

Capítulo 7: SELECCIÓN NATURAL Y ADAPTACIÓN

Juan J. Soler

ESTACIÓN EXPERIMENTAL DE ZONAS ÁRIDAS (C.S.I.C.)
General Segura, 1- 04001 Almería. E-mail: jsoler@eeza.csic.es

La selección natural es el proceso que limita la tasa reproductora o la eficacia biológica de los seres vivos en relación con características fenotípicas heredables, dando lugar a cambios en las frecuencias de los fenotipos de la población en generaciones futuras (evolución). Tiene lugar siempre que exista: (1) variabilidad individual, (2) una relación entre variabilidad en eficacia biológica y variabilidad fenotípica, y (3) una relación entre esas características fenotípicas y el genotipo del individuo. La selección natural afecta al valor medio y a la varianza del carácter en la población, dando lugar a los distintos tipos de selección (estabilizadora, direccional y disruptiva). En este capítulo se exponen varias metodologías para detectar los procesos de selección natural y se estudian índices para comparar la intensidad de selección en distintas poblaciones (oportunidad de selección y varianza genética aditiva de la eficacia biológica), y estimar la intensidad de selección sobre un carácter (diferenciales de selección y gradientes de selección). Las presiones selectivas (influencias del ambiente en la eficacia biológica) son las causas de que ocurran procesos de selección natural. La consecuencia inmediata de estas presiones o agentes selectivos sobre las poblaciones de seres vivos (selección natural) es una mejora en la eficacia biológica media poblacional, a lo largo de generaciones, asociada a la evolución de caracteres (adaptaciones) que mejoran la adaptación de los organismos al ambiente que los rodea. Los procesos evolutivos por selección natural son los únicos que pueden dar lugar a adaptaciones y, en este capítulo, se exponen distintas metodologías para el estudio de las adaptaciones (método exploratorio, experimental y comparativo). Para demostrar que un carácter es una adaptación no basta con exponer una hipótesis adecuada sobre la funcionalidad del carácter, sino que esta hipótesis debe ser utilizada para proponer predicciones que se puedan comprobar con datos.

Introducción

Los organismos vivos se caracterizan por su capacidad de producir otros organismos semejantes, o muy parecidos a ellos mismos, por medio de procesos de reproducción. Todos ellos, además, tienen en común que producen muchos más descendientes de los que el medio puede soportar o, en otras palabras, en sistemas naturales sólo una proporción relativamente pequeña de la descendencia llega a reproducirse. La cuestión clave es si las causas que impiden o limitan la reproducción de algunos organismos son aleatorias y pueden afectar a cualquier individuo de una población o, por el contrario, tienen más probabilidad de afectar a unos tipos de organismos que a otros. Si, por ejemplo, algunos fenotipos de la población tuvieran limitado su potencial reproductivo en relación con otros fenotipos, aunque las características fenotípicas se heredaran de padres a hijos, llegarían a perderse en la población en generaciones futuras. Es decir, de alguna forma, existiría un proceso natural selectivo que limitaría el número de descendientes reproductores de algunos individuos que presentan unas características concretas.

La consecuencia inmediata de este proceso es una disminución de la proporción de individuos con el fenotipo limitado en generaciones futuras y, debido al incremento de la proporción de fenotipos portadores de las caracte-

rísticas que favorecen la reproducción en ese ambiente, en generaciones futuras los individuos de la población en su conjunto estarían cada vez más adaptados al ambiente donde viven. Este escenario natural sencillo podría explicar dos de las principales características que definen a los seres vivos, la semejanza existente entre todos ellos y sus adaptaciones al medio donde viven. Ambas características fueron explicadas por Charles Darwin (1859). La primera como consecuencia de compartir un ancestro común, mientras que la segunda la explicó como el resultado de los procesos de selección natural. El argumento central de Darwin para formular la teoría de evolución por selección natural parte de una limitación de recursos y de la variabilidad existente en la naturaleza entre individuos de la misma especie o población.

La lógica del proceso de selección natural es muy simple. Si imaginamos una población en la que los organismos existentes explotan los mismos recursos es fácil suponer que estos recursos no se reparten por igual. Además, si esta diferencia en la accesibilidad a los recursos no es aleatoria, sino que ocurre debido a que algunos organismos poseen unas características propias asociadas a la probabilidad de obtener una mayor o menor cantidad de recursos del medio, estaríamos ante una población en la que las características de los organismos nos indican la probabilidad de que cada uno de ellos obtenga más o menos recursos que la mayoría en la población. Si ahora

suponemos que el número de descendientes de cada individuo es directamente proporcional a la cantidad de recursos que consigue del medio, y que estas características son transmisibles a su descendencia, es fácil imaginar lo que ocurriría con la población en generaciones sucesivas, sobre todo si tenemos en cuenta que los recursos son finitos y que, por tanto, frecuentemente los recursos serán limitantes.

La consecuencia irremediable sería que, debido a que los organismos con características óptimas (relativas a las que poseen los demás individuos en la población) dejan más descendencia, la proporción de individuos con estas características aumentaría progresivamente en nuestra población. Es decir, las características más comunes en los individuos que la componen serían cada vez más óptimas para explotar los recursos existentes.

El argumento anterior, aunque válido, plantea algunos problemas. Todo el proceso se basa en la existencia de una variabilidad en los individuos que forman la población. Si, como se había expuesto anteriormente, debido al mayor éxito reproductor de algunos individuos, sólo parte de la población contribuye especialmente a las generaciones sucesivas, también este proceso llevaría consigo una reducción en la variabilidad existente entre los individuos que forman la población. Podríamos incluso pensar que en nuestra población se podría llegar a una uniformidad completa entre los individuos que la forman. Esta reducción de la variabilidad implicaría que la inmensa mayoría de los individuos alcanzarían un éxito reproductor muy similar que, tras un número elevado de generaciones, se igualaría y, por tanto, no podrían ocurrir los procesos de selección natural. Si éste fuera el caso, los procesos de selección natural conseguirían uniformizar los caracteres que presentan los organismos de la población y, al reducir la variabilidad individual, los procesos evolutivos por selección natural desembocarían irremediablemente en una población de individuos exactamente iguales sobre los que ya no podrían existir procesos de selección.

Sin embargo, esto no ocurre gracias, sobretodo, a la existencia de mecanismos que aportan variabilidad a la población. Estos mecanismos son esenciales para entender los procesos evolutivos por selección natural ya que nos explican la aparición de caracteres nuevos en las poblaciones y, además, permiten que, aunque los procesos de selección natural estén actuando durante largos periodos de tiempo en ambientes bastante constantes, en la mayoría de los casos exista suficiente variación entre los individuos de la población como para que la selección natural pueda actuar, sobretodo, cuando se producen cambios en el ambiente. Por tanto, la variación individual es un requisito indispensable para que ocurra selección. Ya Darwin en su libro "The origin of species" dedica sus dos primeros capítulos a explicar las variaciones existentes en las especies domésticas y en la naturaleza.

Si los procesos de selección natural han estado o están actuando sobre los organismos durante largos periodos de tiempo en los que no han existido cambios am-

bientales bruscos, se podría asumir que un organismo actual debe de estar muy cerca de poseer las características óptimas para explotar su ambiente. Es decir, al menos las características más importantes que permiten a los individuos de una población acceder a los recursos que típicamente explota su especie deben de ser muy constantes y, por tanto, también se puede utilizar esta teoría para explicar la gran estabilidad de las características de las especies generación tras generación, o para explicar la ausencia de evolución en algunas poblaciones.

Además, basándose en que las características de los organismos deben de estar próximas a un óptimo, es posible predecir que muchas de las características de los seres vivos han sido seleccionadas por realizar una función en el ambiente que explotan. Esto permite a los investigadores plantear hipótesis sobre el significado funcional de algunos de los caracteres que presentan los organismos para, posteriormente, poder estudiar e intentar poner de manifiesto las posibles ventajas que conlleva un determinado carácter. Esta posibilidad de plantear hipótesis de trabajo, que la teoría de evolución por selección natural permite, es muy importante ya que estas hipótesis pueden ser probadas siguiendo el método científico y, por tanto, convierte a la biología en ciencia (ver Capítulo 2).

Aunque existen varios procesos que dan lugar a cambios evolutivos (por ejemplo la deriva genética, ver Capítulo 6), sólo el proceso darwiniano de selección natural produce adaptaciones, es decir, características que le permiten a los organismos explotar el medio ambiente de forma óptima. La selección natural, entendida como el proceso que puede producir adaptaciones, es una de las bases fundamentales de la biología moderna. Si tenemos en cuenta las frecuencias génicas, el mayor éxito reproductor de un individuo inmerso en una población se traduce en una mayor frecuencia de sus genes en las generaciones futuras. En este proceso no es necesario un programa *a priori* de las futuras adaptaciones basadas en mejoras para la población o la especie, sino que estas posibles "mejoras" en la población aparecen irremediablemente en un futuro debido a que los caracteres, o las frecuencias génicas, de individuos de mayor éxito reproductor pasan a ser las más comunes en generaciones sucesivas. Por tanto, podríamos concluir que los procesos de selección natural y evolutivos no persiguen ningún fin, ni la evolución por selección natural tiene ninguna dirección.

Selección natural y selección sexual

La reproducción sexual es muy importante en los procesos evolutivos como un mecanismo que produce variabilidad genética y, aunque su aparición y mantenimiento a lo largo de la historia evolutiva de los organismos puede ser explicada por procesos de selección natural (Maynard-Smith y Szathmáry 1995, ver Capítulo 9), existen bastantes costos asociados a este tipo de reproducción. Uno de los principales costos consiste en el hecho de necesitar de otro individuo para la reproducción, pero

quizás lo más importante sea el hecho de que estos costos no son iguales para ambos sexos, dando lugar a lo que se conoce como conflicto sexual (ver Capítulo 13). Esta diferenciación sexual en los costos asociados a la reproducción implica que los procesos de selección natural favorezcan distintos caracteres en machos y en hembras. En individuos del sexo con costos de reproducción inferiores (generalmente machos) favorecerían características que maximicen la accesibilidad a individuos del sexo contrario (generalmente hembras), mientras que en el sexo con mayores costos reproductivos se favorecen las características que permiten distinguir y seleccionar caracteres de individuos del sexo contrario que impliquen beneficios directos o indirectos para su descendencia (Trivers 1972; Andersson 1994, ver Capítulo 13).

La mayoría de las características que favorecen el acceso a individuos del sexo que más invierte en reproducción (generalmente hembras) tienen en común que influyen negativamente en la probabilidad de supervivencia de los individuos que las presentan. Este es el caso de cualquier color o rasgo llamativo en los machos que, además de atraer a las hembras, también, por ejemplo, hará más fácil su detección por parte de los depredadores, parásitos, etc. Debido a que los procesos de selección no pueden favorecer caracteres que no estén asociados a un éxito reproductor diferencial y a que, para organismos de reproducción sexual cruzada, es indispensable el acceso a individuos de otro sexo, en los individuos deben existir caracteres que maximicen el acceso a individuos del otro sexo incluso cuando estos caracteres estén asociados con una disminución en la supervivencia (ver ejemplos en los capítulos 13 y 28). La evolución de estos caracteres se explican por procesos de selección sexual.

La dicotomía selección natural/sexual es una consecuencia de la historia y de cómo Darwin presentó sus ideas, pero básicamente es lo mismo, o sea, producir más progenie. Se puede conseguir más progenie viviendo más, siendo más fecundo o maximizando el éxito de emparejamiento existiendo costos y beneficios para cada una de esas estrategias. El medio físico, ecológico y social impone presiones que afectan a la probabilidad de conseguir progenie. El compendio de todas esas presiones es la selección natural, una de cuyas formas por razones históricas se denomina selección sexual. Ya que en este libro existe un capítulo dedicado a la selección sexual (Capítulo 13), no voy a profundizar más en este tipo de caracteres.

Selección natural

Condiciones para que actúe la selección natural

La selección natural puede ser definida como el proceso que ocurre si y sólo si se dan las tres siguientes condiciones: en la población existe (a) variabilidad individual en algunos de sus atributos o caracteres (variación fenotípica); (b) una relación directa entre esos caracteres y la habilidad del individuo que los posee en el empareja-

miento y fertilización, y en su fertilidad, fecundidad, y/o supervivencia (variación en eficacia biológica); y (c) una similitud entre el carácter que presenten los padres y sus descendientes, la cual debe de ser independiente, al menos parcialmente, del efecto de un ambiente común (caracteres heredables) (Endler 1986). Si esas tres condiciones se cumplen, uno o dos sucesos pueden ocurrir: (1) que la distribución de frecuencias del carácter en la población difiera entre clases de edad más allá de lo esperado por la ontogenia (crecimiento y desarrollo); (2) si la población no está en equilibrio, se podría predecir que la frecuencia de distribución del carácter de todos los descendientes en la población será diferente de la que mostraba la población de sus antecesores, más allá de lo esperado sólo por las condiciones (a) y (c).

Las condiciones (a), (b) y (c) las cumplen todas las poblaciones de organismos vivos, y los efectos (1) y (2) son simplemente los resultados probabilísticos y estadísticos de las relaciones entre efectos y condiciones biológicas (Endler 1986). Por tanto, se puede concluir que todos los organismos vivos están sometidos a este tipo de procesos cuyo resultado es el cambio en las frecuencias fenotípicas de sus poblaciones.

La definición anterior es quizá la más completa, pero existen otras más sencillas que implican todo lo anteriormente citado. Por ejemplo, George C. Williams, en su libro "Natural selection: domains levels, and challenges" (Williams 1992) la define como "un sistema de retroalimentación correctiva que favorece a aquellos individuos que más se aproximan a la mejor organización posible para su nicho ecológico". Mark Ridley (1993) la define como "el proceso por el que las formas de organismos en una población que están mejor adaptadas al ambiente incrementan su frecuencia relativamente a las formas menos mejor-adaptadas en un número de generaciones". Stephen C. Stearns y Rolf F. Hoekstra (2000) la definen simplemente como "la variación en el éxito reproductor asociada a una característica heredable". Aunque todas ellas son válidas, y coinciden con que la selección natural es un proceso que irremediamente ocurre en las poblaciones naturales, quizás la propuesta por Endler (1986) sea la más completa al incluir las bases del proceso y las condiciones necesarias para que ocurra selección de forma natural.

Bases de la selección natural

Variabilidad individual y fuentes de variación

Morfológicamente, los individuos de una población varían con respecto a cualquier carácter que midamos, siendo prácticamente imposible encontrar dos individuos totalmente idénticos. El fenotipo se puede expresar basándose en características o medidas de los caracteres u órganos de los individuos. Estos caracteres se pueden clasificar en continuos si, como el tamaño corporal, las posibles medidas de cada individuo pueden variar de forma continua entre el máximo y el mínimo que se encuentre en la población, o en discretos, si no es posible encontrar

individuos con caracteres intermedios como ocurre con la presencia o no de ornamentos.

Un claro ejemplo de variación discreta en un carácter lo constituyen las llamadas especies polimórficas. Es decir, que podemos encontrar individuos de varios tipos o formas dentro de la misma especie, e incluso en una misma población, como ocurre en las poblaciones inglesas de la mariposa (*Biston betularia*) con tres tipos de coloración en sus alas (ver Capítulo 4), o en poblaciones de libélulas (azul y rojo, ver Capítulo 32).

Sin embargo, la variación no sólo se refiere a caracteres morfológicos. Si descendemos hasta un carácter celular, como es el número y forma de estructuras cromosómicas, de nuevo nos encontramos variación. Este es el caso, por ejemplo, de cromosomas polimórficos debidos a inversiones o de la existencia de cromosomas supernumerarios (también llamados cromosomas B, ver Capítulo 27). Si seguimos descendiendo a un nivel bioquímico, como es el caso de las proteínas, seguimos encontrando variación como se ha puesto de manifiesto en numerosas ocasiones con la técnica de electroforesis. Además, si existe una gran variación entre los individuos de una población en cada uno de estos niveles, debe existir también a nivel del ADN, como han puesto de manifiesto numerosos estudios de secuenciación de bases nucleicas. Por tanto, la variación existente en poblaciones naturales es tan enorme que es de esperar que cada individuo sea genéticamente único.

Cualquier carácter se puede definir como el resultado de tres componentes, el componente genético o hereditario, el componente ambiental y el componente materno (Falconer 1989). El componente genético se refiere al ADN heredado de sus progenitores y que codifica un determinado carácter y su desarrollo. El ambiental se refiere a la influencia del medio ambiente en el desarrollo del fenotipo a partir de un genotipo determinado. Por último, el componente materno se refiere a los efectos indirectos que el genotipo materno puede tener sobre el fenotipo de sus descendientes a través de la expresión fenotípica de caracteres relacionados con, por ejemplo, cuidados maternos o cantidad y calidad de sustancias incluidas en el huevo junto al embrión. Los efectos maternos se incluirían dentro de un grupo más amplio, denominado efectos indirectos, ya que parte del ambiente que rodea a un individuo puede tener una base genética cuando es debido a otros organismos vivos y pueden influir tanto en el fenotipo de otros individuos, como en la eficacia biológica de los organismos que lo provocan (Mousseau y Fox 1998, Wolf et al. 1998, Wolf et al. 1999).

Fuentes de variabilidad genética. Son varios los procesos que pueden generar variabilidad en los individuos de una población. Algunas de las variaciones tienen una base genética, es decir, heredable, mientras que otras no. Este es el caso de la variabilidad producida por la influencia ambiental durante el desarrollo o la ontogenia de un individuo (excepto el ambiente producido por conoespecíficos que sí puede tener una base genética importante (ver apartados de fuentes de variabilidad ambiental)). Individuos

genéticamente idénticos pueden desarrollarse en fenotipos diferentes si son criados en ambientes distintos.

Principalmente son tres los procesos que generan variabilidad genética, los procesos de recombinación, de migración y las mutaciones. Dichos procesos son tratados con detenimiento en el Capítulo 6 y, por tanto, aquí se describirán brevemente destacando su importancia en los procesos de selección natural.

En eucariotas con reproducción sexual, durante la meiosis, se forman gametos genéticamente variables como consecuencia de la segregación independiente de cromosomas no homólogos y cruzamientos entre cromosomas homólogos. Es lo que se conoce como procesos de recombinación. Es decir, de los cromosomas existentes en un individuo se producen nuevos cromosomas con una secuencia génica única. Es importante tener en cuenta que para que los procesos de recombinación generen variabilidad genética es indispensable que exista variación alélica, ya que la recombinación entre cromosomas idénticos produce idénticos cromosomas. Durante la formación de los gametos, los cromosomas heredados de los dos progenitores se recombinan entre sí de manera que cada gameto lleva como promedio un 50% de los genes de la madre y el otro 50% del padre. Por tanto, la variación de gametos o de individuos posibles es prácticamente infinita. Por ejemplo, las moscas del vinagre (*Drosophila* spp.) presentan unos 10.000 loci funcionales, y un individuo con un nivel de heterocigosidad normal de un 10% podría producir 10^{300} gametos genéticamente distintos. Sin embargo, la persistente reorganización de los genes no cambia su frecuencia, es decir, la herencia por sí misma no engendra cambio evolutivo. Es lo que se conoce como la Ley de Hardy-Weinberg y del equilibrio génico, que por medio de una ecuación sencilla determina la frecuencia de los genotipos individuales en función de la frecuencia de los alelos (ver Capítulo 6), e implica que, asumiendo un emparejamiento aleatorio y en ausencia de selección, las frecuencias génicas permanecen constantes de generación en generación. Esta ley es muy importante ya que permite establecer las frecuencias génicas teóricas en ausencia de selección y, por tanto, unas frecuencias distintas a las esperadas implicarían la existencia de procesos de selección natural.

Los procesos de recombinación sexual pueden también influir en la dispersión de mutaciones nuevas (favorables) en los distintos genotipos de la población y, por tanto, en la variabilidad de genotipos (con su eficacia biológica asociada) en la que una determinada mutación está presente. Si imaginamos que una mutación aparece en un genotipo con una eficacia biológica intermedia, esta mutación no puede pasar a los genotipos de máxima eficacia biológica a no ser que exista recombinación sexual con gametos de estos genotipos. Además, si no existe recombinación sexual, debido a la acumulación de mutaciones deletéreas en estos genotipos intermedios, a lo largo de generaciones, la eficacia biológica de los individuos con una mutación beneficiosa, pero no capaz de contrarrestar los efectos subóptimos de su genotipo, iría disminuyendo en la población, con lo que la mutación se perdería en

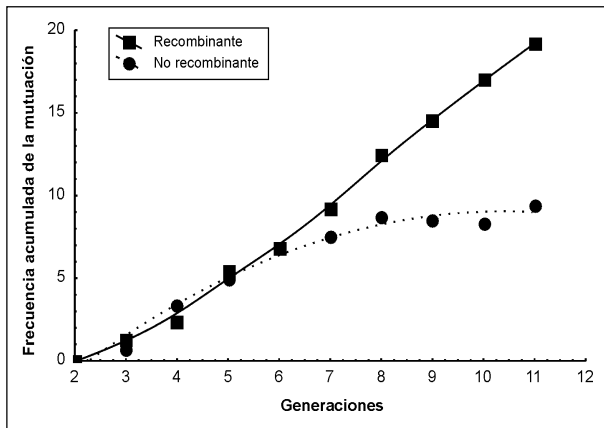


Figura 1. Evolución de las frecuencias de individuos con una mutación beneficiosa en poblaciones con recombinación sexual y en poblaciones no recombinantes (Datos de Rice y Chippindale 2001).

generaciones futuras por procesos estocásticos. Esta hipótesis ha sido demostrada experimentalmente con moscas del género *Drosophila* en laboratorio (Rice y Chippindale 2001). Utilizando dos poblaciones de moscas, una con recombinación y otra sin recombinación sexual encontraron que sólo en la población recombinante la mutación llegaría a fijarse mientras que en la población que no ocurría recombinación la mutación beneficiosa tendía a perderse (Fig. 1).

