unsatisfactory. However, studies of other polymorphisms in these same populations also show marked geographical variation in morph frequencies, as might be expected on this hypothesis (Oxford, 1985b, 1989 and unpublished).

Although the basic morph-frequency patterns described above persisted over the twenty-year study period, there is evidence that the peaks and troughs are gradually converging (Oxford & Shaw, 1986). Thus, in sites that started off with a relatively high frequency of the yellow allele, the frequency has gradually decreased with time, and conversely for those sites which had relative low frequencies of yellow. This gradual levelling out of morph frequencies is almost certainly a result of a small amount of migration among populations.

The Hawaiian happy-face spider, *Theridion grallator* (Theridiidae)

Theridion grallator is endemic to four islands in the Hawaiian archipelago (Box 2) where it inhabits the underside of leaves in native wet and mesic forests. In all populations examined so far this species exhibits a stunning array of polymorphic colour forms (for colour plate see Oxford & Gillespie, 1996a). The vernacular name 'happy-face spider' comes from the pattern of red and black shown by one of the colour morphs (Red front, Fig. 3). As in *E. ovata*, the commonest form is plain yellow which comprises about 70% of any one population. In the other, patterned, morphs superimposed on this yellow background are patches of red or black pigments. Laboratory mating experiments and collections of mothers together with their eggs or emerged offspring from the field have been used to explore the genetic control of some of these colour morphs. Attention was focussed on spiders from the Waikamoi population on Maui and from the Thurston population on Hawai'i Island. It was found that all morphs examined on Maui seemed to be controlled by alleles at

one autosomal locus (Oxford & Gillespie, 1996a) and are expressed equally in both sexes (see Box 2). The plain Yellow morph is recessive to all patterned morphs.

To our surprise, the genetics of visibly identical morphs on Hawai'i turned out to be very different (Oxford & Gillespie, 1996b). Here there was clear evidence for two unlinked, autosomal loci (locus I and II) controlling the colour variation. What is more, on Hawai'i some colour forms, found in both sexes on Maui, are restricted to either males or females (Box 2). Just to complicate matters further, there is good evidence that the two sets of sex-limited phenotypes are controlled by alleles at different loci. These patterns of gene expression are, on the whole, retained in the offspring from inter-island crosses, suggesting that they are relatively unaffected by other genetic differences which will have built up between the two populations (Oxford & Gillespie, 1996c). Less detailed studies of spiders from other populations on Maui and Hawai'i suggest that these genetic characteristics are probably island-wide. For example, Yellow seems to be confined to females, and Red front to males, wherever populations have been sampled on Hawai'i.

The Hawaiian islands are volcanic and formed sequentially (Carson & Clague, 1995). *T. grallator* must have colonised Hawai'i from another island: the most likely source is Maui the next, older, island up the chain (Funk & Wagner, 1995) (Box 2). If this is the case, how are the substantial differences in the genetics of colour between Maui and Hawai'i to be explained? The simplest hypothesis is that the Hawai'i population was initiated by a very small number of immigrants transported by some means from Maui; the channel between the two islands may have been only 13 km wide 370 thousand years ago (Carson & Clague, 1995). Within this tiny founder population considerable genetic changes must have occurred to produce the mode of inheritance found on Hawai'i today. As the initial population expanded to fill suitable habitats the new genetic architecture underlying the colour variation would have spread throughout the island. This hypothesis must remain tentative. It is possible that there are small, uninvestigated populations of the spider on Maui that have the Hawai'i pattern of inheritance, and that it was from one of these that the colonising spiders came. Even if this is the case, it does leave unanswered the question of how the multiple genetic changes were brought about, whether in an isolated Maui population before the colonisation of Hawai'i or during that event itself. Intriguingly, preliminary evidence from the island of O'ahu suggests that the genetics of the polymorphism there may be different again. If substantiated, this might indicate that the Maui - Hawai'i genetic transition was not the first to have affected the control of the polymorphism during the evolutionary history of *T. grallator*.