Las migraciones son otra fuente importante de variación genética. Las poblaciones de individuos de la misma especie no se mantienen aisladas y existe un intercambio genético entre ellas llevado a cabo por individuos (adultos y juveniles) que se dispersan de las poblaciones donde nacieron. Este intercambio genético no sólo mantiene a las poblaciones en contacto, suponiendo una homogeneidad en los rasgos o caracteres que presenta la especie, sino que, además, supone un aporte de variabilidad genética a las poblaciones donde llegan. Las diferencias genéticas entre individuos que pertenecen a poblaciones de la misma especie pero geográficamente muy alejadas entre sí, generalmente, son mucho mayores que las diferencias entre individuos pertenecientes a la misma población. Por tanto, la llegada de individuos de poblaciones muy distantes a una población, implica la llegada de genotipos distintos (“flujo génico”) y un aumento en la diversidad genética poblacional. En este sentido, recientemente se ha demostrado experimentalmente la influencia del flujo génico en la evolución de poblaciones naturales de un crustáceo (*Daphnia*) (Ebert et al. 2002). En este estudio vieron cómo la llegada de inmigrantes a una población aislada con una reducida variabilidad genética, y la reproducción con individuos de esa población daba lugar a descendientes (híbridos) con una mayor eficacia biológica. Otro ejemplo de la importancia de estas migraciones generando variabilidad genética en los procesos evolutivos por selección natural estaría en las relaciones coevolutivas que tienen lugar entre parásitos y hospedadores (ver Capítulo 12). En una población de hospedador que estuviera bajo una presión selectiva muy fuerte de un pa-

rásito se seleccionarían fenotipos defensivos con capacidad de eludir parasitismo que, al mismo tiempo, provocaría que sólo los parásitos con capacidad para contrarrestar las defensas de los hospedadores llegaran a reproducirse, con la consiguiente disminución de la variabilidad genética poblacional del parásito. Además, debido a que los mecanismos defensivos y contra-defensivos de parásitos y de hospedadores, respectivamente, diferirían entre poblaciones, aparecería una diferenciación genética elevada entre distintas poblaciones de hospedador. Sin embargo, el flujo génico existente entre poblaciones de parásitos y de hospedadores haría que este escenario fuera más complejo. Por un lado, un elevado flujo génico entre poblaciones de parásito provocaría variabilidad genética suficiente como para facilitar la dinámica coevolutiva (carrera de armamentos), como se ha detectado que ocurre en poblaciones de trematodos (*Microphallus* sp.) que parasitan a unos caracoles de Nueva Zelanda (Dybdahl y Lively 1996). Por otra parte, un flujo génico mayor en las poblaciones de hospedador en relación con el que ocurra entre poblaciones de parásito podría facilitar la llegada de fenotipos defensivos en poblaciones de hospedador recientemente explotadas por parásitos y, por tanto, podría suponer la existencia de fenotipos defensivos a un parásito concreto en una población incluso antes de que el parásito llegue a explotar dicha población como parece que ocurre en las poblaciones de urracas europeas (*Pica pica*) que actúan como hospedadoras del críalo (*Clamator glandarius*) (Soler et al. 1999, Martínez et al. 1999, Soler et al. 2001; para más información sobre este sistema ver Capítulo 12).

El último proceso que genera variabilidad genética no se basa en la variabilidad existente en cualquier población, individuo o cromosoma. Son las mutaciones que, en un sentido amplio, se definen como cualquier alteración en la secuencia de ADN. Son, sin lugar a dudas, la principal fuente de variabilidad genética. Es el único proceso por el que pueden aparecer en una población nuevos alelos y de ahí su enorme importancia en procesos evolutivos. Aunque estas mutaciones pueden aparecer en cualquier célula de un organismo pluricelular durante los procesos de división celular o mitosis, sólo aquellas que se dieran en la línea germinal, es decir en los procesos de meiosis, podrán pasar a la siguiente generación y, por tanto, serían las que contribuirían al acervo genético de una especie o población. Excepciones las constituyen organismos en los que las estructuras reproductoras son meristemos o tejidos somáticos. Las mutaciones se producen por fallos o errores ocasionales de manera que las células hijas difieren de las parentales en la secuencia de nucleótidos o en el número de ellos en el ADN y pueden ser agrupadas en dos categorías dependiendo de que afecten a pocos (mutaciones puntuales o genéticas) o a muchos nucleótidos, pudiendo cambiar el número de los genes, su posición en un cromosoma e incluso el número de cromosomas (mutaciones cromosómicas). Las tasas de mutación han sido medidas en una gran variedad de organismos. Como promedio, en organismos pluricelulares la probabilidad de que aparezca una mutación dada ocurre

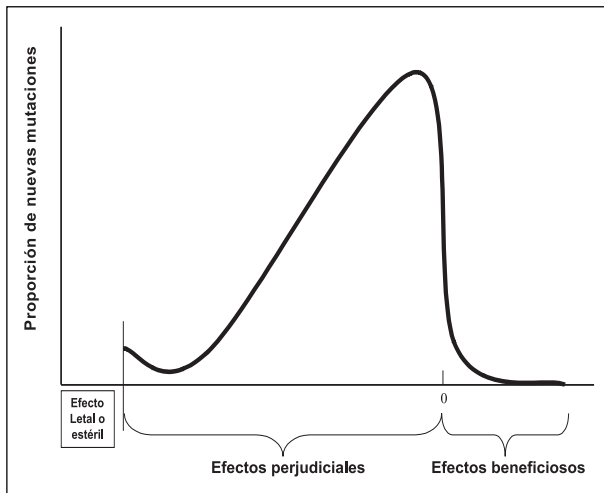


Figura 2. Posible distribución de frecuencias de nuevas mutaciones en relación con su influencia en la eficacia biológica de los individuos que las portan.

entre 1 de cada 100.000 y uno de cada millón de gametos. Si consideramos simultáneamente todos los genes del organismo y la cantidad de gametos que puede producir durante toda su vida debemos de concluir que es más que probable que en cada uno de los organismos vivientes se produzcan mutaciones. Las mutaciones pueden tener una gran influencia en la eficacia biológica de los organismos teniendo la mayoría efectos deletéreos o neutros y muy pocas efectos beneficiosos incrementando la eficacia biológica de los organismos portadores (Fig. 2). Por ello, existen numerosos mecanismos de control (ADN polimerasas y otras enzimas) que supervisan los procesos de duplicación del ADN y que, en gran medida, corrigen y eliminan bastantes de estas mutaciones. Además, existen otros mecanismos de control que reducen la probabilidad de que gametos defectuosos, o portadores de mutaciones deletéreas, lleguen a fecundarse. Desde la formación de los gametos hasta que se produce la fecundación, los espermatozoides deben de recorrer un camino y superar una serie de barreras hasta fecundar al óvulo. Estas barreras actuarían como filtro y, por tanto, los espermatozoides defectuosos tienen bastantes menos probabilidades de llegar a fecundar al óvulo. Es decir, que existen mecanismos para eliminar la mayoría de las mutaciones deletéreas de la línea germinal, con lo que la mayoría de las mutaciones que pasan a la siguiente generación se podrían considerar neutras o, incluso, algunas pueden ser beneficiosas para el organismo portador.

Fuentes de variabilidad ambiental. En este apartado nos vamos a referir a la posible variabilidad ambiental existente en una población y en un tiempo determinado, que influye en el desarrollo de los fenotipos, y que puede ser seleccionada por procesos de selección natural. Las fuentes de variación ambiental se podrían clasificar en “abióticas” y “bióticas”. Las variaciones ambientales provocadas por causas abióticas (temperatura, humedad, pH, radiaciones, etc.) evidentemente no tienen un componente hereditario y, por tanto, aunque tienen gran influencia en el desarro-

llo de los fenotipos, en algunos casos pudiendo incluso determinar el sexo (ver ejemplos en el Capítulo 9), la selección natural no podría actuar sobre estos ambientes (Wolf et al. 1998). Sin embargo, las variaciones ambientales provocadas por otros organismos vivos pueden estar asociadas con distintas probabilidades de depredación, parasitismo, etc., y además incluyen variaciones ambientales provocadas por otros organismos de la misma especie (familiares o no). Este es el caso de especies con cuidados parentales que, por ejemplo, construyen nidos o madrigueras donde sus hijos pasan gran parte de su desarrollo o, de forma general, en todas las especies en las que el desarrollo del cigoto se produce gracias a las sustancias energéticas (vitelo) proporcionadas por la hembra (efectos maternos anteriormente mencionados). Es bien conocido que caracteres como construir un determinado tipo de nido, tipo de huevos, cuidados parentales, etc., tienen un fuerte componente hereditario, e incluso son caracteres taxonómicos que nos permiten reconocer distintas especies. Además, también se ha demostrado en multitud de ocasiones que el ambiente proporcionado por organismos conespecíficos influye en el desarrollo de los fenotipos y en la eficacia biológica de los mismos. En estos casos, el ambiente sí tendría un componente hereditario que podría variar entre los individuos de la misma población y, por tanto, algunas de las fuentes de variabilidad ambiental tendría una base genética. Además, la variabilidad en el ambiente proporcionado por distintos individuos, que implican unos efectos ambientales directos (o genéticos indirectos, ver apartado “Efectos indirectos sobre otros genotipos”) sobre los fenotipos que se desarrollaran en él, a su vez, podrían influir en la eficacia biológica de los individuos que crean esos ambientes. En estos casos, la selección natural podría actuar sobre este tipo de ambientes contribuyendo a los cambios evolutivos (Wolf et al. 1998, Wolf et al. 1999). Por tanto, podemos concluir que al menos parte de la variabilidad ambiental existente puede tener un componente genético y, que proporcionar un tipo de ambiente determinado, puede pasar a la descendencia, siendo objeto de procesos de selección natural. Además, las fuentes de variabilidad de este componente genético (con efectos indirectos sobre otros fenotipos) serían las mismas que expusimos para el caso de la variabilidad genética.

Variabilidad en la eficacia biológica individual y su relación con la variación genética

Hasta ahora hemos explicado la variación genética existente entre individuos de la misma población o especie y cómo se puede generar. Aunque esta variabilidad sea un requisito indispensable para que actúe la selección natural, no es suficiente. Si una variación genética dada no se traduce en una ventaja o inconveniente que afecte a la eficacia biológica del individuo que la porta, en relación con la de los demás individuos en la población, los procesos de selección natural no pueden actuar sobre ella. Sin embargo, si existe variabilidad en la eficacia biológica de los individuos de una población y, además, está aso-

ciada a unos variantes genéticos, es irremediable que las frecuencias génicas cambien en las siguientes generaciones hacia una mayor representación de los individuos con características asociadas a una mayor eficacia biológica.

Entre los individuos que forman parte de una población existen diferencias en cuanto a su eficacia biológica, o número de descendientes que pasan a generaciones futuras. Estas diferencias pueden tener una base genética y ser debidas a diferencias en la esperanza de vida, en la probabilidad de sufrir depredación, en la disponibilidad de alimento para invertir en reproducción, en la fertilidad, en la fecundidad, etc. Sólo en este caso una estima de la eficacia biológica de un genotipo determinado permitirá una estimación del cambio de las frecuencias génicas en generaciones sucesivas. Por tanto, las estimas de eficacia biológica son de gran importancia.

En principio, cualquier medida de las variables que potencialmente pueden afectar a la eficacia biológica (por ejemplo, fertilidad, número de cópulas exitosas, número de hijos, eficacia en eludir depredadores o parasitismo, eficacia en conseguir alimento, etc.) puede ser utilizada como medida aproximativa de la eficacia biológica. Sin embargo, debido a la importancia del parámetro, una buena estima de la eficacia biológica de los distintos fenotipos de una población es esencial para estudiar procesos evolutivos por selección natural.

En poblaciones naturales la eficacia biológica se mide como el número medio de descendientes producidos por un fenotipo; descendientes que, a su vez, llegan a reproducirse, produciendo individuos fértiles. Sin embargo, en muchas ocasiones existen problemas metodológicos asociados a la especie estudiada para estimar este parámetro, ya que hay que tener marcados a todos los individuos, reconocer a sus hijos, etc. Debido a estos problemas, quizás la medida más utilizada como índice de la eficacia biológica sea el éxito reproductor de los individuos a corto plazo. Sin embargo, esta medida puede tener serios problemas a la hora de extrapolarla a un índice de eficacia biológica debido a varias razones:

– Primero, indicadores del éxito reproductivo a corto plazo (p. ej. en una estación o intento reproductor) son muy sensibles a variaciones ambientales y, por tanto, pueden no estar directamente relacionados con la calidad de los individuos para explotar el ambiente más probable. Diferencias importantes en la eficacia biológica de los distintos fenotipos en la población pueden quedar enmascaradas en determinadas condiciones ambientales, sobre todo cuando son muy favorables. Por ejemplo, si en el año de nuestra medición, algunos de los factores que pueden afectar al éxito reproductor no son importantes (alimento no limitante, reducción de las poblaciones de depredadores o de parásitos, etc.) los individuos con características que disminuyan la influencia de estos factores en su eficacia biológica conseguirían un éxito reproductor muy similar al logrado por individuos que no poseyeran esos caracteres. En este caso podríamos erróneamente concluir que esos caracteres no conllevan un diferencial en éxito reproductor y, por tanto, que la selección natural no podría actuar.

– Segundo, el esfuerzo reproductor de un individuo durante una estación reproductora influye en el esfuerzo a realizar en la siguiente estación ya que quedaría debilitado por el gran esfuerzo realizado en la primera (ver Capítulo 8). Además, el esfuerzo reproductor relativo a su condición física varía con la edad de los individuos y, por tanto, un mismo individuo no obtiene el mismo éxito reproductor, ni realiza el mismo esfuerzo reproductor, a lo largo de toda su vida. Existen muchos ejemplos de este aspecto, algunos de ellos expuestos en el siguiente capítulo.

– El tercer problema radica en que, en muchas ocasiones, el éxito reproductor varía con la edad. Por ejemplo, un individuo joven que se reproduce por primera vez, es mucho más probable que sufra depredación o que falle en su intento de reproducirse que otro individuo con más experiencia. Además, estos individuos jóvenes frecuentemente no están en su plenitud reproductora y normalmente su fecundidad también varía con la edad (ver p. ej., Møller y de Lope 1999). Este problema se puede controlar de forma estadística, proporcionando al análisis información sobre la edad de los individuos muestreados. De esta forma, sólo tendríamos en cuenta la variación en el éxito reproductor para individuos de la misma clase de edad. Otra posible solución consiste en tener información del éxito reproductor durante varios años y, con estos datos, construir curvas que reflejen la variación de este parámetro con la edad. Después, bastaría con establecer la diferencia entre el éxito reproductor real y el esperado según esa curva para una determinada edad. De todas formas estas dos soluciones no son totalmente eficaces, sobre todo debido a la imposibilidad de estimar la edad de los individuos en poblaciones naturales y a la adopción de otras variables que indirectamente reflejen la edad. Otro problema relacionado con la edad a la hora de estimar la eficacia biológica de un individuo basándose en su éxito reproductor en un año, es que estamos asumiendo que la probabilidad de supervivencia a la estación reproductora siguiente es la misma para todos los individuos de la población. Es decir, que los individuos que llegan a edades avanzadas son una muestra aleatoria de la población. Si este no fuera el caso las soluciones anteriores al problema de que el éxito reproductor varía con la edad no serían válidas.

Otra medida de la eficacia biológica sería el éxito reproductor de un individuo durante todo el período de vida. Sin embargo, incluso esta medida tiene sus problemas, y es sólo válida bajo ciertas condiciones. Por ejemplo, un individuo puede tener un éxito reproductor más elevado que otro, pero la viabilidad de sus hijos puede que no sea tan elevada como la de los hijos del segundo (con menor éxito reproductor) y que este segundo llegue a tener mayor número de nietos que el primero. Este problema de la estima de la eficacia biológica se podría solucionar si se determinara el número de nietos, biznietos, etc. que consigue cada fenotipo en la población. Sin embargo, el seguimiento e identificación de líneas familiares a lo largo de muchas generaciones en condiciones naturales es una tarea prácticamente inviable, por lo que podríamos con-

cluir que una buena estimación a la eficacia biológica sería el número de nietos que produce cada uno de los fenotipos de la población.

La teoría de la selección natural

Darwin dedujo la teoría de selección natural basándose, entre otras, en las ideas de Malthus sobre la relación entre el crecimiento de las poblaciones humanas y el de los recursos (ver Capítulo 2) y la aplicó para explicar la evolución de las especies y sus adaptaciones. Después de la muerte de Darwin la teoría de evolución por selección natural pasó por un periodo en el que disfrutó de muy pocos seguidores. Entre otras razones, el bajo seguimiento de esta teoría se debió a que Darwin no encontró una solución satisfactoria que pudiera explicar los mecanismos de herencia necesarios para su idea. Sin embargo, la solución ya existía a finales del siglo XIX, cuando Mendel publicó sus trabajos sobre herencia de caracteres, pero no fue hasta los años treinta del siglo XX, cuando la teoría de la herencia de Mendel se redescubrió y se utilizó como complemento de la teoría de evolución por selección natural de Darwin, dando lugar a lo que se conoce como “teoría sintética de la evolución” o “neodarwinismo”.

La síntesis de las dos teorías fue llevada a cabo principalmente por tres autores, R. A. Fisher, J. B. S. Haldane, y S. Wright, y sus conclusiones se podrían resumir en los siguientes 5 puntos: (1) Las poblaciones contienen variabilidad genética generada “al azar”. (2) Las poblaciones evolucionan mediante cambios en las frecuencias génicas originadas por deriva genética, flujo génico y, sobre todo, selección natural. (3) Las variaciones que producen ventajas selectivas tienen efectos fenotípicos generalmente pequeños (las grandes generalmente son deletéreas), por lo que el cambio adaptativo es normalmente gradual (“gradualismo”). (4) La diversificación se genera por especiación (evolución del aislamiento reproductivo entre poblaciones). (5) Los procesos de diversificación llegan, con el tiempo, a producir cambios lo suficientemente grandes como para que den lugar a taxones de orden superior (género, orden, etc.).

Estos autores fueron los primeros en realizar modelos matemáticos de selección natural. La mayoría de estos modelos siguen vigentes en la actualidad, o han sido las bases de modelos más modernos y complejos. Debido a la complejidad matemática de estos modelos, y a que se explican detalladamente en el capítulo 6 de este libro, en este capítulo sólo expondremos algunos de los más importantes y simples que intentan explicar los efectos evolutivos de la selección natural con la ayuda de ejemplos numéricos para una mejor comprensión de sus implicaciones.

Eficacia biológica absoluta vs. eficacia biológica relativa

En estos modelos a cada genotipo se le asigna un valor medio de eficacia biológica. Debido a que un mismo genotipo puede dar lugar a distintos fenotipos que varían

en su eficacia, el valor de eficacia biológica medio de un genotipo es el de todos los individuos pertenecientes a todos los fenotipos posibles a partir de ese genotipo. Para una mejor comprensión de estos modelos vamos a seguir un ejemplo hipotético con organismos haploides en el que estimaremos la eficacia biológica como el número de descendientes que llegan a reproducirse. Con este índice tenemos en cuenta dos de los principales componentes de la eficacia biológica (ver atrás), la “viabilidad de los descendientes” y la “fecundidad de los progenitores”. La combinación de estos nos proporciona el valor del éxito reproductor en número de descendientes viables (que llegan a reproducirse).

La viabilidad media de un genotipo es igual a la proporción de individuos de un determinado genotipo que llega a reproducirse. Por ejemplo una viabilidad de 0.08, indicaría que el 8% de los descendientes llegarían a reproducirse. La fecundidad se puede definir como el número de huevos, embriones, etc. (por ejemplo, 50). Estos dos valores de fecundidad y de viabilidad nos proporcionan un valor de eficacia biológica de 4 (cuatro individuos llegarían a reproducirse). Para simplificar el modelo vamos a asumir que los individuos se reproducen sólo una vez en su vida, que todos los individuos de la población se reproducen a la vez (reproducción sincrónica) y que la reproducción es asexual. Además suponemos que sólo existen dos genotipos en la población (A y B) cada uno de ellos con una frecuencia (p y q respectivamente) y una eficacia biológica absoluta (R_A y R_B) determinada (en nuestro ejemplo 4 y 5 respectivamente).

Independientemente de la frecuencia de cada genotipo:

$$(p + q) = 1$$

y, por tanto, el crecimiento medio por individuo en la población (R) sería igual a la suma de los productos de la frecuencia de cada genotipo multiplicada por su eficacia biológica asociada:

$$\bar{R} = (pR_A + qR_B)$$

Si, por ejemplo, el 30% de los individuos de una población son del genotipo A ($p = 0.3$), el 70% deben de ser del genotipo B ($q = 0.7$). Por tanto, el número medio de descendientes reproductores producidos por cada individuo de nuestra población sería:

$$\bar{R} = (pR_A + qR_B) = (0.3) 4 + (0.7) 5 = 4.7$$

Hasta ahora hemos utilizado un índice de eficacia biológica absoluto, por el que se puede estimar el crecimiento de la población y de cada uno de los genotipos. Sin embargo, el cambio evolutivo producido por selección natural se detecta por cambios en las frecuencias relativas de los genotipos de las poblaciones y la razón de cambio genético en una población bajo selección depende de la eficacia biológica relativa (W) de los genotipos, que es función de la eficacia absoluta de todos los genotipos en la población. Lo cual se puede demostrar matemáticamente:

La eficacia biológica relativa de cualquier genotipo en una población (W_i) es igual a la eficacia absoluta del genotipo (A) dividida por la eficacia absoluta de otro genotipo de la población (B). Normalmente el segundo genotipo siempre es aquel con mayor eficacia biológica de la población y, de esta forma se consigue que, independientemente de la población que se esté estudiando, los valores de eficacia relativa siempre variarán entre 0 y 1. Por tanto:

$$W_A = \frac{R_A}{R_B}$$

$$W_B = \frac{R_B}{R_B}$$

(En nuestro ejemplo $W_A = 4/5 = 0,8$, y $W_B = 1$)

La eficacia relativa media de los individuos de la población sería la de cada uno de los genotipos multiplicada por sus frecuencias en la población:

$$\bar{W} = (pW_A + qW_B)$$

(En nuestro ejemplo $= 0,3(0,8) + 0,7(1) = 0,94$)

Las frecuencias de cada genotipo se pueden expresar como el número de individuos pertenecientes a cada uno (N_A y N_B) dividido por el número total de individuos en la población (N):

$$p = \frac{N_A}{N}$$

$$q = \frac{N_B}{N}$$

En la segunda generación las frecuencias genotípicas, p y q cambiarían a p' y q' , respectivamente, dependiendo de la eficacia biológica de cada genotipo en la generación anterior y del número de individuos de cada genotipo. Es decir:

$$p' = \frac{N_A R_A}{N_A R_A + N_B R_B} = \frac{p N R_A}{p N R_A + q N R_B} = \frac{p R_A}{p R_A + q R_B}$$

Además, el cambio evolutivo en la población vendrá dado por el cambio en frecuencia de A y de B (incremento de p (Δp), e incremento de q (Δq) respectivamente).

$$\Delta p = p' - p = \frac{p R_A}{p R_A + q R_B} - p = \frac{p R_A - p(p R_A + q R_B)}{p R_A + q R_B}$$

sustituyendo en el numerador (dentro del paréntesis) p por $(1-q)$ tenemos que:

$$\Delta p = \frac{pq(R_A - R_B)}{p R_A + q R_B}$$

y aplicando esta fórmula a nuestro ejemplo:

$$\Delta p = \frac{0,3 * 0,7(4 - 5)}{0,3 * 4 + 0,7 * 5} = -0,045$$

Este resultado no varía independientemente de que R_A y R_B varíen, siempre que mantengan la misma relación entre sus valores. Es decir, que si en vez de utilizar 4 y 5 como valores de la eficacia biológica de A y de B respec-

tivamente hubiéramos utilizado 8 y 10, ó 12 y 15, el resultado de cambios en las frecuencias genotípicas es siempre el mismo. Por tanto, podemos concluir que los cambios en las frecuencias génicas de una población depende de la eficacia biológica relativa de los genotipos presentes en esa población.

Modelo de selección en organismos haploides

Los organismos haploides tienen sólo un alelo por gen y, por tanto, el incremento en la frecuencia relativa del alelo coincide con el incremento del genotipo que lo presenta. Si utilizamos el valor de la eficacia biológica relativa al del genotipo más eficaz, la eficacia biológica de cualquier genotipo en la población se podría expresar como uno menos un valor (s). En el caso del genotipo más eficaz ese valor (s) sería igual a cero, y para cualquier otro genotipo variará entre cero y uno. A ese término (s) se le llama "coeficiente de selección" e indica la intensidad de la selección en contra del fenotipo dado. Es decir, valores altos del coeficiente de selección indican que la selección en contra de ese genotipo es alta.

Por tanto en nuestro ejemplo el coeficiente de selección del primer genotipo (A) es 0.2 ($1 - 0,8$) y el del segundo (B) es de 0 ($1 - 1$).

Si ahora en nuestra ecuación sustituimos el valor absoluto de la eficacia biológica (R_A y R_B) por su valor relativo ($(1-s)$ y (1) respectivamente) obtenemos la ecuación del modelo de selección en individuos haploides:

$$\Delta p = \frac{pq(R_A - R_B)}{p R_A + q R_B} = \frac{pq(1-s-1)}{p(1-s) + q} = \frac{-spq}{1-sp}$$

De esta ecuación se pueden extraer algunas consecuencias generales sobre el cambio de frecuencias génicas entre generaciones. (a) El cambio en la frecuencia del genotipo (Δp) es siempre negativo ya que s , p y q son positivos o, de otra forma, debido a que la eficacia biológica del genotipo A no es la mayor de la población, sus frecuencias irían disminuyendo a lo largo de sucesivas generaciones (Fig. 3a). (b) Δp es directamente proporcional al coeficiente de selección (s) y también al producto de las frecuencias p y q , es decir el cambio en las frecuencias genotípicas de una generación a otra es mayor cuando ambos genotipos presentan unas frecuencias similares ($p = 0,5$, $q = 0,5$; (Fig. 3b)). Además (c) el cambio en las frecuencias génicas es inversamente proporcional a la eficacia biológica media de la población (denominador de la ecuación) y, por tanto, la razón de cambio disminuye conforme p se aproxima a cero (Fig. 3); y (d) la población dejará de cambiar sus frecuencias (deja de evolucionar) sólo si las frecuencias génicas del primer genotipo (A) es igual a cero ($p = 0$) (Fig. 3).

Modelos de selección en organismos diploides con reproducción sexual

Para los modelos que exponemos a continuación asumiremos que: (a) la población es lo suficientemente grande como para poder ignorar los efectos de la deriva génica,

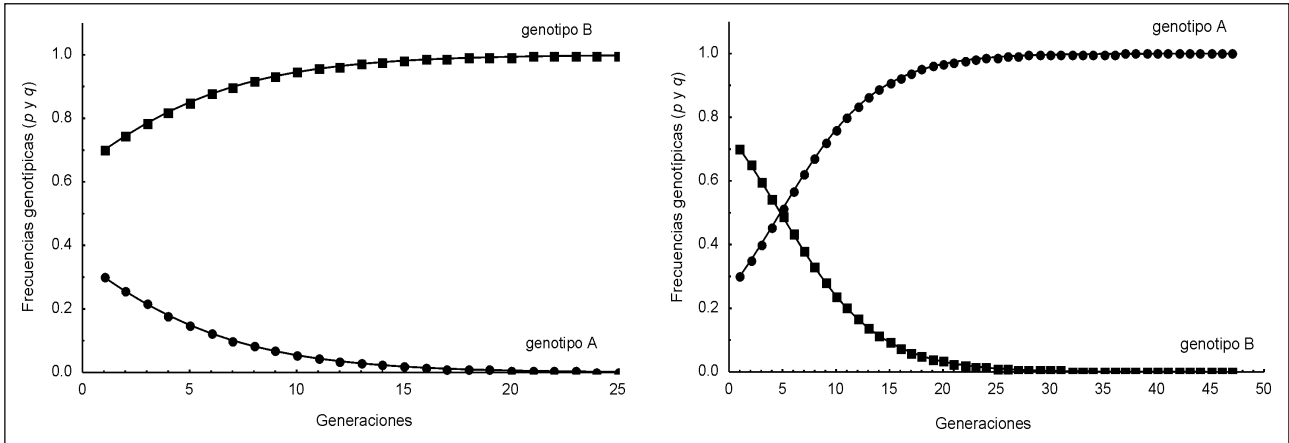


Figura 3. Cambios en las frecuencias génicas de una población hipotética con dos genotipos (A y B) con una frecuencia inicial de 0.3 (p) y 0.7 (q) y una eficacia biológica relativa de 0.8 (W_A) y 1 (W_B) respectivamente para los genotipos A y B, a lo largo de 25 (A) generaciones. En la segunda figura (B) se representan los cambios en las frecuencias génicas de los mismos genotipos, con las mismas frecuencias iniciales, pero intercambiando el valor de eficacia biológica entre A y B ($W_A = 1$ y $W_B = 0.8$) durante 47 generaciones.

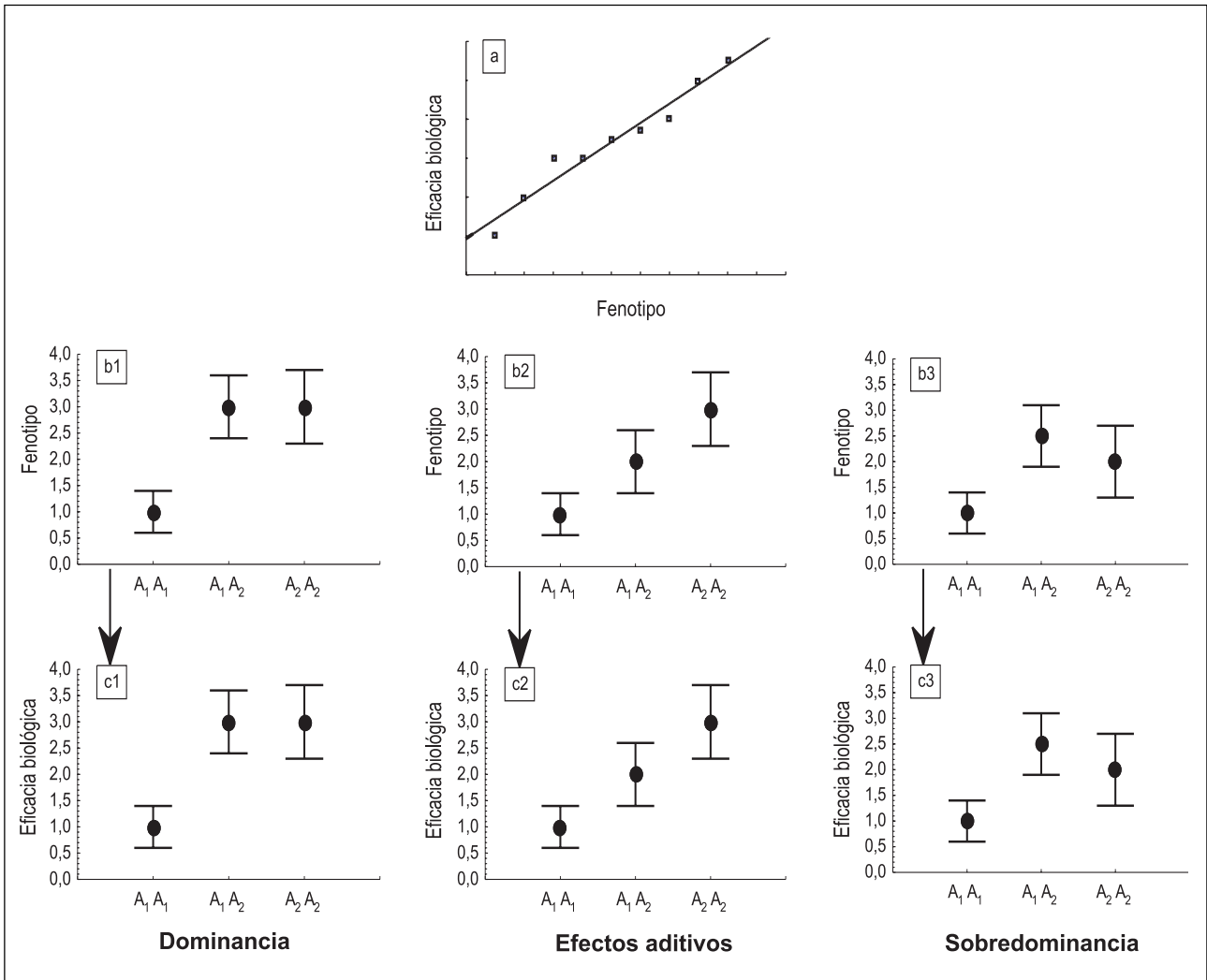


Figura 4. Relación hipotética entre fenotipo y eficacia biológica (a). Si el fenotipo presenta un fuerte componente genético, cada genotipo (en el eje X) se expresará en distintos valores fenotípicos dependiendo de que los individuos sean homocigóticos o heterocigóticos y de que los alelos sean dominantes, con efectos aditivos o sobredominantes (b_1 , b_2 y b_3 , respectivamente). Si existe una relación entre fenotipo y eficacia biológica (a) y entre fenotipo y genotipo (b), forzosamente existirá una relación entre genotipo y eficacia biológica que variará dependiendo de que el alelo beneficioso sea dominante, de efectos aditivos o sobredominante (c_1 , c_2 y c_3 , respectivamente).

(b) los emparejamientos son aleatorios, (c) no existen mutaciones nuevas ni flujo génico, (d) no existe selección sobre otros loci, o si ocurre no afecta a la selección del locus que estamos estudiando. (d) Como en el apartado anterior utilizaremos la viabilidad de cada genotipo como indicador de su eficacia biológica, que asumimos que es constante a lo largo de las generaciones.

Para todos los modelos de reproducción sexual, la frecuencia de un alelo (A_1) en la siguiente generación (p') es la proporción de todas las copias genéticas de ese alelo transmitidas. Es decir, todas las copias transmitidas en gametos por los homocigotos teniendo en cuenta su eficacia biológica relativa ($A_1A_1: p^2W_{11}$) más la mitad de los transmitidos por los heterocigotos teniendo también en cuenta la eficacia relativa de los heterocigóticos ($A_1A_2 + A_2A_1: \frac{1}{2}(p^2q^2W_{12} + p^2q^2W_{21})$), dividido por la eficacia biológica media de la población (suma total de cada uno de los genotipos en la población transmitidos a la siguiente generación teniendo en cuenta la eficacia biológica de cada uno). Luego:

$$p' = \frac{p^2W_{11} + pqW_{12}}{p^2W_{11} + 2pqW_{12} + q^2W_{22}}$$

Si asumimos que los distintos tipos de gametos se emparejan de forma aleatoria, las frecuencias genotípicas en la siguiente generación cambiarán a p'^2 , $2p'q'$ y q'^2 , donde $q' = 1 - p'$. Las diferencias entre p y p' reflejan los cambios producidos en la población entre generaciones y se podrían estimar como:

$$\begin{aligned} \Delta p = p' - p &= \frac{p^2W_{11} + pqW_{12}}{p^2W_{11} + 2pqW_{12} + q^2W_{22}} - p = \\ &= \frac{p(pW_{11} + qW_{12}) - p\bar{W}}{\bar{W}} \end{aligned}$$

Si sustituimos \bar{W} por $p^2W_{11} + 2pqW_{12} + q^2W_{22}$, después de algunos cálculos algebraicos obtenemos la ecuación del modelo:

$$\Delta p = \frac{pq[p(W_{11} - W_{12}) + q(W_{12} - W_{22})]}{\bar{W}}$$

Esta ecuación indica que el incremento de un determinado genotipo depende de la relación existente entre la media de todos los fenotipos a los que puede dar lugar cada uno de los genotipos en la población y la eficacia biológica asociada a cada uno de ellos (Fig. 4a). Es decir, las relaciones entre genotipo y eficacia biológica vienen determinadas por las existentes entre genotipo y fenotipo (Fig. 4b). En el caso de organismos diploides con reproducción sexual distintos genotipos pueden dar lugar al mismo fenotipo si ambos presentan el alelo dominante y, dependiendo del grado de dominancia del alelo ventajoso, la eficacia biológica de cada genotipo posible será más o menos diferente (Fig. 4c). Es decir, que la relación entre genotipo y eficacia biológica va a depender de que uno de los alelos del gen que estemos considerando sea dominante (fenotipo similar en heterocigóticos y en homoci-

góticos; $W_{11} = W_{12} > W_{22}$), tengan efectos aditivos (mayores efectos en homocigóticos; $W_{11} = W_{12} > W_{22}$), o de sobredominancia (mayores efectos en heterocigóticos; $W_{21} > W_{11} > W_{22}$) (ver Fig. 4). Sustituyendo los valores de eficacia biológica relativa por su relación con el coeficiente de selección para cada uno de estos tipos de alelos se pueden llegar a ecuaciones que nos describen su crecimiento en una población en generaciones sucesivas (ver Capítulo 6 para una explicación detallada de los modelos de selección para los distintos tipos de alelos).

Implicaciones de los modelos matemáticos

Estos modelos matemáticos implican que, especialmente en poblaciones de gran tamaño, una pequeña diferencia en el grado de selección de genotipos sería suficiente para que un gen ventajoso invadiera y sustituyera un gen menos ventajoso en la población (ver Fig. 3). Este punto es muy importante y, además, plantea unos problemas metodológicos relacionados con el estudio de procesos de selección natural, ya que pequeñas diferencias en la eficacia biológica (o en el coeficiente de selección) de dos genotipos podrían pasar desapercibidos a los investigadores (las diferencias entre genotipos en muchos casos no llegarían a ser estadísticamente significativas) y, sin embargo, tener una importancia enorme en la evolución de la población estudiada.

Además, estos modelos implican que la evolución por selección natural está basada en el éxito diferencial de los individuos, y no de poblaciones o de especies. A todas estas conclusiones ya llegó Ronald Fisher en 1930, construyendo la teoría genética de selección natural (Fisher 1930), una teoría que podía ser probada en poblaciones naturales. A pesar de que la realidad es mucho más compleja (ver Capítulo 6), ya que, por ejemplo, un gen puede suprimir los efectos de otro (epistasia) o puede tener más de un efecto en el organismo (pleiotropía), etc., el razonamiento seguiría siendo válido aunque la selección trabajaría con mayor dificultad.

Efectos de los procesos de selección

La selección natural puede afectar a las poblaciones de varias formas que, siguiendo a Endler (1986), se podrían agrupar en seis tipos dependiendo de distintos aspectos a los que afecte el proceso: (1) puede afectar al valor medio y a la varianza del carácter, (2) al número de fenotipos equivalentes, (3) puede tener efectos indirectos en otros fenotipos, (4) puede afectar a la diversidad y a la selección de hábitat, (5) a los niveles de selección y (6) al modo de herencia. Estos seis tipos son independientes y varios de ellos pueden ocurrir simultáneamente en la misma población.

Efectos sobre la media y varianza poblacional (distribución de frecuencias). Tipos de selección.