Leaving aside the details of the genetical control of the visible variation, we can ask whether there is any evidence that the polymorphism is maintained by natural selection and, if so, what the adaptive significance of the rampant variation is. As mentioned earlier the Yellow morph (Yellow + Red front on Hawai'i) accounts for about 70% of individuals in populations studied in detail so far. The remaining 30% comprises a mix of different patterned morphs each at rather low frequency. The apparent constancy of the Yellow vs. patterned morphs could be produced in at least two ways. First, there could be high levels of gene flow within and among islands such that all populations come to have roughly the same morph frequencies. Secondly, in the absence of significant gene flow, the stable Yellow : patterned morph ratio could reflect natural selection favouring this particular mix in each population. If there was sufficient gene flow to produce uniformity of this ratio between Maui and Hawai'i, one would not expect the maintenance of the clear-cut, island-specific genetic differences described above. It is also the case that the precise composition of the patterned morph class can be quite different between populations, again suggesting that gene flow is not large enough to generate the observed uniformity of the Yellow : patterned ratio. One indirect way to approach this problem is to examine in the same populations a number of loci at which variation is presumed to be selectively neutral (or approximately so). The amount of population differentiation shown by these loci will reflect the balance between genetic drift within populations and gene flow between them. If the colour variation shows significantly less differentiation between populations than the neutral markers, then some sort of global selection for similar Yellow : patterned ratios would be indicated. The results from a recent study of this kind were clear-cut,

selection is indeed operating on the proportions of Yellow to other morphs to produce similar values across populations (Gillespie & Oxford, 1998).

What might the nature of this selection be? We have argued that a form of frequency-dependent selection may be involved (Gillespie & Oxford, 1998). In two separate years the offspring from wild-mated Yellow (i.e. bottom recessive) females from the Waikamoi population on Maui were scored in order to determine whether individuals had mated with a Yellow or a patterned male. In one year, the Yellow : patterned ratio was approximately 70 : 30 and females were shown to have mated with males in almost exactly these proportions i.e. mating seemed to be at random with respect to colour. In the other year the frequency of the Yellow morph was higher than normal at 85%. Under these circumstances Yellow females were found to have mated with the rarer, patterned males about twice as often as would be expected given the frequency of patterned morphs in the population. These data suggest that the rare, patterned males were at a mating advantage compared to the unusually common Yellow males. The advantage of the rarer colour forms would act to move phenotype frequencies in the subsequent generation back towards the normal ratio of 70 : 30, Yellow : patterned.

This apparent rare-male mating advantage could arise by a number of different mechanisms. For example, during the process of courtship females may favour rare males i.e. those that are different from the most frequently encountered morph, as has been demonstrated in some fruit-fly (*Drosophila*) species (e.g. Knoppien, 1985; Salceda & Anderson, 1988). A direct, rare-male mating advantage of this sort is unlikely in *T. grallator*. Population densities are generally low and the chance that two males will court a female simultaneously, allowing her a choice, is therefore small. Also, *T. grallator* belongs to a family with poorly developed visual acuity (Land, 1985) and courtship almost certainly depends mainly on vibratory rather than visual signals. One alternative explanation for the rare-male effect hinges on the fact that females remain stationary while males wander in search of mates and, as a consequence, may be especially prone to bird predation. The quest for food may lead to the situation whereby visually-hunting predators form a 'search image' for the most common colour-morph in the prey species and, as a result, over-predate this morph relative to its actual frequency in the population (Gillespie & Oxford, 1998). It follows that the rarer morphs will gain an advantage by being preyed upon less than expected. This is a form of negative frequency-dependent selection and is termed, **apostatic selection** (Clarke, 1962; Allen, 1988) (Box 3).

We therefore envisage the following situation. Males wander in search of females and the morph that is commoner than usual (Yellow in the second year studied) forms the basis for a search image developed by insectivorous birds. They over-predate the common morph (Yellow) leading to an enrichment of the rarer morphs (patterned) in the male population that eventually survives to mate with the females. If this hypothesis is true it might also explain why Yellow is normally at a high frequency in populations and why the mix of morphs within the patterned class varies from one population to another (Box 3).

Lessons from the spiders

This chapter began by outlining some of the forces that can operate on genetic variation within populations. These may alter allele frequencies and thereby bring about evolution. The presence of colour polymorphism in a very wide variety of arthropods naturally begs the question of its adaptive significance. Here I have reported some conclusions from a recent review of coloration in spiders and have described, in some detail, two particular case studies. Together these investigations illustrate various features of colour polymorphisms that may be of more general application within the arthropods.