Debido a que los procesos evolutivos se detectan por cambios en las frecuencias de distribución de caracteres

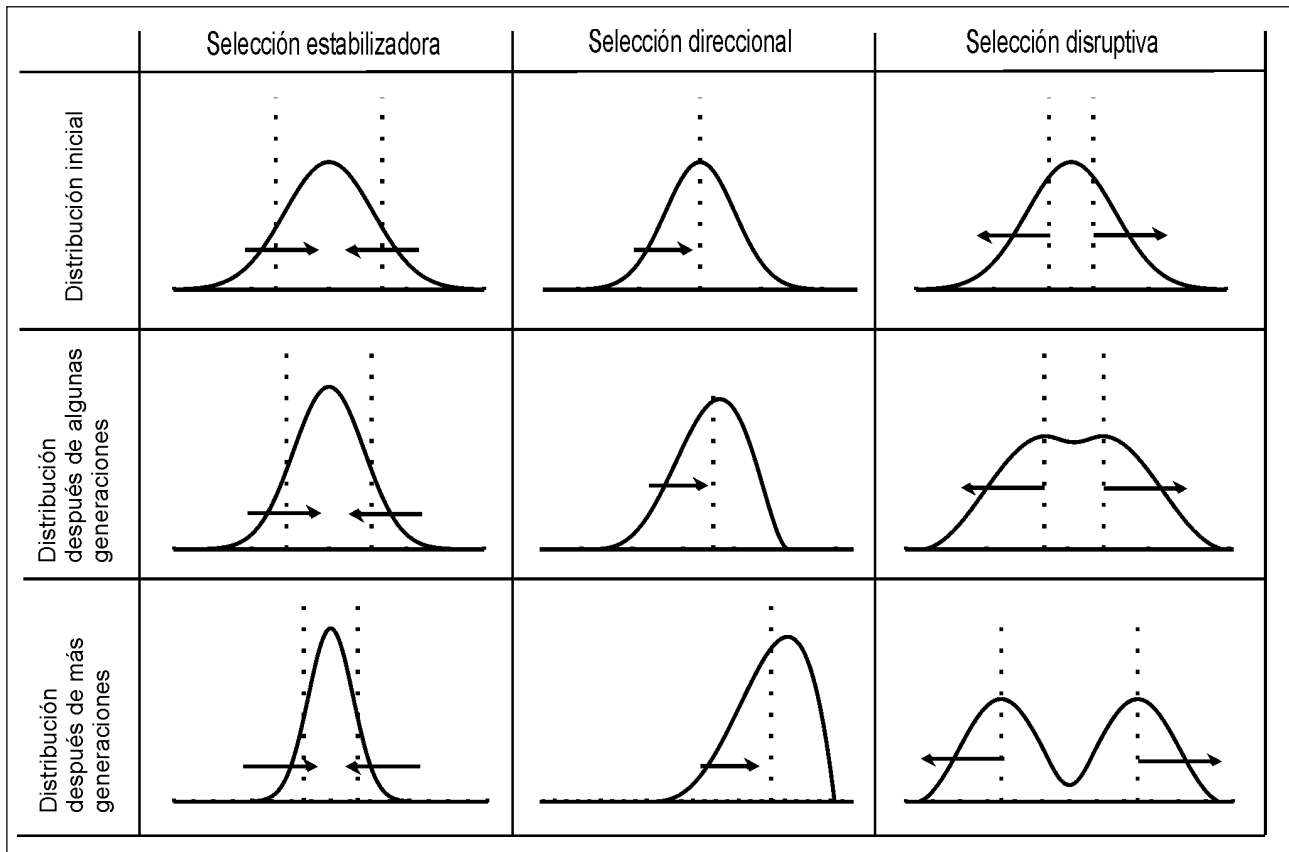


Figura 5. Tipos de selección dependiendo de su influencia sobre la media y la varianza poblacional del carácter.

heredables entre generaciones, y estas frecuencias, cuando se ajustan a una distribución normal, se pueden definir simplemente basándose en su media poblacional y su varianza, la clasificación más extendida de los tipos de selección está relacionada con la forma en que los procesos de selección natural afectan a estos parámetros poblacionales. Estos caracteres pueden ser cuantitativos o cualitativos, y la distribución de frecuencias puede verse afectada de tres formas distintas, dando lugar a los tres tipos de selección (Fig. 5).

Selección direccional. Tiene lugar cuando los individuos de uno de los extremos de la distribución de frecuencias tienen mayor eficacia biológica y son favorecidos (Fig. 5). En este caso, en generaciones sucesivas, la media cambia desplazándose hacia el valor de los individuos con menor coeficiente de selección, mientras que la varianza disminuye.

Los componentes físicos y biológicos del ambiente están cambiando continuamente y cuando estos cambios persisten durante largos períodos de tiempo pueden favorecer a individuos con unas características heredables determinadas. Si tomamos como ejemplo el carácter tamaño corporal y suponemos que, en un ambiente determinado, los de menor tamaño producen más descendientes que los de mayor tamaño, estaríamos ante un caso de selección direccional, ya que podríamos predecir que el valor medio del tamaño corporal disminuiría en esa población a lo largo de generaciones sucesivas. Quizás los casos de

selección direccional más fáciles de comprender son los de selección artificial ya que, casi siempre, lo que el hombre pretende es aumentar o disminuir un carácter determinado (tamaño de puesta en las gallinas, cantidad de leche producida por vacas, tamaño y características de semillas de cereales, etc.). Lo que ocurre es que los descendientes que pasan a la siguiente generación se seleccionan artificialmente de los hijos de padres con las características que interesan.

En la naturaleza el proceso es muy similar, la diferencia radica en que el diferencial reproductivo entre los individuos de una población viene determinado por agentes naturales y no por el hombre. Como ejemplo de selección direccional se podrían citar entre otros la evolución del tamaño de cerebro en el género *Homo*, que ha ido aumentando durante toda su historia evolutiva (Arsuaga y Martínez 1998; Capítulo 20), la evolución del tamaño del dedo corazón en el grupo de los équidos (ver Capítulo 4), la evolución del mimetismo y reconocimiento de huevos, respectivamente, en aves parásitas de cría y en sus hospedadores, o cualquier ejemplo de carrera de armamentos en procesos coevolutivos (ver Capítulo 12).

Selección estabilizadora. Aparece cuando los individuos con caracteres intermedios son los que producen más descendientes. Es decir, que existe un valor intermedio óptimo para el carácter. En este caso la media no cambia y la varianza disminuye (Fig. 5). Es quizás el tipo de selección más común en la naturaleza, sobre todo en poblacio-

nes o especies de ambientes poco cambiantes. Es decir, si imaginamos un ambiente constante durante un largo periodo de tiempo en el que existiera un óptimo de un carácter determinado (por ejemplo un tamaño de puesta en aves) asociado a un mayor éxito reproductor, al principio existirían individuos con tamaños de puesta muy variable, pero el paso del tiempo desembocaría irremediablemente en un cambio de las frecuencias fenotípicas en las poblaciones haciéndose cada vez más comunes los individuos con un carácter próximo al óptimo, y desapareciendo de la población los fenotipos extremos.

Esta selección estabilizadora, como ya se ha expuesto, llevaría consigo una disminución de la variabilidad del carácter en la población. Sin embargo, esta disminución no tiene por qué llevar consigo una disminución en la variabilidad genética poblacional debido a que existen mecanismos naturales que generan esta variabilidad (ver apartados anteriores) y también debido a que, en muchos casos, el óptimo de un carácter no es el mismo para todos los fenotipos de la población, sino que depende de la expresión de otros caracteres relacionados entre sí, estando el óptimo de cualquier carácter relacionado con una solución de compromiso con el de otros caracteres (ver Capítulo 8).

Es importante tener en cuenta que la nula influencia de la selección estabilizadora sobre la media poblacional del carácter haría imposible su detección en estudios en los que no se tuviera en cuenta la varianza poblacional. Por tanto, la conservación evolutiva de fenotipos durante largos periodos de tiempo no tendría por qué ser interpretada como periodos en los que la selección natural no está actuando, sino que muy probablemente, la no-existencia de cambios fenotípicos aparentes durante largos periodos evolutivos (conservación evolutiva) podría ser consecuencia de una continua y fuerte selección estabilizadora. Sólo el estudio de una posible variación de la varianza poblacional de un carácter a lo largo de esos periodos nos permitirían distinguir entre la ausencia de selección o la presencia de selección estabilizadora durante esos periodos de tiempo.

Selección disruptiva o diversificadora. Tiene lugar cuando los individuos de los extremos de la distribución de frecuencias presentan una eficacia biológica mayor que la de individuos con valores intermedios del carácter. En este caso la media no cambia pero la varianza aumenta (Fig. 5).

Este tipo de selección, aunque puede parecer a primera vista muy poco probable que ocurra, al menos en teoría puede ser bastante común. Las distintas especies de pinzones que Darwin encontró en las islas Galápagos, seguramente evolucionaron por selección disruptiva. Este también podría ser el caso de especies polimórficas en las que distintos fenotipos pueden ser favorecidos con la misma intensidad por procesos de selección natural (morfortipos equivalente, ver más abajo). Este puede ser el caso de los piquituertos (*Loxia curvirostra*), existiendo individuos con el pico curvado hacia la derecha o hacia la izquierda sin presentar este hecho ninguna ventaja aparente para cada uno de ellos, pero no existen individuos intermedios

ya que estos no serían capaces de abrir las piñas de pinos para llegar a su principal alimento, los piñones.

Como ejemplo hipotético, imaginemos una población en la que existe una elevada competencia por el alimento, y en la que un gran tamaño corporal implica un mayor éxito en la defensa de los recursos encontrados y, además, que el alimento aparece de forma impredecible (por ejemplo cadáveres). Esperaríamos que en esta población los individuos de mayor tamaño obtuvieran mayor éxito reproductor y, debido a que el alimento es limitante, en generaciones sucesivas las frecuencias de distribución de tamaño irían cambiando haciéndose más comunes los individuos de mayor tamaño (selección direccional). Sin embargo, normalmente un gran tamaño implica una menor capacidad de desplazamiento y, por tanto, una menor eficiencia en la búsqueda de recursos. Además, un mayor tamaño también implicaría una mayor necesidad fisiológica de recursos y, por tanto, menor cantidad de alimento se podría emplear en reproducción. Si partiéramos de una población con una curva de distribución de frecuencias de tamaño corporal que se aproximara a una distribución normal en la que los fenotipos intermedios fueran los más comunes, muy pronto aumentarían las frecuencias de los individuos de mayor tamaño por lo anteriormente expuesto. Sin embargo, los individuos de menor tamaño serían más eficaces a la hora de localizar el alimento debido a su mayor capacidad de desplazamiento, y hasta el momento en que llegaran los individuos de mayor tamaño podrían estar explotando el recurso. Los individuos intermedios, por su parte, no serían los más eficientes buscando alimento, pero tampoco defendiéndolo. Por tanto, dependiendo de la relación existente entre tamaño y estas dos variables (eficacia en buscar alimento y en defenderlo) podríamos encontrar que después de varias generaciones los individuos menos frecuentes en la población fueran los individuos con un carácter intermedio estando ante un tipo de selección disruptiva.

Efectos sobre el número de fenotipos equivalentes

En principio, se podría pensar que cada uno de los fenotipos posibles está asociado a una diferente eficacia biológica. Sin embargo, esto no es en absoluto realista. Es posible que dos fenotipos distintos sean igual de eficaces. Por ejemplo, si existen dos ambientes distintos que son explotados por la misma especie, un determinado fenotipo puede ser ventajoso en uno de ellos, pero otro distinto puede explotar mejor el otro ambiente. Es lo que se conoce como “fenotipos selectivamente neutros o equivalentes”.

En la naturaleza no hay una única solución a los problemas que plantea un ambiente determinado (presiones selectivas, ver siguientes apartados) y, por tanto, pueden existir fenotipos distintos que resuelven dicho problema de forma diferente y con una eficacia similar. Este parece ser el caso de los picos de los piquituertos expuesto en el apartado anterior, o el de compuestos químicos secundarios de plantas que afectan al sabor de las mismas para los herbívoros. Diferentes combinaciones de componentes químicos pueden dar lugar al mismo grado de mal sabor.

En la mayoría de los casos cuando la selección natural diera lugar a dos o más fenotipos equivalentes se trataría de una selección del tipo disruptiva, ya que la existencia de estos fenotipos daría lugar a curvas de distribución de frecuencias con varios picos coincidentes con los óptimos para cada uno de estos fenotipos equivalentes. Además, si existe o se produce un aislamiento genético entre estos fenotipos podrían existir procesos de especiación como parece que ha ocurrido con las especies de gasterópodos del género *Conus* en relación con la diversificación de las toxinas propias para distintas presas (Duda, Jr. y Palumbi 1999) (ver ejemplo en el apartado de “Efectos en la diversidad y selección de hábitats”).

Efectos indirectos sobre otros fenotipos

Como ya se ha expuesto, la eficacia biológica de un fenotipo concreto depende, más que del valor absoluto de sus caracteres, de su valor relativo frente al mostrado por otros fenotipos en la población. Es decir, la relación entre el valor absoluto de un carácter y la eficacia biológica que le confiere al individuo portador no tiene por qué ser constante en todas las poblaciones, sino que depende del valor para el mismo carácter en los demás individuos en la población.

Imaginemos el ejemplo de un carácter relacionado con la velocidad de escape frente a depredadores. Teniendo en cuenta que los depredadores seleccionarían como presas a las menos veloces (ya que también suponría para el depredador un menor gasto energético), una presa relativamente rápida en una población lenta tendría muchas más probabilidades de supervivencia que si viviera en una población en la que la mayoría de los individuos sean más veloces que él. En este sentido, Mark Ridley propuso un ejemplo muy ilustrativo para explicar la importancia de la eficacia biológica relativa: dos cazadores se encontraron con un oso hambriento, mientras permanecían escondidos y el oso aún no los había detectado, uno de ellos se dispuso tranquilamente a abrocharse bien las zapatillas mientras que el otro, muy nervioso, le preguntaba por qué perdía el tiempo en abrocharse las zapatillas si el oso podía correr más que él con o sin zapatillas, a lo que el primero respondió que para librarse del oso no tendría que correr más que el oso, sino que simplemente debería correr más que el otro cazador. Es decir, frente a una misma presión selectiva (el oso), la selección natural tendría distintos efectos sobre un fenotipo dado dependiendo de los fenotipos de otros congéneres en la misma población.

Por tanto, aunque la dinámica y el resultado de los procesos de selección dependen de las interacciones entre cada fenotipo y el ambiente, una parte importante de este ambiente son los otros fenotipos existentes en la población, por lo que podrían influir en la dinámica evolutiva de la población. En general los “efectos genéticos indirectos” se podrían definir como las influencias ambientales que son debidas a la expresión de genes de otro individuo de la misma especie. Estos ambientes, provocados por la expresión del genotipo de otros individuos, podrían

influir en la eficacia biológica de los organismos que los provocan (por ejemplo, si estos ambientes favorecen la supervivencia de sus descendientes) y, además, también podrían influir en el fenotipo de sus descendientes (influencia materna o paterna) y contribuir a los cambios evolutivos (Wolf et al. 1998, Wolf et al. 1999). Si existe una variabilidad en el ambiente que proporcionan los distintos individuos de la población que covaría con la eficacia biológica de los mismos, la selección natural podría actuar sobre estos ambientes.

Quizás los ejemplos más claros y mejor estudiados de estos efectos indirectos sean los relacionados con los efectos maternos o paternos (Mousseau y Fox 1998). Éste es el caso de los cuidados parentales o de la inversión de las hembras en la producción de huevos. Si un individuo adulto tuviera la oportunidad de contribuir al ambiente en el que sus descendientes se van a desarrollar y existiera variación en ese componente ambiental, la selección natural favorecería a aquellos organismos capaces de proporcionar a sus descendientes un ambiente óptimo para su desarrollo. Es decir, el genotipo de los progenitores influiría indirectamente en el fenotipo de su descendencia, estando esta influencia mediada por el ambiente que sus progenitores son capaces de producir.

Por tanto, pequeños cambios en el genotipo de los progenitores relacionados con el ambiente que producen para el desarrollo de sus descendientes, pueden provocar cambios bruscos en el fenotipo de generaciones sucesivas. Como estos cambios tienen una base genética que pasaría a sus descendientes, los cambios evolutivos que producen en las poblaciones son mucho más patentes y rápidos que los que cabría esperar por la influencia directa del propio genotipo en el fenotipo. De ahí su importancia en procesos evolutivos.

Pongamos un ejemplo. En aves y en mamíferos es bien conocido que las hembras proporcionan a sus crías sustancias energéticas para el desarrollo del embrión. Además, también proporcionan una serie de sustancias hormonales (testosterona, etc.) y otras relacionadas directa (anticuerpos) o indirectamente (por ejemplo carotenoides) con el desarrollo de un buen sistema inmune. La influencia de un parasitismo temprano tiene unos efectos muy patentes sobre el desarrollo de individuos adultos y su posterior eficacia biológica (Clayton y Moore 1997). Basta recordar los efectos dramáticos que muchas enfermedades como la meningitis, el sarampión, la rubeola, etc. pueden tener en humanos. Por tanto, una variante que proporcionara anticuerpos a su descendencia evitando el contagio de estas enfermedades rápidamente se seleccionaría y quedaría fijada en la población. Sin embargo, la selección de este genotipo no tendría lugar por sus efectos directos en el fenotipo de la madre, sino por los efectos indirectos que implican en el fenotipo de la descendencia.

Otros ejemplos, quizás más intuitivos, son los relacionados con el tamaño corporal. En mamíferos la cantidad de leche que una madre proporciona a sus crías, en gran medida, determina el tamaño de las mismas cuando llegan a la etapa adulta. Por lo que un cambio evolutivo en la producción de leche provocaría un cambio evolutivo

en el tamaño de los individuos de la población en generaciones sucesivas (Rossiter 1996). Es decir, el cambio en las frecuencias fenotípicas de la población en producción de leche provoca un cambio en las frecuencias fenotípicas de tamaño corporal en la siguiente generación debido a los efectos indirectos de los genes que codifican esta producción de leche en las hembras.

Efectos en la diversidad y en la selección de hábitat

La presión selectiva puede variar a lo largo del rango de distribución de una especie. Una especie puede distribuirse en una serie de hábitats que pueden variar en mayor o menor medida dependiendo de la especie. Puede ocurrir que distintos fenotipos varíen en sus capacidades para explotar los distintos tipos de hábitats y, por tanto, el hábitat óptimo para cada fenotipo será distinto, y cada fenotipo podría seleccionar el mejor hábitat para desarrollarse y reproducirse.

Si este fuera el caso, los procesos de selección podrían influir en el número y en la variedad de hábitats que una especie, o un grupo taxonómico, puede explotar si algunos fenotipos subóptimos en el hábitat original tuvieran alguna característica que les permitiera explotar otros hábitats. Además, cabría esperar que los distintos individuos eligieran los hábitats más óptimos para su fenotipo, produciendo un aislamiento genético parcial entre los distintos fenotipos y dar lugar a procesos de especiación (ver Capítulo 18). Este parece ser el caso de la evolución y diversificación de las más de 500 especies existentes del género *Conus*. Todas las especies de este género son depredadoras y capturan a sus presas inyectándoles unas toxinas que afectan al sistema nervioso de sus presas paralizándolas. Algunas de estas especies capturan otras especies de gasterópodos, otras consumen poliquetos, otras hemicordados, otras peces, etc., existiendo una asociación entre los tipos de neurotoxina utilizada por cada especie y la presa para la que el veneno producido es más eficaz. Esta especificidad de las toxinas permite explotar a distintas especies del mismo género diversos ambientes con una eficacia biológica similar provocando la gran diversidad de hábitat (presas) que pueden ser explotados por el grupo. Además, estos distintos genotipos, asociados a un aislamiento genético, pueden explicar la gran diversificación del género (Olivera et al. 1990) debido principalmente a que están sometidos a fuertes presiones selectivas (Duda, Jr. y Palumbi 1999). Por tanto, la selección natural podría influir en la diversidad y selección de hábitat de los individuos de una población.

Efectos en los distintos niveles de organización

Teóricamente es posible que la selección natural tenga lugar a distintos niveles (genes, genotipo, grupos, población, especie, etc.) lo que conlleva una discusión muy importante sobre el problema de las unidades de selección (ver Capítulo 5). En este sentido Endler (1986) recoge una metodología propuesta por R. N. Brandon (1982) para ayudar a decidir a qué nivel o niveles está actuando

la selección natural. Propone que la selección natural tiene lugar a un nivel determinado si (1) las tres condiciones expuestas anteriormente (variabilidad, diferencial reproductivo y herencia) se cumplen en dicho nivel, y (2) si la eficacia biológica esperada de entidades a un nivel explica mejor la eficacia biológica observada que la eficacia biológica esperada de entidades en cualquiera de los demás niveles posibles. Por ejemplo, si variaciones fenotípicas de un determinado genotipo pueden explicar la posible variación en eficacia biológica de individuos genotípicamente idénticos, la selección estaría actuando sobre el fenotipo y no sobre el genotipo. Por tanto, debido a que comúnmente existe una variabilidad en la eficacia biológica de distintos fenotipos procedentes del mismo genotipo, la selección actuará en la inmensa mayoría de los casos a nivel del fenotipo, teniendo efectos a nivel del genotipo. Sin embargo, un problema importante de este método es que no siempre la variable que mejor explica otra es su causa, siendo éste el problema fundamental de distinguir causa y efecto de una correlación.

Por otra parte, H. Kern Reeve & Laurent Keller (1999) defienden que el debate sobre los niveles a los que actúa la selección está claramente cerrado con la propuesta de R. Dawkins (1976) de que los genes son las unidades replicativas que pasan de generación a generación y la propuesta de Sober y de Lewontin (Sober 1984, Sober y Lewontin 1984) de que la selección actúa sobre el “vehículo de transporte de estos genes”, el individuo (y posiblemente sobre niveles más elevados de organización), pero no sobre los genes. Sin embargo, existen también algunos fragmentos de ADN que actúan de forma independiente (egoísta) maximizando su tasa de transferencia a generaciones futuras (Pomiankowski 1999, ver Capítulo 27). En este caso el vehículo de estos genes serían los propios genes y la selección natural podría directamente actuar sobre ellos (ver Capítulo 5 para una discusión más profunda sobre el tema).

Independientemente del nivel en que la selección esté actuando, ésta puede tener efectos a muy distintos niveles. Puede tener efectos al nivel de comunidades (por ejemplo, algunos efectos indirectos comentados anteriormente); al nivel de especie, produciendo fenómenos de especiación (ver Capítulo 18), o variando características específicas (por ejemplo, la resistencia a parásitos y grado de inmunodefensa, ver Capítulo 31); al nivel de población, provocando que las variaciones dentro de poblaciones respecto a un carácter sea menor que las variaciones entre poblaciones (por ejemplo la variación en tamaño corporal con respecto a la latitud (ley de Bergman), o la variación en tamaño de puesta de muchas especies de aves con respecto a la latitud (Perrins y Birkhead 1983, ver Capítulo 8)); al nivel de individuo, provocando un éxito reproductor diferencial con respecto a la media poblacional; al nivel celular o de tejidos, si por ejemplo los individuos con mayor eficacia biológica son aquellos con una mayor diferenciación celular como parece que ha ocurrido a lo largo de la historia evolutiva de los organismos (Maynard-Smith y Szathmáry 1995); al nivel molecular, produciendo la perduración, expansión, o desaparición de

algunos genes; o, si la eficacia biológica de un individuo está, por ejemplo, asociada a la producción de una proteína, como es el caso de los tipos de hemoglobina y su relación con la anemia falciforme (ver Capítulo 22). Por tanto, aunque la selección natural puede ser considerada a distintos niveles de organización, en la mayoría de ellos se detectan los efectos de esta selección, no su causa.

Efectos en el modo de herencia

La definición de selección natural no tiene por qué aplicarse a caracteres codificados genéticamente. Por ejemplo, en animales sociales en los que se transmite información de padres a hijos la condición de que los caracteres (información) deben ser heredables se cumple. Además, también existe variabilidad en la información transmitida y ésta influye indudablemente en el éxito reproductor de los individuos. Por tanto, podríamos concluir que puede existir selección natural de caracteres culturales. Buenos ejemplos de esta actuación de la selección natural podrían ser la agricultura en humanos o también el aprendizaje de abrir botellas de leche por los carboneros (*Parus* sp.) en Inglaterra (Sherry y Galef Jr. 1984). Sin embargo, en este caso la transmisión no es exclusivamente de padres a hijos o entre individuos relacionados genéticamente, sino que esa información puede ser aprendida por otros individuos.

Esta transmisión cultural implica que, aunque el proceso por el que se moldean las frecuencias fenotípicas es el mismo, ocurre de forma mucho más rápida que lo que cabría esperar por una herencia genética, ya que es posible la transmisión de información entre individuos que no están relacionados genéticamente. Por tanto, si un carácter se puede adquirir durante el periodo de vida, como ocurre con la información cultural, y confiere a los individuos con ese carácter una ventaja (mayor eficacia biológica), la selección natural favorecería la transmisión de ese carácter de forma cultural o social. Aunque la herencia y transmisión cultural parece ser un fenómeno poco generalizado en la naturaleza, excepto para la especie humana, podría tener su importancia en los procesos evolutivos (información sobre la evolución de la cultura se puede encontrar en Bonner 1980).

Métodos para la detección y estudio de la selección natural

Estudiar los procesos de selección natural no es una tarea sencilla. Necesitan un seguimiento durante un considerable número de generaciones de las poblaciones naturales, y la identificación individual de cada uno de los genotipos y de sus descendientes. En organismos pluricelulares con largos periodos de vida esta tarea resulta, en muchos casos, imposible, ya que el tiempo necesario para realizar el estudio superaría la esperanza de vida humana. Por ello, la inmensa mayoría de los trabajos en los que se estudian directamente los procesos de selección se realizan en laboratorio (donde es posible marcar y hacer un seguimiento de distintos genotipos durante ge-

neraciones) y con organismos de ciclos de vida cortos (virus, bacterias, hongos, moscas del vinagre, etc).

Otra aproximación al estudio de procesos de selección natural es de forma indirecta, simplemente detectando sus efectos. Esta aproximación, aunque no aporta información directa sobre el mecanismo de los procesos, tiene la gran ventaja de reducir en gran medida todos los problemas metodológicos expuestos anteriormente. La base de esta aproximación radica en la misma teoría de evolución por selección natural, ya que los efectos que pueden provocar estos procesos están bien establecidos, así como sus causas, y pueden ser detectados en poblaciones naturales. En este apartado se revisan las principales metodologías, tanto directas como indirectas, para detectar y, en algunos casos, cuantificar los procesos de selección natural. Además, se discutirán los pros y los contras de cada una de ellas, prestando especial atención a aquellas que se emplean en sistemas naturales.

Métodos de detección

John A. Endler en su famoso libro "Natural selection in the wild" (1986) exponía 10 métodos para detectar selección natural en poblaciones naturales. Cada uno de ellos se puede definir en base a una hipótesis nula y una o más hipótesis alternativas, que aceptaríamos si rechazamos la hipótesis nula (Tabla 1). Sin embargo, muchos de estos métodos no son suficientes y una buena aproximación sería la combinación de más de uno.

- (1) El primer método se refiere a "explorar correlaciones entre caracteres y factores ambientales" ya que, si la selección natural existe, en diferentes ambientes se seleccionarán diferentes fenotipos (p. ej., variación en un carácter continuo a lo largo de un gradiente ambiental (tamaño corporal-temperatura)). Éste es quizás el método más antiguo, pero tiene el gran inconveniente de que es muy difícil extraer conclusiones de causa-efecto de una correlación.
- (2) También es posible "comparar especies distintas pero filogenéticamente próximas que coexisten en el mismo hábitat" (es decir especies simpátricas) y buscar relaciones entre el grado de desarrollo de caracteres comunes (homólogos). Debido a que la selección natural afectará de forma similar los caracteres homólogos presentes en estas especies, se espera que estos covaríen entre las distintas especies. Esta covariación podrá ser negativa o positiva dependiendo de las relaciones ecológicas que puedan existir entre esas especies. Si son especies que no interactúan entre sí, esperaríamos que los caracteres homólogos respondan de modo similar al ambiente común. Sin embargo, si existe competencia entre las especies objeto de estudio, los caracteres homólogos deberían diferenciarse en zonas de simpatria para evitar competencia, mientras que cuando se comparen zonas alopátricas la similitud entre estos caracteres debería ser mayor.

Otra posibilidad, es "comparar especies relacionadas filogenéticamente, pero que vivan en ambientes

distintos” (alopátricas) y comparar o relacionar los caracteres homólogos en función de las características de los ambientes que explotan. El mayor problema de este método consiste en que procesos de deriva genética sobre el mismo carácter también predicen una divergencia en la evolución del carácter entre poblaciones y, por tanto, no podríamos distinguir los procesos de deriva genética de los procesos de selección natural.

- (3) El siguiente método consiste en “comparar especies distantes filogenéticamente pero que tienen en común la explotación de hábitats similares o equivalentes”. Si los procesos de selección dependen del ambiente que rodea a los organismos, en especies distintas que explotan el mismo tipo de ambientes deberían de aparecer analogías en sus caracteres (caracteres de distinto origen ontogenético pero con una función muy similar). Es decir, que este método se basa en la hipótesis de que en organismos distintos que explotan un mismo tipo de ambiente pueden ocurrir fenómenos de convergencia adaptativa (ver apartado Adaptación). Por tanto, es muy importante utilizar especies muy distantes filogenéticamente para asegurarse que las posibles semejanzas que presentan no se deben a un ancestro común que ya habitaba en los mismos ambientes.
- (4) El cuarto método consiste en “comparar modelos neutros de evolución con lo que encontramos en poblaciones naturales”. Bastaría encontrar diferencias significativas entre las predicciones del modelo y lo que se encuentra en poblaciones naturales para poner de manifiesto los efectos de la selección natural. Por ejemplo, si el carácter que estamos estudiando es polimórfico, el principio de Hardy-Weinberg (ver más atrás y en Capítulo 6) nos permite estimar las frecuencias genotípicas esperadas en el caso de que no hubiera procesos de selección. Este modelo asume que: (a) los organismos son diploides, (b) existe un sólo locus que sigue las leyes de Mendel de la herencia, (c) podemos distinguir entre todos los genotipos posibles, (d) la reproducción es sexual y el emparejamiento es aleatorio, (e) el tamaño de la población es suficiente como para poder desestimar los efectos de la deriva genética, (f) el número de mutaciones que ocurren durante el periodo de estudio es tan bajo que se pueden obviar, (g) no existe selección natural, (h) no existe flujo génico, (i) no existe epistasis o efectos asociados con otros loci, y (j) no existe solapamiento entre generaciones. Sin embargo, si encontramos diferencias entre las frecuencias génicas esperadas y las observadas, éstas no sólo se pueden deber a la existencia de procesos de selección natural sino que también se podrían deber a que nuestras poblaciones naturales no cumplen algunos de los supuestos de estos modelos. Por ello, es muy importante evaluar estos supuestos en las poblaciones estudiadas antes de concluir que los procesos de selección natural son la causa de las posibles diferencias entre las frecuencias génicas esperadas y observadas.

- (5) Otro método consiste en “estudiar cambios en las frecuencias fenotípicas poblacionales durante un elevado número de generaciones”. Si el tipo de selección fuera estabilizadora deberíamos encontrar que las frecuencias fenotípicas del carácter objeto de estudio no variarían a lo largo de las generaciones y, además, que la varianza del carácter disminuiría en ese periodo. Si por el contrario la selección fuera direccional, deberíamos encontrar un cambio continuo de las frecuencias fenotípicas hacia uno de los valores extremos. Todos estos cambios se podrían probar frente a la hipótesis nula de que los cambios fueran aleatorios a lo largo de las generaciones estudiadas. Este método es bastante más directo que los anteriores debido a que implica la existencia de un diferencial reproductivo entre los distintos fenotipos de la población.
- (6) El sexto método se refiere al “estudio de las perturbaciones que pueden darse en poblaciones naturales”. El método asume que, si la selección natural existe, la frecuencia de distribución fenotípica de un carácter en la población no estaría en equilibrio inmediatamente después de una perturbación y, por tanto, en generaciones posteriores a la perturbación deberíamos detectar un cambio continuo en estas frecuencias en la misma dirección hasta alcanzar un equilibrio (distribución próxima a la original, antes de la perturbación, en el caso de que el ambiente fuera también similar).

Este método tiene la gran ventaja de que si encontramos un cambio en las frecuencias fenotípicas relacionado con perturbaciones o cambios bruscos en el ambiente, podríamos concluir que la causa de este cambio es la perturbación. Es decir, se podría detectar una relación causa-efecto. Las perturbaciones naturales pueden tener varias causas entre las que los efectos de las actividades humanas son las más comunes. Sin embargo, cuando estas perturbaciones son intencionadas y provocadas por los investigadores, es decir, provocadas experimentalmente, esta metodología constituye la herramienta más potente para detectar procesos de selección natural, sobre todo, porque se puede controlar el efecto de la manipulación y las predicciones sobre los efectos de la perturbación son elaboradas con anterioridad a que presenciemos sus efectos.

- (7) El siguiente método consiste en “obtener datos de individuos de caracteres conocidos sobre su supervivencia, fertilidad, fecundidad, etc”. Además, datos sobre padres e hijos en varias generaciones pueden proporcionar información sobre la heredabilidad del carácter. Con esta metodología no sólo se trata de estudiar diferenciales reproductivos entre distintos fenotipos, sino que también tiene en cuenta la heredabilidad del carácter. Por esta razón, con este método es posible estimar coeficientes de selección y determinar la eficacia biológica de los distintos fenotipos de la forma más idónea (ver siguiente apartado). Sin embargo, tiene el inconveniente de necesitar un gran esfuerzo de muestreo durante varias generaciones.

Tabla 1

Metodologías empleadas para la detección de procesos de selección natural. Se exponen la metodología, la hipótesis nula a testar y las diversas hipótesis alternativas a cada hipótesis nula. Modificada de Endler (1986)

MÉTODO	HIPÓTESIS NULA	HIPÓTESIS ALTERNATIVAS
1) Correlaciones con factores ambientales.	Los caracteres no seleccionados por el ambiente variarán independientemente a la variación de factores ambientales.	El grado de desarrollo de caracteres seleccionados por el ambiente variarán en función de los factores ambientales (variación geográfica en el grado de selección dependiente de la variación de factores ambientales).
2) Comparaciones entre especies simpátricas relacionadas filogenéticamente.	Variaciones independientes entre caracteres homólogos de especies simpátricas.	Los caracteres homólogos de especies simpátricas estarán afectados por los mismos factores de selección: - Correlación geográfica en las distribuciones de caracteres homólogos si las especies no interaccionan. - Desplazamiento de caracteres si las especies interaccionan.
3) Comparaciones entre especies no relacionadas filogenéticamente que explotan hábitats similares.	Variación independiente entre especies que viven en hábitats equivalentes.	Caracteres análogos de especies que viven en hábitats equivalentes están afectados por los mismos tipos de selección y por tanto deben de dar lugar a convergencias: - En alopatria debido a procesos de selección equivalente. - En simpatria debido a las interacciones inter-específicas.
4) Desviación de los modelos nulos de selección.	No existe selección. Modelo (ejemplo): Hardy-Weinberg	Existe selección. Dependiendo de los modelos testados: - Los procesos de selección alteran las frecuencias genotípicas.
5) Estudios de larga duración de las distribuciones de frecuencias de los caracteres.	Las distribuciones de frecuencias de un carácter varía de forma aleatoria con el tiempo.	Al menos dos hipótesis alternativas: - Una estabilidad en las frecuencias de distribución mayor de la que cabría esperar por el azar (selección estabilizadora). - Un cambio continuo y direccional en las frecuencias de distribución de un carácter.
6) Estudio de los efectos de perturbaciones naturales en las frecuencias de distribución.	Estas perturbaciones provocarían cambios en las frecuencias de distribución en relación a la original (antes de la perturbación) y, después de la perturbación, las frecuencias de distribución cambiarían sólo por procesos aleatorios.	Después de la perturbación las frecuencias de distribución cambiarían rápidamente de las que había justo después de la perturbación, pudiendo incluso llegar a una distribución de frecuencias similar a la que existía antes de la perturbación.
7) Estudios genéticos demográficos o análisis de cohortes.	Cohortes que difieran en las frecuencias de distribución de un carácter difieren en parámetros demográficos sólo por azar.	Existe una relación significativa entre el valor del carácter y los parámetros demográficos.
8) Comparaciones entre clases de edad o etapas de estrategias vitales (life history).	Diferentes clases de edad difieren de forma aleatoria en las frecuencias de distribución de un carácter.	La selección natural provoca diferencias en las frecuencias de distribución de un carácter entre clases de edad.
9) Predicciones sobre poblaciones que no están en equilibrio en cuanto a las relaciones entre eficacia biológica y desarrollo de un carácter, o sus consecuencias.	La hipótesis nula es un modelo particular de selección.	El modelo testado no es adecuado o no existe selección.
10) Predicciones sobre poblaciones que están en equilibrio y, por tanto, sobre resultados de los procesos de selección natural.	Modelos de selección derivados de modelos de optimización o maximización de la eficacia biológica.	El modelo testado no es adecuado o no existe selección.

- (8) Cuando no es posible llevar a cabo seguimientos de familias o cohortes, se pueden realizar “comparaciones entre distintas clases de edad o distintas etapas del ciclo biológico” (por ejemplo, juveniles-adultos, vivos-muertos, etc.). En este caso se deben tomar muestras de todas las clases de edad o etapas del ciclo biológico al mismo tiempo, en el mismo ambiente y, posteriormente, se realizan comparaciones entre las frecuencias de distribución de los caracteres en las distintas etapas vitales. Si, por ejemplo, la probabilidad de supervivencia difiere entre clases de edad y está asociada a la presencia o al desarrollo de un carácter, podríamos concluir que existe una selección natural sobre ese carácter. Además, la selección natural será más intensa en aquella clase de edad cuya distribución de frecuencias del carácter difiera más de la curva de frecuencias para la población en general (sin tener en cuenta la edad de los individuos). Si además se dispone de información sobre las características de los padres, de la misma forma que en el método anterior, podríamos estimar heredabilidad del carácter y, por tanto, su eficacia biológica asociada (ver apartado siguiente).
- (9) Otras metodologías para el estudio de la selección natural consisten en “analizar predicciones sobre el proceso”, es decir, sobre las frecuencias fenotípicas actuales de un carácter o adaptaciones, que los procesos de selección natural deben de dar lugar. Con estas metodologías se intenta deducir propiedades de los sistemas biológicos basándose en asunciones generalizadas sobre la dirección y la velocidad de selección. Intentan describir por qué los organismos han evolucionado en cierto sentido, pero no se ocupan de cómo ha ocurrido el proceso. Es lo que se conoce como “programa adaptacionista” (ver apartados de adaptación) e incluyen las metodologías 9 y 10 expuestas en la Tabla 1.

Estimas de coeficientes de selección

En el apartado de teoría de selección natural ya definimos el concepto de coeficiente de selección (s) como 1 menos la eficacia biológica relativa (W) así como su lógica (para más información, ver Capítulo 6). Además, también expusimos algunos de los problemas metodológicos de las distintas estimas de la eficacia biológica. Este índice de selección, sin embargo, es muy difícil de estimar en condiciones naturales, sobre todo debido a la imposibilidad de detectar el fenotipo de la población con mayor eficacia biológica, estimar un índice de eficacia biológica adecuado, realizar un seguimiento de las distintas cohortes a lo largo de varias generaciones, establecer relaciones genéticas entre los individuos de una población, etc. La mayoría de estos problemas se reducen al realizar estudios en laboratorio, pero éstos tienen el gran inconveniente de no ser extrapolables a lo que ocurre en poblaciones naturales.

Para intentar cuantificar cómo actúa la selección natural sobre fenotipos particulares se necesita: (a) un valor

o estima de la eficacia biológica particular, y (b) una estima de cómo influye el fenotipo de un carácter particular sobre la eficacia biológica individual ($W(z)$: eficacia biológica esperada para un individuo con un valor de carácter z). Para realizar estimas de selección natural se consideran dos aproximaciones. Una de ellas intenta responder a la pregunta “¿cómo se pueden comparar intensidades de selección en distintas poblaciones?”, mientras que la otra intenta responder a la pregunta de “¿cómo influyen los valores particulares de un carácter en la eficacia biológica de un individuo?”. La diferencia entre ellas radica en que la primera no tiene en cuenta los distintos fenotipos de la población, mientras que la segunda se basa precisamente en las ventajas que le confiere un carácter (o su valor) a un fenotipo determinado. A continuación expondré distintos índices utilizados para responder a las preguntas anteriores.

Índices para comparar la intensidad de selección en distintas poblaciones. En general, estos índices no tienen en cuenta la variación fenotípica de los individuos y su relación con la eficacia biológica de los mismos. Si estamos interesados en cuantificar los procesos de selección natural existentes en una población determinada, para poderlos comparar con los de otra población bastaría con explorar la distribución de frecuencias de los valores de la eficacia biológica relativa en cada una de las poblaciones. Este es el caso del índice más utilizado, “Oportunidad de selección o índice de selección total”. Este índice es independiente de los caracteres que estén bajo selección, y se define como la varianza en la eficacia biológica relativa en una población. Si la mayoría de los individuos de una población presentan una eficacia biológica elevada y muy similar (varianza pequeña), implicaría que esa población está sometida a una gran intensidad de selección. Además, cualquier cambio en la distribución de frecuencias de la eficacia biológica causada por selección natural representa una oportunidad de cambio de las frecuencias fenotípicas dentro de una generación. Un problema a tener en cuenta es que para poder comparar índices de oportunidad de selección estimados en distintas poblaciones debemos asegurarnos de que la eficacia biológica ha sido calculada de la misma forma, ya que distintas estimaciones de la eficacia biológica podrían influir en la varianza estimada de las mismas. Además, la media y la varianza de la eficacia biológica relativa no son independientes, por lo que las conclusiones sobre comparaciones entre la oportunidad de selección de distintas poblaciones deben de tener en cuenta este aspecto.

El índice de selección natural que más se aproxima a un valor que resuma la intensidad de selección es el llamado “varianza genética aditiva de la eficacia biológica” ($V^2_{(w)}$), que se puede definir como el valor medio del incremento de la eficacia biológica media de una población entre generaciones. Este índice, aunque es bastante apropiado para estimar el grado de selección a que están sometidas las poblaciones, tiene bastantes limitaciones para su aplicación en poblaciones naturales. No sólo es necesaria la estimación de la eficacia biológica con un índice

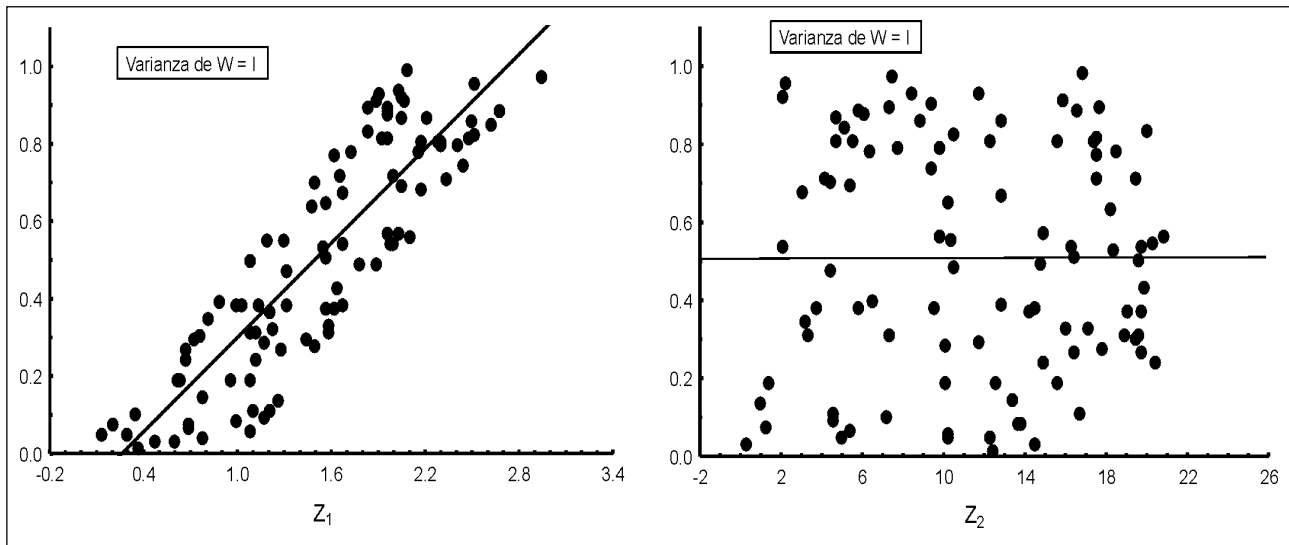


Figura 6. Relación entre eficacia biológica relativa y la expresión de dos caracteres (Z_1 y Z_2). La varianza de la eficacia biológica en las dos figuras es idéntica e igual a 1.

adecuado, sino que también se necesita del seguimiento de poblaciones durante un número considerable de generaciones (periodos de estudio muy largos) y establecer las relaciones genéticas entre los individuos de una población y el reconocimiento y seguimiento de las distintas cohortes durante todo el periodo de estudio.