The ability to change colour over a few days in some cases, instantaneously in others, has been shown to be taxonomically widespread in spiders. In this respect spiders are different from the majority of other arthropods, probably as a result of the thin, elastic (and consequently transparent) integument of the opisthosoma which allows large volume changes following feeding. It is this transparency that permits changes in pigment composition (slow colour change) and the disposition of white or silver guanine deposits (instantaneous colour change) to be revealed externally (Oxford, 1998). Colour change in spiders is in all cases

such as to increase crypsis. Although some insects can alter their colour as a result of environmental change this usually occurs only after moulting and not within an instar. For example, the desert locust, *Schistocerca gregaria*, can change its colour in response to local density (Wigglesworth, 1964), and the pupal colour of the 7-spot ladybird, *Coccinella 7-punctata*, depends on temperature (Majerus, 1994). There are exceptions though. Some beetles can alter their colour over a matter of minutes in response to changes in humidity (Crowson, 1981). Many of these colour shifts do not obviously make the organism less visible on its current background and some at least may merely reflect underlying physiological changes brought about by environmental perturbations. Background matching within an instar has been reported in very juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*, but this capacity disappears as the carapace becomes more opaque with age (Crothers, 1968).

The ability of organisms to change colour in these ways means that in evolutionary studies it is essential to ascertain whether observed colour changes result from plasticity within individuals or as a consequence of natural selection acting on genetically determined colour variants. An illustration of the problem is provided by the phenomenon of industrial melanism in some spiders. *Drapetisca socialis* (Linyphiidae) is normally pale yellowish green to grey with markings that make it very cryptic on the trunks of trees. In an area of northern England that receives aerial pollution from nearby industrial centres, up to 45% of individuals were found to be uniformly black and selection for crypsis by insectivorous birds was suggested (Mackie, 1965). However, the observations do not necessarily imply an evolutionary process - some individuals may merely have altered their coloration to match the darkened background through physiological processes alone (Oxford & Gillespie, 1998). The ability of this species to undergo phenotypic colour change needs to be tested before the observed shift in colour can be properly evaluated.

The presence of sexual dimorphism for colour in spider families with poor visual acuity demands explanations other than sexual selection. The most likely hypothesis is that the habitats occupied by mature males and females differ sufficiently for there to be disruptive selection on coloration. This selection is most likely imposed by sight-hunting predators, although evidence is lacking. Spiders may provide accessible, and manipulative, model systems with which to explore the adaptive significance of sexual dimorphism in cases where sexual selection seems not to be important. The results from such studies may be applicable, in general terms, across a wide variety of terrestrial arthropods. For example, it has been suggested that the rarity of sexual dimorphism for colour in beetles is a result of a general lack of colour vision in the group (Crowson, 1981). The explanation for those cases in which it does occur may well be the same as in spiders.

The long-term study of the candy-stripe spider, *Enoplognatha ovata*, illustrates a number of features that may be common across arthropods. The presence of identical colour/pattern variation in two closely related species is testament to the longevity of the polymorphism - it must have been present in the ancestor from which the two extant species diverged. Two other polymorphisms affecting colour regulation and black spotting are also shared by both species (Oxford, 1992). Similar ancient colour and pattern polymorphisms are found in, for example, the homopterans *Philaenus spumarius* and *P. signatus* (Halkka & Lalukka, 1969) and in marine isopods of the genus *Sphaeroma* (Ford, 1975). The persistence of polymorphic variation over such a long period of time implies selective maintenance in all these cases (Golding, 1992).

The striking paradox provided by studies of *E. ovata* is that, although selection evidently acts to maintain the polymorphism and indeed to determine the rank order of morphs within local populations, this does not apparently extend to the precise determination of their frequencies. However, the patterns of variation demonstrated at higher levels have to be a consequence of selection operating on morph frequencies. So why is it so difficult to detect selection directly in this species? The hypothesis currently being tested is that powerful selection is operating, but only when morph or allele frequencies are shifted towards extremes. Under these circumstances selective pressures arise to prevent the loss of colour alleles from the population (a 'protected polymorphism' *sensu* Prout, 1968). At intermediate morph frequencies selection is so weak that it is undetectable in pertur-

bation experiments. If this argument is true then in most populations most of the time the colour alleles may, in effect, be selectively neutral. The message is, therefore, that despite the highly visible differences among morphs, selection need not always be strong and demonstrable. This conclusion might also apply to other arthropod polymorphisms and helps to balance the implications from past studies, for example on the peppered moth, *Biston betularia*, and the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* (e.g. Brakefield 1987), that observed visible-morph frequencies are necessarily honed by natural selection or are a result of a migration - selection balance.