Debido a estos problemas, en poblaciones naturales, sólo existen unos pocos estudios de este tipo. Uno de ellos realizado en una población de papamoscas collarino (*Ficedula albicollis*) de la isla de Gotland (Suecia) seguida durante 17 años de estudio (Merilä y Sheldon 2000). Utilizaron como medida de eficacia biológica dos parámetros, la producción de volantones durante todo el periodo de vida y el número de éstos que sobreviven hasta su primera estación reproductora. En todos los casos, los valores de varianza genética aditiva estandarizada de la eficacia biológica ($V^2_{(w)}$) resultaron ser bastante bajos (menores de 0,1) y sólo en un caso su valor era significativamente distinto de cero. Esto sugiere que la selección natural provoca un incremento en la eficacia biológica media de la población en un pequeño porcentaje, en muchos casos no superando el 1% (Burt 2000). En otro estudio realizado en una población escocesa de ciervos (*Cervus elaphus*) durante más de 30 años (Kruuk et al. 2000) encontraron valores muy similares de $V^2_{(w)}$, por lo que, aunque son necesarios más estudios de este tipo en poblaciones naturales, es bastante posible que ésta sea la norma y que los procesos de selección natural sean bastante lentos en poblaciones naturales (Burt 2000).

Estimas de la influencia del fenotipo en la eficacia biológica de un individuo. Estas estimas deben venir dadas por la cuantificación de los patrones de asociación entre valores de eficacia biológica y valores fenotípicos de los individuos de una población. La asociación de estos valores indicaría un diferencial reproductivo entre diferentes fenotipos asociado al valor del carácter y, por tanto, la existencia de procesos de selección natural que podrían ser cuantifica-

dos en función del grado de asociación entre eficacia biológica y el valor del carácter. Es decir, la posibilidad de que los procesos de selección natural produjeran cambios evolutivos en nuestra población depende de la correlación existente entre la eficacia biológica relativa y el carácter que estemos considerando. Como en el caso anterior, se utiliza la eficacia biológica relativa para poder comparar los valores obtenidos en poblaciones distintas.

En la figura 6 se exponen unas relaciones hipotéticas entre la eficacia relativa de los individuos de una población (con una varianza dada e igual a 1) y la expresión fenotípica de dos caracteres. En el primer caso encontramos una relación muy fuerte entre ambas variables, lo que indica que en generaciones sucesivas las frecuencias de distribución aumentarán principalmente en individuos con un elevado valor de Z_1 , mientras que la ausencia de relación entre la eficacia biológica relativa y el valor de Z_2 nos indica que la selección natural no influirá en las frecuencias de distribución de Z_2 en generaciones sucesivas. Por tanto, se podría concluir que aunque ambos caracteres tienen la misma oportunidad de selección ($= 1$), es el carácter Z_1 el que cambiaría en generaciones sucesivas. El principal problema de esta interpretación es la posibilidad de que la relación encontrada sea fruto de una relación directa con otro carácter que no hayamos tenido en cuenta y que, a su vez, tenga una estrecha relación con la eficacia biológica de los individuos de la población.

Si estamos interesados en estimar o cuantificar la influencia de los procesos de selección natural en los cambios en la distribución de frecuencias de los valores de un carácter, para poder predecir los cambios que ocurrirán en generaciones futuras necesitaremos conocer las características genéticas de ese carácter. Al principio de la década de los 80 del siglo pasado se desarrollaron una serie de metodologías para estimar la intensidad de los procesos de selección natural sobre múltiples caracteres en poblaciones naturales (por ejemplo, Lande 1979, Lande y Arnold 1983, Arnold y Wade 1984a, Arnold y Wade

1984b). Estos métodos estiman la selección sobre un carácter en términos de los efectos sobre la eficacia biológica relativa en unidades de desviaciones (fenotípicas) estandarizadas de un carácter. Por tanto, permiten la comparación entre valores estimados para distintos caracteres, para diferentes componentes de la eficacia biológica y para distintas especies.

Se pueden clasificar en dos tipos: (a) aquellos que estiman “diferenciales de selección” (selección total sobre un carácter, directa e indirectamente a través de la selección sobre otro carácter relacionado con el anterior) que tiene el inconveniente de no poder diferenciar los efectos directos y los indirectos de los procesos de selección sobre un carácter dado, pero permite la comparación entre diferenciales de selección en distintas poblaciones o especies; y (b) aquellos que estiman “gradientes de selección” (intensidad de selección que actúa sobre un carácter dado) que sí permiten diferenciar entre los efectos directos e indirectos de selección y, por tanto, se pueden utilizar para comparar la intensidad de selección sobre distintos caracteres de los individuos en una población.

Dentro del primer tipo encontramos: (a1) el “diferencial de selección lineal estandarizado” (i) que es una medida de selección direccional, y se estima como el cambio de la media poblacional de un carácter entre generaciones dividido por la desviación estándar de ese carácter en la segunda generación; y (a2) el “diferencial de selección cuadrática estandarizado” (C), que es una medida de la selección estabilizadora (en el caso de que el índice sea negativo) o disruptiva (en el caso de que el valor del índice sea positivo), y se estima como el cambio en la varianza poblacional de un carácter entre generaciones sucesivas dividido por la varianza del carácter en la segunda generación.

Existen también dos tipos de índices de gradientes de selección, ambos basados en que la selección direccional provoca una disminución en la varianza poblacional (Falconer 1989), de forma que, un análisis de regresión múltiple permite estimar, independientemente, la intensidad de selección sobre la media y la varianza de un carácter (Lande y Arnold 1983). Los dos índices, (b1) el “gradiente de selección direccional estandarizado” (b) y (b2) el “gradiente de selección cuadrática estandarizado” (g) coinciden, respectivamente, con los coeficientes de regresión parcial de la eficacia biológica relativa y el valor del carácter y el de la eficacia biológica relativa y la variación respecto a la media del valor del carácter en los individuos de una población. Por tanto, b nos indicaría los efectos de la selección direccional sobre la eficacia biológica relativa, y g nos indicaría los efectos de la selección estabilizadora o disruptiva.

Una elevada pendiente en la ecuación de una línea que se ajuste a una relación hipotética entre el grado de desarrollo de un carácter y la eficacia biológica de cada fenotipo nos indicaría que pequeñas variaciones en un carácter están relacionadas con diferencias considerables en su eficacia biológica, por lo que en generaciones sucesivas los procesos de selección provocarían un cambio en la media poblacional del carácter. Por otra parte, el se-

gundo término en la ecuación (g) nos indicaría el grado de asociación entre la varianza poblacional y la eficacia biológica después de controlar ambas variables por el valor del carácter. Si la varianza poblacional aumenta en relación con un incremento de la eficacia biológica, indicaría que los individuos más lejanos a la media poblacional son los que presentan mayores valores de eficacia biológica y, por tanto, estaríamos ante un tipo de selección disruptiva. Si, por el contrario, la varianza poblacional disminuye en relación con un aumento de la eficacia biológica (relación negativa), indicaría que los individuos con un valor del carácter más cercano a la media poblacional serían los que presentan mayores valores de eficacia biológica y, por tanto, estaríamos ante un tipo de selección estabilizadora.

Estos gradientes de selección son muy importantes en los modelos genéticos cuantitativos que intentan explicar la evolución de múltiples caracteres relacionados entre sí (Lande 1979, Lande y Arnold 1983, ver Capítulo 24), y son los más usados para estimar índices de selección en condiciones naturales. Recientemente Kingsolver y colaboradores (2001) realizaron un trabajo de revisión de estudios en los que se estimaban estos índices de selección fenotípica en condiciones naturales. Después de revisar 63 estudios en los que se estimaban índices de selección para 62 especies distintas, encontraron que los valores de gradientes de selección lineal se distribuían de forma exponencial con un valor medio de 0,16, lo que sugiere que en la naturaleza, normalmente, no existen procesos de selección direccional muy fuertes. Además, no encontraron grandes diferencias entre las estimas de diferenciales y de gradientes de selección, lo que sugiere que la importancia de componentes indirectos de la selección fenotípica es escasa. Con respecto a los gradientes cuadráticos de selección encontraron que también se distribuían de forma exponencial con un valor medio de sólo 0.1 y que sus valores se distribuían de forma simétrica sobre el valor 0, lo que sugiere que la selección cuadrática es bastante escasa en la naturaleza y que la selección estabilizadora no es más común que la selección disruptiva.

Presiones selectivas: causas de los procesos de selección natural

Cualquier individuo que consiga reproducirse con éxito ha tenido que vencer una enorme cantidad de obstáculos para que, al menos, parte de su dotación genética, pase a la siguiente generación. Para sobrevivir hasta la edad de madurez sexual ha tenido que ser eficaz protegiéndose de condiciones ambientales desfavorables, tanto abióticas (distintas variables climáticas, químicas y físicas del ambiente) como bióticas (competencia con otros organismos, depredadores, parasitismo, etc.). A estas variables que pueden influir en la probabilidad de que un organismo sobreviva y llegue a reproducirse es lo que se conoce como “presiones selectivas” o “agentes de selección” debido a que cualquier diferencia entre individuos en la capacidad de superar esos obstáculos se traducirá en una diferencia en la eficacia biológica de los mismos.

En este apartado vamos a repasar brevemente los principales agentes de selección o presiones selectivas, y por qué pueden afectar a la eficacia biológica de los organismos. Posteriormente en el siguiente apartado se repasarán algunas de las estrategias que aparecen en los organismos vivos contrarrestando algunas de estas presiones selectivas y que les permiten o facilitan llegar al estadio adulto y reproducirse con éxito (adaptaciones) con la ayuda de varios ejemplos.

Factores abióticos

En la mayoría de los casos la temperatura, humedad, pH, etc. dentro y fuera del cuerpo de un organismo son muy diferentes. Sin embargo, las funciones fisiológicas se realizan más eficientemente en condiciones físicas (abióticas) más o menos constantes y con unos rangos de variación más o menos estrechos. Por tanto, debido a que las reacciones químicas requieren de unas condiciones ambientales para que tengan lugar a una velocidad adecuada, sólo aquellos organismos que presenten características que los aislen del medio podrán sobrevivir y llegar a reproducirse. Incluso, de aquellos que lleguen a reproducirse, los que consigan un medio (interno) más adecuado para realizar sus funciones vitales (metabolismo, división celular, etc.), serán los que tengan mayores probabilidades de llegar al estadio adulto en mejores condiciones para reproducirse.

Son muchas las presiones selectivas abióticas existentes. Todas ellas tienen en común que, en la mayoría de los casos, pueden variar el medio interno (celular) de los organismos y, por tanto, supondrían un nulo o mal funcionamiento de la actividad celular llegando a provocar la muerte de los organismos vivos. Entre las más importantes se pueden destacar la temperatura, por su influencia en el metabolismo (reacciones químicas); la humedad, ya que, por ejemplo, en la mayoría de los organismos vivos terrestres, las células necesitan mayor contenido en agua que el existente en el ambiente que las rodea y, por tanto, un aislamiento del medio facilita las funciones celulares. La salinidad o más generalmente la composición química del ambiente que rodea a los organismos, como puede ser concentración de sales dentro y fuera y los procesos de ósmosis asociados; la concentración de oxígeno y de CO₂, necesarios para la respiración celular, y para la fotosíntesis en plantas. Otros agentes de selección importantes son el pH, debido a su influencia en las reacciones químicas y estrecho margen en que las células pueden vivir; las radiaciones por su importancia en los procesos fotosintéticos y el efecto letal y/o mutágeno de algunas de ellas sobre las células y sus procesos de división; y las fuerzas físicas externas como la presión que soportan los organismos en distintos ambientes (fondo de océanos, altas montañas, zonas intermareales donde los organismos están expuestos a las fuerzas que generan las olas al romper, etc.).

Factores bióticos

Cualquier individuo que llegue a reproducirse ha sido suficientemente eficiente en la búsqueda y asimilación de

alimento, ha sobrevivido a depredadores, a parásitos y enfermedades, ha sido competitivo en relación con los demás organismos de su población o especie, ha sido capaz de acumular suficiente energía en su organismo para emplearla en la fabricación de gametos, ha encontrado pareja (en el caso de que se reproduzca sexualmente), ha mostrado unos cuidados parentales adecuados (en el caso de que los tenga) para el correcto desarrollo de sus descendientes, etc. En este sentido son muchos los factores de selección que otros organismos vivos ejercen sobre cualquier individuo. Una forma de clasificarlos podría ser: (1) “factores que afectan a la búsqueda y utilización de recursos necesarios para su crecimiento y reproducción” (alimento, pareja, gametos, etc.); (2) “factores relacionados con el hecho de que cualquier organismo vivo puede ser una fuente de alimento para otros”, y (3) “factores relacionados con la probabilidad de supervivencia de la descendencia”. Dentro del primer tipo se encuentran las presiones selectivas que suponen los “recursos limitantes” (alimento, espacio, pareja, gametos, etc.), que a su vez dan lugar a los “fenómenos de competencia” (inter- e intraespecífica), “reparto de recursos” (selección de un tipo de recursos), “selección de hábitat”, etc. En el segundo tipo se encontrarían los agentes selectivos de “depredación” y “parasitismo”. Mientras que en el tercer grupo se encontrarían todos los anteriores, pero actuando sobre la descendencia y cuyas consecuencias pueden ser minimizadas por estrategias de los progenitores (cuidados parentales, efectos paternos y maternos, etc.).

Adaptación

Cualquier carácter, o conjunto de caracteres, que permite a los individuos que los poseen superar con éxito uno o más agentes de selección es lo que genéricamente se denomina adaptación. Por tanto, una adaptación podría ser definida como un carácter de un organismo cuya forma es el resultado de procesos de selección en un contexto funcional particular. En consecuencia, el proceso adaptativo es la modificación evolutiva de un carácter bajo selección y que implica una mayor eficiencia o ventajas funcionales (eficacia biológica) en un ambiente determinado con respecto a poblaciones ancestrales (West Eberhard 1992).

Las adaptaciones pueden ser aspectos morfológicos, fisiológicos o de comportamiento de un taxón, que aparecen en la mayoría de los individuos de la población como resultado de procesos de selección natural, debido al diferencial en eficacia biológica que estos caracteres confieren a los individuos que los poseen. Sin embargo, los procesos de selección natural no pueden explicar el origen o la aparición de caracteres adaptativos, sólo su expansión en las poblaciones. Es decir, la selección natural explica el cambio en la distribución de frecuencias de un carácter en una población, no su origen. Por tanto, no se puede decir que un carácter (adaptativo) aparece en una población debido a su funcionalidad, pero sí que se expande en dicha población debido a las ventajas selectivas

que implica su función (proceso adaptativo). En contra de esta idea, existe un resurgimiento de las ideas lamarckianas (Neolamarckismo) en las que se defiende una mayor influencia de la variación epigenética (variación en los procesos que complementan las instrucciones genéticas que contiene un huevo fertilizado, es decir, “la genética propone y la epigenética dispone”) en los procesos evolutivos (Jablonka y Lamb 1995). Estos procesos epigenéticos indudablemente influyen en el fenotipo y pueden ser moldeados por el ambiente durante la vida de un organismo. Debido a que existen evidencias de que algunas de estas variantes pasan a la descendencia, la aparición de variaciones favorables debido a su funcionalidad en un ambiente determinado y que a su vez sean heredables (adaptaciones) es posible (ver Jablonka y Lamb 1995). Sin embargo, aún existen escasas pruebas a favor de esta hipótesis, ya que es un campo muy reciente y relativamente poco explorado (ver Capítulo 2) en el que aún no se conocen bien los mecanismos hereditarios de estos caracteres adquiridos.

Desde el punto de vista histórico, es posible que las ventajas funcionales que proporciona un carácter hayan sido las mismas durante toda su historia evolutiva. Sin embargo, también es posible que la función de un carácter cambie a lo largo de la historia evolutiva del grupo como es el caso de las plumas de las aves, que en principio tendrían una función termorreguladora pasando después a tener un papel primordial en el vuelo (ver Capítulo 33). Debido a la importancia de distinguir entre el origen, funcionalidad original y funcionalidad actual de cualquier carácter adaptativo, varios autores han sugerido una serie de términos muy relacionados con el de adaptación, pero que tienen en cuenta el valor original del carácter y sus posibles funcionalidades a lo largo de su historia evolutiva. Éste es el caso de los conceptos de “preadaptación” (Simpson 1944, Simpson 1949), “protoadaptación” (Gans 1974) y el de “exaptación” (Gould y Vrba 1982). Preadaptación y protoadaptación se refieren a caracteres que en su origen proporcionaron unas ventajas a los individuos del grupo y que, a su vez, implican un potencial adaptativo relacionado con otras posibles funcionalidades del carácter. Éste es el caso de la aparición del celoma en animales cuya primera expansión se relaciona con las ventajas que confiere al movimiento y como soporte muscular (esqueleto hidrostático), pero que significó un potencial adaptativo enorme como prueba la gran radiación adaptativa que han sufrido los animales celomados a lo largo de la historia evolutiva (Nielsen 2001).

El término “exaptación” se refiere a la nueva funcionalidad del carácter. Un carácter que, en su origen, desempeñaba distinta funcionalidad a la actual sería una adaptación a la función original, pero una exaptación a la funcionalidad derivada (actual). En el caso de las plumas de las aves, se podrían considerar como una adaptación a la termorregulación y una exaptación al vuelo (ver Capítulo 33).

Todos estos términos complican un poco la terminología de procesos adaptativos y enfatizan la posibilidad de que, simplemente por azar, un carácter pueda cambiar su funcionalidad sin que los procesos de selección natu-

ral puedan explicar el origen de este cambio de función. Sin embargo, los cambios de función de un carácter, en la mayoría de los casos sí que pueden ser explicados por procesos de selección natural. Por ejemplo, parece claro que el desarrollo de las plumas en protoaves estuvo relacionado con una función termoaislante, pero a partir de un umbral en el desarrollo de éstas, los individuos que las utilizaran para impulsarse en la carrera o incluso para realizar pequeños planeos tendrían ventajas sobre otros (ver Capítulo 33) y, por tanto, los procesos de selección natural explicarían, no sólo el desarrollo de las plumas en relación con su función en el vuelo, sino también su origen. Incluso en el caso de que la selección natural no pueda explicar el origen del cambio en funcionalidad, sí explica la expansión de ese cambio en las poblaciones y la posterior evolución del carácter en relación con su nueva función. En este sentido, es importante distinguir entre el proceso adaptativo y la condición de que un carácter esté adaptado a realizar una función. Por tanto, de acuerdo con la mayoría de los autores, un carácter se puede considerar una adaptación si, al menos parcialmente, es fruto de procesos de selección natural y confiere al organismo ventajas (mayor eficacia biológica relativa) relacionadas con la función actual que desempeña. Una vez que aparece la nueva funcionalidad, la selección natural podría actuar sobre el carácter optimizándolo para el desarrollo de la nueva función y, por tanto, dando lugar a adaptaciones. Un carácter sólo podría ser definido como una exaptación en el caso de que la selección natural no actuara sobre ese carácter, al menos desde el cambio de función (Endler 1986), con lo que sería muy difícil de explicar la expansión de la nueva funcionalidad del carácter sólo por factores aleatorios actuando en toda la población al mismo tiempo. Volviendo al ejemplo de las plumas en aves, y a que en un momento de su historia evolutiva facilitaron pequeños desplazamientos aéreos (posible origen de una nueva función), a partir de ahí la selección natural favoreció la exageración del carácter (plumas) y con formas determinadas (por ejemplo, asimétricas con respecto a los cañones en las plumas más relacionadas con el vuelo, ver Capítulo 33), por lo que las formas de las plumas de aves actuales serían una adaptación al vuelo y no una exaptación. Los mismos argumentos se pueden aplicar a los términos protoadaptación y preadaptación y, aunque el valor de estos últimos es sólo predictivo, las implicaciones sobre el potencial adaptativo de un nuevo carácter dependen del tipo de presiones selectivas a que estén sometidos los organismos en los que aparece durante su historia evolutiva, las cuales no se pueden establecer *a priori*.