The third major point of general interest to emerge from the work on *E. ovata* in Nidderdale is related to the second. If selection is ineffective most of the time, other forces must be responsible for determining morph frequencies both temporally and spatially. Modelling allele frequency changes in the populations suggests that annual fluctuations within the majority of sites are neither more nor less than expected on the basis of genetic drift, reinforcing the view that selection is not responsible for determining local morph frequencies. The marked micro-geographic differentiation of morph frequencies is also probably a result of genetic drift - there is a known historical source of disturbance and investigations of other genetic systems in these populations support the intermittent drift hypothesis. Although morph frequency differences among populations are diminishing as a result of gene flow, the convergence is very slow. It will probably take at least another 60 or 70 years before some kind of global uniformity is reached in this area of Nidderdale, assuming no further disturbances. It is impressive that one perturbation 50 years ago can make genetical 'ripples' that might still be detectable more than a century after the event. Although now recognized as a significant factor affecting evolution at the molecular level, drift continues to be considered an unlikely explanation for the distribution of alleles coding for obvious phenotypic characters (Cain & Provine, 1991). The *Enoplognatha* work has shown that drift can be a major determinant of the frequencies of highly visible morphs, and this might apply equally to colour polymorphisms in other arthropods.

The Hawaiian happy-face spider, *Theridion grallator*, investigations have also thrown light on particular aspects of colour polymorphism that may be of more general relevance. The most obvious of these is the extent to which the genetic architecture underlying the polymorphism can shift between populations. That differences in genetic background between populations can influence the expression of major colour alleles has long been recognized. For example, Ford (1955) demonstrated that dominance of the melanic form (*curtisii*) of the lesser yellow-underwing moth, *Noctua comes*, on different Scottish islands is achieved by the accumulation of different modifier genes such that when crosses were made between islands dominance became incomplete. More major differences are found in the genetic control of the colour polymorphism in the 2-spot ladybird, *Adalia bipunctata*, from western and central Asia and from Britain (Majerus, 1994). In British populations, for instance, the melanic forms *lunigera*, *sublunata*, *quadrimaculata* and *sexpustulata* all appear to be controlled by a single allele with other, polygenic, modifier loci determining which morph is produced. In Asian populations, each of these morphs results from a different allele at the colour locus. As in the lesser yellow-underwing moth, crosses between populations can result in a breakdown of dominance indicating the importance of the genetic background in this respect. A final example concerns the colour polymorphism in the meadow spittlebug, *Philaenus spumarius*, the

ecological genetics of which has been intensively studied by Halkka and colleagues for many years (summarised in Halkka & Halkka, 1990). In continental Europe, many of the melanic morphs are virtually never found in males but are at relatively high frequencies in females. By contrast, in what was an industrially polluted area of South Wales, UK, these same morphs are found with nearly equal frequencies in males and females (Stewart & Lees, 1987, 1988). The genetic basis of these geographical differences has not been elucidated.

In the case of the Hawaiian happy-face spider, the shifts in the genetics underlying the colour polymorphism are much more extreme than in these other examples (Box 2). Not only have two loci on Hawai'i apparently derived from a single locus on Maui, but sets of paired 'alleles' controlling sex-limited morphs at each of the two Hawai'i loci have evolved. The precise relationship between these contrasting genetic systems is not clear at present but the realization that the apparently single locus on Maui is probably a supergene (a number of closely linked loci affecting colour and pattern) helps to suggest how at least some of the changes might have occurred (Oxford & Gillespie, 1996c). Supergenes have also been postulated as the bases for colour polymorphisms in other taxa, for example ladybirds (Majerus, 1994), spittlebugs (Halkka & Halkka, 1990) and mimetic butterflies (e.g. Ford, 1975). In the happy-face spider, there may have been even greater genetic 'revolutions' than we currently recognize. The probability of a large number of colour forms colonising Hawai'i from Maui is small given the fact that Yellow, the bottom recessive morph, occurs at frequencies of 70% or so in Maui populations. However, most of the colour morphs found on Maui are also found on Hawai'i. There is a possibility that at least some of the morphs on Hawai'i are not of Maui origin but have been 're-invented' *in situ*. Molecular analyses of the colour loci will be needed in order to further explore this hypothesis. The establishment of a full colour polymorphism on Hawai'i, despite the probable loss of alleles during the founder event, suggests selective maintenance of the variation - a conclusion consistent with recent data (Gillespie & Oxford, 1998). Despite these genetic upheavals there is no evidence for any reproductive isolation between Maui and Hawai'i island populations (Oxford & Gillespie, 1996c).

One other point is of relevance here. In the Hawaiian happy-face spider, unlike the case of 2-spot ladybirds and lesser yellow-underwing moths mentioned above, and in mimetic butterflies of the genus *Papilio* (Clarke & Sheppard, 1960), dominance does not rely on the presence of a population (island)-specific genetic background (Oxford & Gillespie, 1996c). In other words, modifier loci do not appear to be necessary for full dominance to be expressed. The offspring of inter-island crosses show the same full dominance of morphs observed within islands. The one partial exception to this rule concerns the sex-limited, Red front morph from Hawai'i which is expressed to a lesser extent in males whose X-chromosomes are of Maui origin. The general lack of a genetic background effect in this species is probably because, for most morphs, dominance seems to be simply a result of the superimposition of more pigment over less (Oxford & Gillespie, 1996a). Whether this is a function of spiders having a transparent opisthosomal integument remains to be seen.

In summary, recent studies of spiders have extended and deepened our knowledge of the mode of action, and consequences, of evolutionary processes acting on colour polymorphisms. Some of the lessons alluded to above may only be of importance in investigations of other spiders, but others may prove to be of much more general relevance in a wide variety of arthropods.

Box 1.— The genetics of colour/pattern in the candy-striped spider, *Enoplognatha ovata* (Oxford, 1983).

All spiders newly emerged from the egg sac (second instar) are plain yellow. Those homozygous for the yellow allele (*lineata* - *l*) at the colour locus (*C*) remain yellow throughout - this is the bottom recessive allele. The expression of the red-pigmented phenotypes controlled by the striped allele (*redimata* - *r*) and the plain red allele (*ovata* - *o*) at the *C*-locus is dependent on the allele present at a putative, closely-linked regulatory locus (*R*). Alleles at the *R*-locus determine whether red pigment is deposited early (allele *e*) or late (allele *l*) during development. Where the red-pigment allele is on the same chromosome as the early regulatory allele, red pigment is laid down in the third or fourth instars and in both males and females (line A). However, where the red-pigment allele is on the same chromosome as the late regulatory allele, red pigment is only deposited after the final moult, and then in females alone (i.e. pigmentation is sex-limited to females) (lines B and C). These apparently *lineata* males can be shown to be carrying the *C* allele by crossing them to bottom recessive *lineata* females. Numbers in the figure refer to instars.

Box 2.— Distribution of Hawaiian happy-face spider, *Theridion grallator*, and the genetics of its colour/pattern.

Map of the major Hawaiian islands, with the four from which *T. grallator* is known shaded. The islands vary in age: Kaua'i, c. 5.1 million years (Mys); O'ahu, c. 3.1 Mys; Moloka'i, c. 1.8 Mys; Lana'i, c. 1.3 Mys; Maui, c. 1 Mys; Hawai'i, c. 0.5 Mys (Carson & Clague, 1995). The panels show the genetics of just six of the numerous colour morphs that have been examined from both Maui and Hawai'i. The Maui morphs seem to be all controlled by alleles at one locus, and all morphs are found equally in both sexes. On Hawai'i, two unlinked loci are present (Locus I and II) with the morphs distributed between them as shown. Single alleles appear to control the Red blob/Red ring and Yellow/Red front pairs of morphs (indicated by the lines beneath) which are differentially expressed in females (F) and males (M), respectively. The differences in genetics between Maui and Hawai'i appear to be constant within an island. The situation on Moloka'i is probably similar to that on Maui - the islands once formed part of a single land mass, Maui Nui. Preliminary data on the O'ahu population suggests that it may differ genetically from that of both Maui and Hawai'i.