Métodos para la detección y el estudio de adaptaciones

Programa adaptacionista

El programa adaptacionista se podría definir como la investigación dirigida a identificar y entender el significado adaptativo de los caracteres de los organismos. Todos los organismos presentan caracteres que les permiten explotar los ambientes donde viven y la ciencia debe intentar explicar cómo y por qué se desarrollaron en la his-

toria evolutiva de los organismos. Esto fue lo que, principalmente, intentó explicar Darwin con su teoría de evolución por selección natural. Para demostrar que un carácter es una adaptación, debemos determinar, primero, su utilidad (función) y, después, demostrar que los individuos que poseen ese carácter consiguen una mayor eficacia biológica que los individuos que no lo poseen. No basta con exponer una hipótesis adecuada sobre la funcionalidad del carácter, sino que esta hipótesis debe ser utilizada para proponer predicciones que podamos comprobar con nuestros datos. Solamente cuando comprobemos que las predicciones se cumplen podremos concluir a favor de la hipótesis adaptativa del carácter en cuestión.

El estudio de las adaptaciones consta, por tanto, de tres etapas. La primera es “identificar, o postular, qué tipos de variantes genéticas puede tener un carácter”. Es decir, identificar las variaciones que existen en la población con respecto a un carácter y, en el caso de que no existan, establecer hipotéticos mutantes que no compartieran el carácter objeto de estudio. Por ejemplo, si nos planteáramos el estudio de las ventajas adaptativas de la reproducción sexual postularíamos un mutante que se reprodujera asexualmente (ver Capítulo 9). El segundo paso consiste en “desarrollar hipótesis o modelos sobre la función de un carácter”. Una buena hipótesis podría predecir con exactitud la funcionalidad de un carácter y establecer predicciones claras que puedan ser probadas para validar la hipótesis. El tercer y último paso sería “probar las predicciones de la hipótesis”.

Además de la importancia de utilizar las hipótesis adaptativas para plantear predicciones que se puedan probar, existen otras consideraciones que se deben tener en cuenta cuando se estudian adaptaciones: (1) que existen diferencias entre poblaciones y que estas diferencias no siempre son adaptaciones, sino que puede ser la consecuencia de procesos de deriva genética o de un efecto fundador (una de las manifestaciones de la deriva genética, ver Capítulo 6); (2) que no cualquier carácter de un organismo debe ser una adaptación; y (3) que no todas las adaptaciones son perfectas.

Un ejemplo bastante conocido para exponer los posibles errores a los que puede llevar el mal empleo del programa adaptacionista es el estudio del color blanco de los osos polares como adaptación a ambientes polares (ver un ejemplo detallado en el Capítulo 30). Debido a que este color es único entre los osos podríamos concluir que se trata de un carácter derivado, es decir, que los ancestros de los osos polares no eran de este color y que, por tanto, ha debido seleccionarse en relación con el ambiente polar en el que viven este tipo de osos. Una hipótesis adecuada sobre la ventaja que confiere a los osos el color blanco en esos ambientes podría estar relacionada con el camuflaje. Los osos se alimentan principalmente de focas y, debido a que los osos de color blanco serían más difícilmente detectados por sus presas, tendrían más fácil su captura que, a su vez, se traduciría en un mayor éxito reproductor. Por tanto, podríamos concluir que el color blanco del pelo sería una adaptación para la caza de focas en ambientes en los que predomine el color blanco. Sin em-

bargo, como ya hemos expuesto anteriormente, el programa adaptacionista no debería terminar aquí, sino que la hipótesis adaptativa tendría que servir para exponer sucesos que deberían ocurrir si nuestra hipótesis fuera cierta (predicciones). Una de estas predicciones podría ser que los osos deberían cazar focas de forma que aprovecharan su camuflaje. De hecho algunas veces lo hacen, pero en la mayoría de los intentos de caza esperan pacientemente en algún agujero en el hielo a que alguna foca emerja para capturarla (Stirling 1974). Otras veces utilizan el olfato para detectar a la presa en su guarida y matan a la foca aplastando la guarida (Smith 1980). Es decir, en la mayoría de los casos no utiliza su camuflaje para capturar sus presas y, por tanto, tendríamos que concluir que no existen evidencias a favor de que el color blanco sea una adaptación a facilitar la caza de focas. Existen otras hipótesis adaptativas al color de los osos polares relacionándolo con la capacidad de conseguir calor a partir de absorber todo el espectro de la luz ultra violeta (el color de los osos polares en el espectro del ultravioleta es negro, no blanco), pero hasta el momento no se han demostrado.

Métodos para probar predicciones de hipótesis adaptativas

Debido a que las adaptaciones son el resultado de procesos de selección natural, los métodos para probar predicciones de hipótesis adaptativas coinciden con algunas de las metodologías expuestas anteriormente para la detección de procesos de selección natural. Existen tres metodologías para estudiar y poner de manifiesto adaptaciones que se exponen en los siguientes apartados.

Método exploratorio. Consiste simplemente en “detectar si la forma o función actual de un carácter coincide con las predicciones de nuestra hipótesis”. Un ejemplo sería el estudio expuesto anteriormente sobre el color de los osos polares en relación con una función de camuflaje que facilitaría la captura de focas expuesto anteriormente. Si estas predicciones no se cumplen la hipótesis de partida debería ser rechazada. Por el contrario, si se cumplieran las predicciones, se deberían interpretar como evidencias a favor de la hipótesis, pero otras metodologías deberían ser utilizadas para minimizar el error de aceptar la hipótesis aun siendo falsa.

Método experimental. La metodología más adecuada para detectar adaptaciones es el “método experimental”. Consiste en manipular experimentalmente el carácter objeto de estudio y determinar las consecuencias o los efectos de la manipulación en variables relacionadas con la eficacia biológica de los individuos. En estos experimentos es indispensable establecer un grupo control de individuos no manipulados para poder determinar los posibles efectos del experimento en la misma población y en el mismo ambiente (si el efecto del experimento lo estimáramos por diferencias entre individuos experimentales de un año y controles de un año anterior, estas diferencias podrían ser debidas a diferencias anuales en el ambiente y no a los

efectos del experimento). Además, es importante disponer de un segundo grupo control con el que cuantificar los posibles efectos de la manipulación y así poderlos distinguir de los efectos del experimento, conocido como grupo control de la manipulación.

Supongamos que en el ejemplo de los osos polares quisiéramos probar si el color blanco tiene una función de camuflaje y es una adaptación que facilita la captura de focas utilizando el método experimental. Una posibilidad sería pintar a algunos de los osos del mismo color que sus antepasados (pardo) (grupo experimental) mientras que a otros los dejaríamos sin pintar (grupo control) y analizar las diferencias entre estos grupos con respecto al número de presas que capturan o a la eficacia de sus intentos. Es importante tener en cuenta que sólo la captura de los individuos para la manipulación podría influir en los resultados y que, por tanto, los individuos del grupo control también deberían ser capturados y mantenidos en las mismas condiciones que los experimentales durante el mismo periodo de tiempo. Otro problema es que la pintura que usemos podría tener un efecto en la tasa de captura de presas independientemente del color (por ejemplo los compuestos químicos podrían ser detectados por las presas facilitando su huída), por lo que necesitaríamos un tercer grupo (grupo control de la manipulación) a los que pintaríamos con una pintura de un color blanco, idéntico al color original de los osos polares.

La gran ventaja del método experimental radica en que las predicciones al experimento son siempre claras y fáciles de probar. En nuestro caso, si el color de los osos polares fuera una adaptación a facilitar la captura de focas debido a su función de camuflaje, deberíamos encontrar que la eficacia de los intentos de captura fuera mayor en los dos grupos control, mientras que los individuos experimentales deberían tener una tasa de capturas menor. Si nuestros resultados no se ajustan a las predicciones deberíamos rechazar la hipótesis de partida y explorar otras hipótesis.

Método comparativo. El tercer método consiste en comparar las formas de un carácter en especies o en poblaciones distintas de organismos intentando poner de manifiesto asociaciones evolutivas entre caracteres de los organismos o entre características de los organismos y del ambiente. Es lo que se conoce como el método comparativo. Con este método no sólo se pueden identificar adaptaciones sino que, en general, se identifican tendencias evolutivas comparando los valores de alguna variable o variables en un conjunto de taxones (para una información detallada sobre el método comparativo ver Harvey y Pagel 1991). Con el método comparativo se pueden identificar los factores responsables de, o que explican, la variación existente en otra variable.

Si, por ejemplo, nos planteamos el estudio de la forma de las alas como adaptación al vuelo, podríamos plantear la hipótesis de que alas más finas y largas representan una adaptación que facilita una velocidad elevada durante el vuelo. Para probar esta hipótesis no podríamos realizar experimentos, pues no es factible recortar o alargar las

alas de las aves, y tendríamos que lanzar predicciones sobre, por ejemplo, la relación entre largo/ancho de las alas en distintas especies de aves y la velocidad media de vuelo en cada una de ellas. Si esta relación es estadísticamente significativa apoyaría nuestra hipótesis.

Al utilizar el método comparativo es muy importante tener en cuenta posibles hipótesis alternativas que pudieran explicar la relación entre las variables estudiadas y, de esta forma, poderlas probar y, en su caso, descartarlas. Además, es muy importante tener en cuenta las relaciones filogenéticas existentes entre los taxones que estemos utilizando en nuestra comparación. Esto se debe principalmente a que los tests estadísticos que se utilizan asumen una independencia de los datos y, evidentemente, dos especies muy cercanas filogenéticamente tienen mayor probabilidad de tener caracteres similares que otras muy distantes filogenéticamente. Cuando dos formas se separan de un antepasado común, ambas comparten con su ancestro gran parte de su historia evolutiva y sólo los sucesos evolutivos que ocurran en cada una de ellas por separado serán independientes. Por ejemplo, la evolución de la forma de las alas de dos especies de aves actuales tiene en común toda la historia evolutiva de las aves hasta su ancestro y, sólo a partir de la separación en los dos clados que dan lugar a las dos especies, se pueden considerar como eventos evolutivos independientes. Por tanto, los valores de velocidad de vuelo y de forma de las alas del ejemplo anterior, tomados de distintas especies, no serían datos independientes, sino que dependen (al menos en parte) de las distancias filogenéticas entre cada una de ellas. Un halcón peregrino (*Falco peregrinus*) y un alcotán (*Falco subbuteo*) (rapaces próximas filogenéticamente) tendrían valores de velocidad de vuelo y de forma de las alas más próximos entre sí, mucho más que los de un gorrión común (*Passer domesticus*) y una abubilla (*Upupa epops*), simplemente porque los primeros se separaron de su antepasado común más recientemente y, además, es bastante posible que el ancestro ya tuviera una forma de alas y una velocidad de vuelo similar a la de sus especies derivadas.

Actualmente existen técnicas estadísticas que nos permiten tener en cuenta las relaciones filogenéticas de las especies utilizadas en un análisis comparativo (ver Harvey y Pagel 1991). La más utilizada es la estima de los denominados contrastes (Felsenstein 1985), que son diferencias entre especies cercanas o entre valores estimados de nodos (ancestro a partir del cual aparecen dos clados nuevos) con respecto a cualquier variable. Estas diferencias sí son estimas independientes de la filogenia, ya que, las diferencias entre dos taxones con respecto a cualquier variable indican la divergencia entre ambos taxones desde su separación del ancestro común y, por tanto, no dependen de las relaciones filogenéticas entre ellas (ver Fig. 7 para una breve descripción del método). Actualmente existen una serie de programas informáticos que permiten la estima de estos contrastes teniendo en cuenta las relaciones filogenéticas de los taxones utilizados en el análisis, lo que facilita en gran medida su estima.

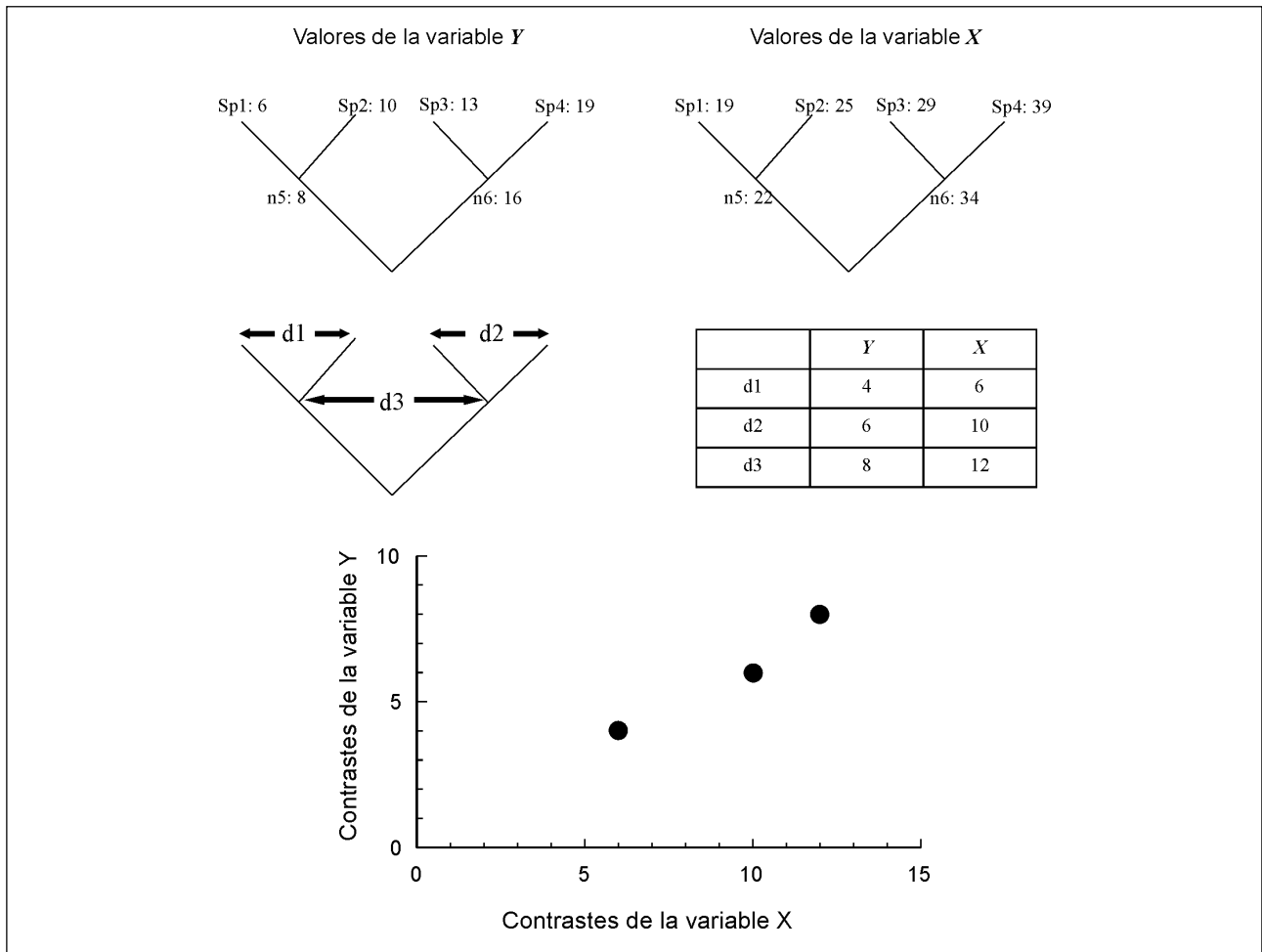


Figura 7. Esquema del uso del método comparativo de contrastes (o de comparaciones independientes). Se exponen las relaciones filogenéticas de 4 especies hipotéticas (sp1, sp2, sp3 y sp4) con los valores para dos variables (X e Y), el cálculo de las diferencias entre nodos (d1, d2 y d3) y sus valores en una tabla. Por último se representa la relación entre los contrastes estimados para cada variable con la que probaríamos la hipótesis adaptativa.

Adaptaciones y presiones selectivas

En este apartado trataremos, con la ayuda de algunos ejemplos, las adaptaciones a una serie de presiones selectivas o agentes de selección.

Adaptaciones al medio físico

Como ya se expuso en un apartado anterior los principales agentes de selección relacionados con el medio físico son la temperatura, fuerzas mecánicas, radiaciones y algunos agentes químicos. Su influencia sobre los organismos vivos y su evolución radica en la variabilidad espacial y temporal existente en los ambientes terrestres con respecto a estas variables, por lo que cabe esperar que, por procesos de selección natural, aparezcan variantes que exploten de forma más eficaz estos ambientes (procesos adaptativos). Las adaptaciones podrían ser morfológicas si aparecen estructuras más eficaces para, por ejemplo, la captación de oxígeno en ambientes poco oxigenados, fisiológicas (desarrollo de hemoglobinas más eficaces en el transporte de oxígeno en determinados ambientes) y comportamentales, como seleccionar activamente el am-

biente óptimo. En este apartado se expondrá como ejemplo la influencia de la temperatura como agente de selección y algunas adaptaciones que contrarrestan los efectos negativos de su variación para organismos ectotermos.

Adaptaciones a la temperatura. Como ya se ha expuesto, la temperatura es un factor muy importante que influye en el tiempo necesario para que se produzcan las reacciones químicas y, por tanto, afecta bastante a los procesos fisiológicos que tienen lugar en los seres vivos. Muchos organismos vivos consiguen mantener la temperatura de su cuerpo dentro de unos rangos muy estrechos mediante capas aislantes del medio externo y reacciones químicas productoras de calor (entre otras). Son lo que se conocen como animales endotermos, y las características que le confieren esta propiedad serían, en principio, adaptaciones a mantener la temperatura corporal constante permitiendo un rendimiento óptimo de los procesos fisiológicos.

Sin embargo, la inmensa mayoría de los organismos vivos son ectotermos, es decir, la temperatura corporal está determinada por procesos externos al organismo. Si nuestra hipótesis adaptativa plantea que el mantenimien-

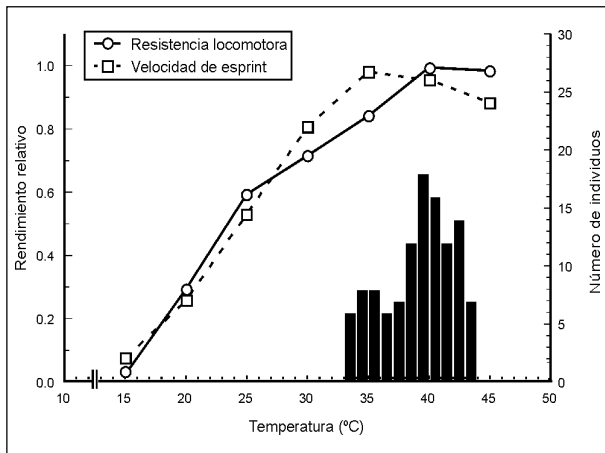


Figura 8. Relación entre dos variables de rendimiento fisiológico y la temperatura. En el diagrama de barras se muestra la frecuencia de individuos capturados a diferentes temperaturas. Figuras modificadas de Huey & Kingsolver (1989).

to de la temperatura corporal más o menos constante favorece un óptimo rendimiento fisiológico, esperaríamos que en organismos ectotermos el rendimiento óptimo fisiológico aparezca a temperaturas similares a las de los endotermos, pero además, que presenten caracteres que les permitan regular la temperatura interna mediante, por ejemplo, selección de hábitats apropiados a cada hora del día. Estas predicciones se cumplen en la mayoría de los estudios realizados, sobre todo en reptiles.

Por ejemplo, Huey y Kingsolver (1989) encontraron que el rendimiento de distintas actividades fisiológicas de la iguana *Dipsosaurus dorsalis* aumentaba desde los 15°C, presentando su máximo rendimiento a temperaturas próximas a los 38°C (Fig. 8). A partir de ese punto el rendimiento fisiológico disminuyó hasta alcanzar la temperatura máxima que esta especie puede soportar. Además, a esta temperatura era a la que se encontraban la mayoría de los individuos capturados en su ambiente natural. Pero, ¿cómo consiguen los animales ectotermos esa temperatura óptima?

Debido a que cualquier característica que permita a un organismo ectotermo disfrutar más tiempo de temperaturas óptimas sería rápidamente seleccionada en la población, cabría esperar encontrar adaptaciones a conseguir estas temperaturas del medio externo en cualquier población en la que exista variación de la temperatura dentro del hábitat que explota. Es decir, estas características (adaptaciones) podrían ser comportamentales y los individuos deberían seleccionar activamente los microhábitats más adecuados en relación con su temperatura. Esta predicción se ha comprobado varias veces en reptiles y también en insectos.