Box 3.— Apostatic selection and its possible role in maintaining the extensive colour polymorphism in *Theridion grallator*.

Plot of the hypothetical proportion of the Yellow morph present in a population (the rest are patterned) against the proportion eaten by predatory birds. If birds eat the spiders at random with respect to colour they should take the two colour classes in exactly the proportions in which they occur in the population (dashed straight line). However, if Yellow is at a relatively low frequency in the population, predators may form a search image for the patterned class and tend to miss, and therefore under-predate, Yellow (proportion of Yellow predated is therefore below the random predation line). Yellow is here at a selective advantage and will increase in frequency in the population. Conversely, if Yellow is at a relatively high frequency in the population predators will form a search image for this morph and over-predict it relative to patterned spiders (proportion of Yellow predated is therefore above the random predation line). Apostatic selection generates the S-shaped curve shown. Where this curve crosses the straight line there will be a stable equilibrium where morphs are selectively equivalent. Deviations from this equilibrium generate selective forces that redress the balance.

The point of equilibrium for two 'morphs' under apostatic selection depends on their relative visibility, and need not be at 50%. In the case of *T. grallator*, Yellow is much more cryptic when spiders are sitting beneath green leaves (Oxford & Gillespie, 1998) and possibly also in males when they wander on vegetation during their search for mates. The reduced visibility of Yellow may explain why it has to rise to a high frequency (> 70%) in a population before it becomes disadvantageous. When Yellow is above 70% there will be selection for any colour morph that is different to Yellow and this may explain why the mix of morphs within the patterned class varies between populations.

GLOSARIO:

- ALELO: Cada una de las diferentes formas de un gen, heredado en un locus concreto.
- ALELO DOMINANTE: Alelo cuya expresión determina el fenotipo incluso en un individuo heterocigoto.
- ALELO RECESIVO: Alelo que tiene que estar presente en un individuo homocigoto, para poder determinar un fenotipo.
- EFICACIA BIOLÓGICA: La probabilidad relativa de supervivencia y reproducción de un genotípico o fenotípico dado.
- FENOTIPO: Manifestación externa visible de un genotípico, que puede estar influenciada adicionalmente, o no, por factores ambientales.
- GENOTIPO: La combinación de las dos copias alélicas que posee un individuo en un locus dado.
- HETEROCIGOTO: Un individuo con dos alelos diferentes en un locus dado.
- HOMOCIGOTO: Un individuo con dos copias del mismo alelo en un locus dado.
- LIGAMIENTO: Localización próxima de dos loci, en un mismo cromosoma.
- LOCUS (plural, LOCI): La porción de un cromosoma ocupada por un gen concreto.
- LOCUS AUTOSÓMICO: Locus situado en uno de los cromosomas no sexuales.
- POLIMORFISMO: Presencia, en una misma población, de más de un alelo en un locus dado.
- POLIMORFISMO PROTEGIDO: Polimorfismo en el cual la pérdida de alelos se ve imposibilitada por selección natural.

GLOSSARY:

- ALLEL: One of the different forms of a gene, inherited at a particular locus.
- AUTOSOMAL LOCUS: A locus situated on any chromosome other than a sex chromosome.
- DOMINANT ALLELE: An allele whose expression determines the phenotype even in a heterozygote.
- FITNESS: The relative probability of survival and reproduction for a genotype or phenotype.
- GENOTYPE: The combination of the two allele copies possessed by an individual at a specific locus.
- HETEROZYGOTE: An individual with two different alleles at a particular locus.
- HOMOZYGOTE: An individual with two copies of the same allele at a particular locus.
- LINKAGE: The localisation of loci close to one another on the same chromosome.
- LOCUS (plural -LOCI) The location on a chromosome occupied by a particular gene.
- PHENOTYPE: The detectable outward manifestation of a genotype which may or may not also be influenced by environmental factors.
- POLYMORPHISM: The occurrence in a population of more than one allele at a single locus.
- PROTECTED POLYMORPHISM: A polymorphism in which loss of alleles is prevented by natural selection.
- RECESSIVE ALLELE: An allele that has to be in a homozygote before it determines the phenotype.