Es bien conocido que los reptiles seleccionan rocas o hábitats de color oscuro para tomar el sol debido a que estos lugares absorben la mayor parte del espectro de la radiación solar y alcanzan mayores temperaturas. Quizás, uno de los ejemplos más claros de adaptaciones comportamentales a mantener la temperatura corporal cercana al óptimo lo constituye la selección de hábitat noctur-

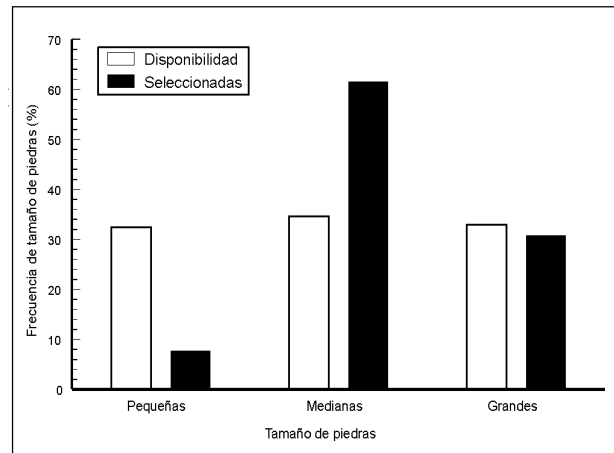


Figura 9. Selección de piedras para pasar la noche por parte de la serpiente *Thamnophis elegans*. Datos de Huey y Peterson 1989.

nos. Ray Huey y colaboradores (1989) estudiaron detalladamente el comportamiento termorregulador de la serpiente *Thamnophis elegans* en California. Primero, detectaron que en el laboratorio el rendimiento fisiológico de esta serpiente estaba relacionado con la temperatura, de la misma forma que expusimos anteriormente para las iguanas. Posteriormente, en el campo, implantaron a algunos individuos un radiotransmisor que informaba a los investigadores no sólo del lugar donde se encontraban sino también de su temperatura. De esta forma demostraron que estos individuos lograban permanecer a temperaturas muy similares a las que preferían en el laboratorio durante las 24 horas del día, aún cuando la temperatura ambiental variaba bastante a lo largo del día. Estos investigadores decidieron trabajar sobre la hipótesis de que la selección de piedras de grosor y tamaño adecuado para pasar la noche debería ser el carácter adaptativo. Esta hipótesis, en principio, parecía bastante probable ya que la temperatura debajo de piedras durante la noche varía dependiendo de sus características. Para piedras de igual tamaño, las más finas tardarían poco tiempo en enfriarse durante la noche y, por tanto, no serían un buen cobijo para las serpientes. Por otro lado, las más gruesas no llegarían a calentarse totalmente durante el día y debajo de ellas no llegaría a alcanzarse una temperatura óptima. Por estas razones predijeron que las serpientes seleccionarían piedras de un grosor intermedio para pasar la noche. Después de medir las temperaturas de modelos de serpientes colocados debajo de distintos tipos de piedras y su variación y comprobar lo anteriormente expuesto, demostraron que, de acuerdo con su hipótesis, estas serpientes seleccionaban activamente las piedras de grosor intermedio (Fig. 9). Una selección de piedras similar a la descrita para las serpientes también se ha demostrado en una especie de hormiga (*Proformica longiseta*) que habita en las cumbres de Sierra Nevada (España) y que selecciona las piedras para establecer allí su hormiguero en función de sus características termorreguladoras (Tinaut et al. 1999).

Por otra parte, también es posible que para algunos organismos, debido a la imposibilidad de un movimiento activo y eficaz o a la constancia de la temperatura en el hábitat en que viven, no sea posible una adaptación a conseguir una temperatura corporal próxima al óptimo para un buen rendimiento de las actividades fisiológicas. En este caso, y cuando el organismo habitara ambientes con temperaturas muy constantes y diferentes al óptimo de rendimiento fisiológico, esperaríamos que los procesos fisiológicos variaran adaptándose a la temperatura del ambiente. La velocidad de los procesos fisiológicos está gobernada por reacciones enzimáticas y, por ejemplo, una mayor o menor producción de enzimas podría adaptar las reacciones fisiológicas a una velocidad de reacción próxima al óptimo. Es decir, existen mecanismos fisiológicos que permiten que las reacciones químicas se produzcan a diferentes temperaturas y, por tanto, deberían existir adaptaciones a este nivel fisiológico que permitan un óptimo rendimiento de los procesos fisiológicos. Estas adaptaciones fisiológicas a la temperatura como agente selectivo las demostraron claramente Albert Bennett y colaboradores (1992) en un experimento de laboratorio con la bacteria *Echerichia coli*. A partir de un cultivo de bacterias que mantuvieron más de 2.000 generaciones a una temperatura de 37°C, extrajeron un simple individuo y lo dejaron dividirse hasta producir una colonia. A partir de esa colonia establecieron 6 cultivos a 32°C, otros 6 a 37°C, y otros 6 a 42°C. Los investigadores predijeron que, por mutaciones y selección natural, con el transcurso de generaciones en todos los cultivos de bacterias aumentaría su tasa de crecimiento con respecto al fundador. Además, también esperaban que este incremento fuera mayor en los cultivos que no estaban expuestos a la temperatura óptima de su fundador (37°C). Los resultados del experimento confirmaron todas las predicciones descritas y, además, en un experimento posterior (Bennett y Lenski 1993) demostraron que, efectivamente, esos cambios estaban relacionados con las distintas temperaturas a las que se mantenían los cultivos. Por tanto, la temperatura era el agente selectivo que explicaba los cambios (adaptaciones) y las diferencias en tasas de crecimiento de los distintos cultivos. En concreto, vieron que, por ejemplo, las bacterias que habían sido cultivadas a temperaturas de 42°C crecían mejor que las bacterias ancestrales cuando eran cultivadas a temperaturas entre 40 y 42°C, pero no crecían mejor cuando se ponían a 37°C.

Adaptaciones al medio biológico

Una parte importante del ambiente que rodea a un organismo lo conforman el resto de los organismos vivos con los que convive. Este ambiente biológico, a diferencia del ambiente físico, depende a su vez de procesos evolutivos en los que cualquier cambio o adaptación que aparezca o se encuentre en un taxón de la comunidad (o en un fenotipo de una especie determinada) puede afectar directa o indirectamente a la eficacia biológica en los demás taxones (o fenotipos del mismo taxón). A nivel intraespecífico pueden aparecer adaptaciones sociales a

la coexistencia con conespecíficos (Wilson 2000; ver Capítulo 11). A nivel interespecífico son muchos los tipos de interacciones que pueden ocurrir entre organismos, de entre los que podríamos destacar la depredación en sentido amplio (consumo de parte o de un individuo completo, incluyendo procesos de depredación, herbivoría, y parasitismo), los procesos de competencia y los de mutualismo. Aunque las adaptaciones al parasitismo y a evitarlo son tratadas en otros capítulos (Capítulos 22 y 31), así como el fenómeno del mutualismo (Capítulos 12 y 31), y la depredación en un taxón particular (reptiles; Capítulo 29), en este apartado se expone la depredación como ejemplo de agente selectivo biótico que actúa sobre la inmensa mayoría de los organismos vivos, y a la evolución de las defensas inducidas por depredadores, con la ayuda de un ejemplo, que constituye una de las mejores pruebas de la existencia de estos procesos adaptativos así como de su funcionamiento.

Adaptaciones a la depredación. La mayoría de los organismos vivos son susceptibles de ser depredados por otros antes incluso de reproducirse y, por tanto, cualquier carácter que disminuya el riesgo de depredación se extendería rápidamente en las poblaciones por procesos de selección natural dando lugar a adaptaciones (ver Capítulo 29).

Un buen ejemplo de adaptación a la presión selectiva ejercida por depredadores lo constituye los estudios de defensas inducidas por depredadores que aparecen en muchas especies presas (Tollrian y Harvell 1999). Este tipo de defensas sólo se expresan en presencia de depredadores (o parásitos) y evolucionan cuando: (1) las presiones selectivas de los agentes inductores (depredadores o parásitos) no son predecibles, pero algunas veces son muy fuertes (si las presiones selectivas fueran constantes se seleccionarían lo que se denomina defensas permanentes, cuya expresión no depende de la presencia del agente selectivo); (2) existe una señal fiable que indica la presencia del agente selectivo (depredadores); (3) la defensa es eficiente; y (4) la defensa debe ser costosa y, por tanto, es beneficioso que no se exprese cuando el agente selectivo no esté presente (Harvell y Tollrian 1999).

Muchos de los estudios sobre este tipo de adaptaciones se han realizado en organismos acuáticos del zooplancton (ver algunos de estos trabajos en Tollrian y Harvell 1999). En uno de ellos, publicado por C. Cousyn y colaboradores (2001), estudiaron los cambios genéticos y morfológicos ocurridos en una población de un pequeño crustáceo (*Daphnia magna*) en relación con los cambios ocurridos en la presión depredadora de los peces a lo largo de un periodo de casi 30 años. Este estudio fue posible gracias a que estos crustáceos ponen unos huevos muy resistentes que pueden permanecer viables en los fondos, en los lodos, durante más de 100 años y, dependiendo del estrato de lodos en el que se localicen, se podría datar el periodo en el que fueron puestos. En cada uno de estos estratos se puede cuantificar la abundancia relativa de individuos (en base al número de huevos encontrados en cada uno). Posteriormente se puede inducir la eclosión de estos huevos y se puede medir su tamaño

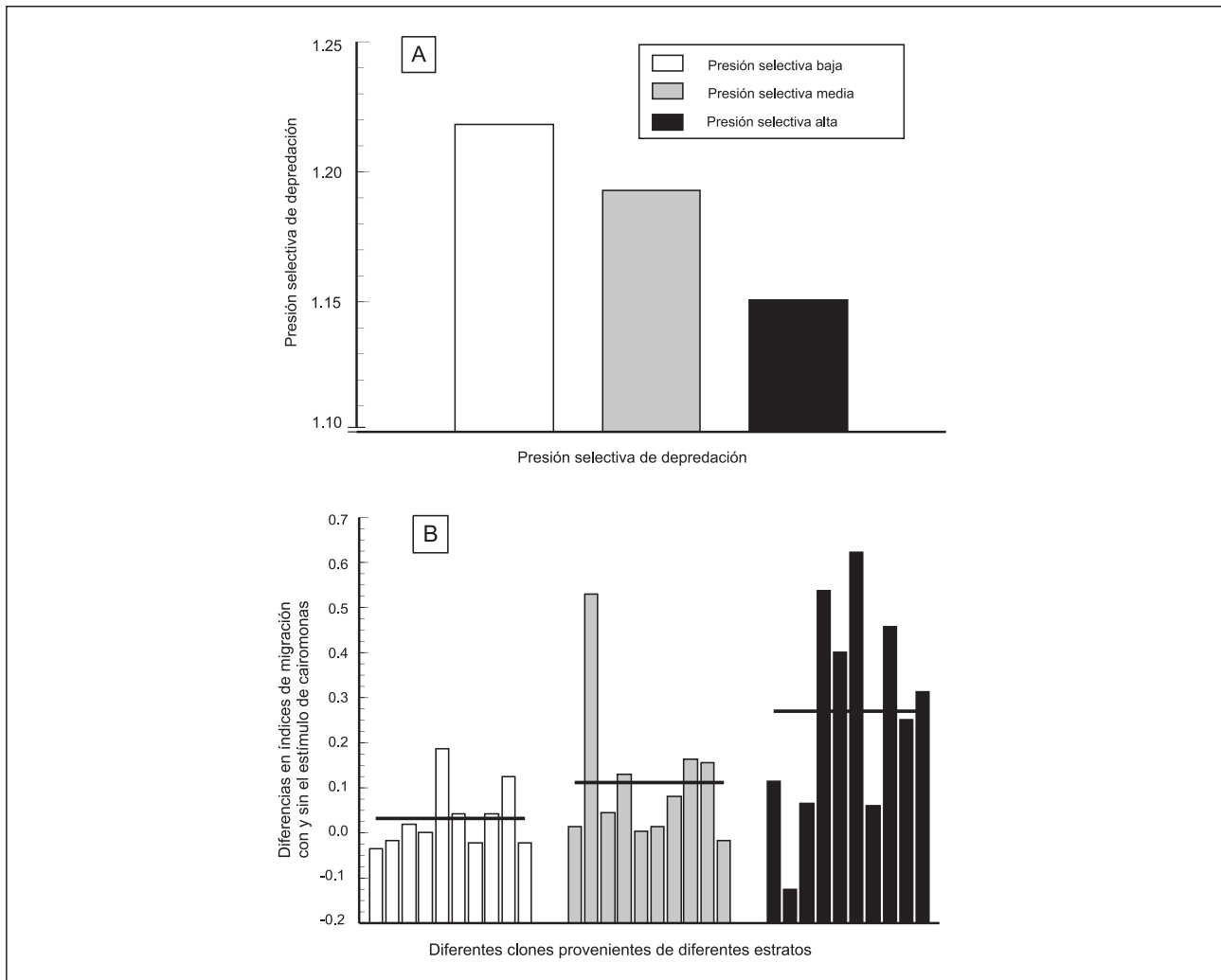


Figura 10. Resultados del experimento realizado en una población de *Daphnia* sp. durante un periodo de 30 años. Se expone la relación entre el tamaño corporal de los individuos de una población sometidos a distintas presiones de depredación en distintas épocas (A), y las diferencias en un índice de migración cuando los individuos están o no en presencia de caironomas (diferencias positivas indican una mayor migración diurna a los fondos en presencia de caironomas), y bajo tres magnitudes de presiones de depredación en distintas épocas (B). Las líneas horizontales reflejan las medias para los diez clones utilizados en cada tratamiento. Datos de Cousyn et al. (2001).

corporal y extraer material genético a los individuos de esa población en un momento determinado de su historia, con lo que se obtienen datos de variabilidad genética utilizando marcadores neutros.

Por otro lado, se conocía de otros trabajos con organismos planctónicos que los depredadores producen unas sustancias que, en general, se conocen con el nombre de caironomas, que pueden ser detectadas por diversos organismos presa, por ejemplo: algas (Van Donk et al. 1999); rotíferos, (Gilbert 1999); protozoos ciliados (Kuhlmann et al. 1999), etc.) incluyendo distintas especies de cladóceros del género *Daphnia* (Tollrian y Dodson 1999). En poblaciones de este crustáceo con distinto grado de depredación por peces existía una diferencia en la concentración de caironomas generadas por los depredadores que inducían cambios en migraciones diarias relacionadas con el fotoperiodo (De Meester et al. 1999). Aunque las migraciones de estos crustáceos a aguas profundas tie-

nen lugar por la noche, cuando existen caironomas en el ambiente que los rodean, estas migraciones se producen durante el día, disminuyendo el riesgo de depredación (durante la noche migran a la superficie para alimentarse), y la concentración de estas sustancias o el grado de presión selectiva ejercida por los peces está directamente relacionado con la amplitud de las migraciones de estos organismos. Por tanto, presentándole estas sustancias a los individuos de distintos estratos se puede valorar su comportamiento migratorio en presencia y en ausencia de caironomas. Otra ventaja metodológica adicional de este estudio es que se realizó en una charca creada por el hombre para la cría de peces y, por tanto, se conocía la densidad de peces (presión selectiva) para cada período (estrato) pudiendo clasificar los estratos en tres tipos (con alta, media y baja presión de depredación).

Encontraron que el tamaño corporal y la densidad de dafnias procedentes de épocas con alta presión de depre-

dación eran de menor tamaño que las procedentes de otras épocas (Fig. 10a). Además, las mayores diferencias en el comportamiento migratorio diario entre dafnias, en presencia y en ausencia de caironomas, apareció en las precedentes de estratos con alta presión selectiva, siendo mucho más patentes en algunos clones, lo que indica mayores efectos en determinados genotipos (Fig. 10b), estando positivamente relacionada la densidad de peces que había cuando se originó cada clon con su comportamiento migratorio en presencia de caironomas. En cuanto a la diferenciación y variabilidad genética encontraron que, con respecto al comportamiento de migración diaria, existían altos grados de diferenciación genética entre clones, tanto en presencia como en ausencia de caironomas, así como en la diferencia entre las dos situaciones. Sin embargo, al utilizar marcadores neutros (microsatélites), el grado de diferenciación genética entre clones era muy baja.

Estos resultados constituyen una de las mejores pruebas sobre evolución de poblaciones naturales mediada por procesos de selección natural y dando lugar a la expansión de caracteres adaptativos en la población. Primero,

porque obtienen evidencias de que los depredadores (peces) ejercen presiones selectivas muy fuertes disminuyendo el número de individuos de las poblaciones de presas (dafnias). Segundo, porque encuentran una disminución del tamaño (cambio en las frecuencias fenotípicas) de las poblaciones bajo fuertes presiones selectivas, y una respuesta adaptativa (cambio en las migraciones diarias) a un estímulo experimental que contrarresta en gran medida la presión selectiva de la depredación. Y tercero, porque encuentran evidencias de que el cambio en las frecuencias fenotípicas de esta defensa ocurre a partir de genotipos ya existentes en la población.

Agradecimientos

Manuel Soler confió en mí para la elaboración de este capítulo, que no hubiera podido terminar sin los ánimos y el apoyo de Carmen Zamora. Juan Pedro Martínez Camacho y Juan Moreno aportaron valiosos comentarios que, indudablemente, mejoraron el capítulo. ■

Bibliografía

- ANDERSSON, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton.
- ARNOLD, S.J. y WADE, M.J. 1984a. On the measurement of natural and sexual selection: applications. *Evolution* 38: 720-734.
- ARNOLD, S.J. y WADE, M.J. 1984b. On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution* 38: 709-719.
- ARSUAGA, J.L. y MARTÍNEZ, I. 1998. La especie elegida. La larga marcha de la evolución humana. Ediciones Temas de Hoy, S. A. (T. H.), Madrid.
- BENNETT, A.F. y LENSKI, R.E. 1993. Evolutionary adaptation to temperature. II. Thermal niches of experimental lines of *Echericha coli*. *Evolution* 47: 1-12.
- BENNETT, A.F., LENSKI, R.E. y MITTLER, J.E. 1992. Evolutionary adaptation to temperature. I. Fitness response of *Echericha coli* to changes in its thermal environment. *Evolution* 46: 16-30.
- BURT, A. 2000. Natural selection in the wild. *Trends Ecol. Evol.* 15: 306-307.
- BONNER, J.T. 1980. The evolution of culture in animals. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- CLAYTON, D.H. y MOORE, J. 1997. Host-parasites evolution. General principles and avian models. Oxford University Press, Oxford.
- COUSYN, C., DE MEESTER, L., COLBOURNE, J.K., BRENDONCK, L., VERSCHUREN, D. y VOLCKAERT, F. 2001. Rapid, local adaptation of zooplankton behavior to changes in predation pressure in the absence of neutral genetic changes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 98: 6256-6260.
- DARWIN, C.R. 1859. The origin of species. Murray, London.
- DAWKINS, R. 1976. The selfish gene. Oxford University Press, Oxford.
- DE MEESTER, L., DAWIDOWICZ, P., VAN GOOL, E. y LOOSE, C.J. 1999. Ecology and evolution of predator-induced behaviour of zooplankton: Depth selection behavior and diel vertical migration. En: R. Tollrian, C.D. Harvell (eds.): The ecology and evolution of inducible defenses. Pp: 160-176. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- DUDA, T.F., JR. y PALUMBI, S.R. 1999. Molecular genetics of ecological diversification: Duplication and rapid evolution of toxin genes of the venomous gastropod *Conus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 96: 6820-6823.
- DYBDAHL, M.F. y LIVELY, C.M. 1996. The geography of coevolution: comparative population structures for a snail and its trematode parasite. *Evolution* 50: 2264-2275.
- EBERT, D., HAAG, C., KIRKPATRICK, M., RIEK, M., HOTTINGER, J.W. y PAJUNEN, V.I. 2002. A selective advantage to immigrant genes in a daphnia metapopulation. *Science* 295: 485-488.
- ENDLER, J.A. 1986. Natural selection in the wild. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- FALCONER, D.S. 1989. Introduction to quantitative genetics. Longman Scientific, New York.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Phylogenies and the comparative methods. *Am. Nat.* 125: 1-15.
- FISHER, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford University Press, Oxford.
- GANS, C. 1974. Biomechanics, an approach to vertebrate biology. J. B. Lippincott Co., Philadelphia.
- GILBERT, J.J. 1999. Kariomone-induced morphological defences in rotifers. En: R. Tollrian, C.D. Harvell (eds.): The ecology and evolution of inducible defenses. Pp: 127-141. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- GOULD, S.J. y VRBA, E.S. 1982. Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 14-15.
- HARVELL, C.D. y TOLLRIAN, R. 1999. Why inducible defenses? En: R. Tollrian, C.D. Harvell (eds.): The ecology and evolution of inducible defenses. Pp: 3-9. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- HARVEY, P.H. y PAGEL, M.D. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press, Oxford.
- HUEY, R.B. y KINGSOLVER, J.G. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends Ecol. Evol.* 4: 131-135.
- HUEY, R.B., PETERSON, C.R., ARNOLD, S.J. y PORTER, W.P. 1989. Hot rocks and not-so-hot rock: retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences. *Ecology* 70: 931-944.
- HUNT, J. y SIMMONS, L.W. 2000. Maternal and paternal effects on offspring phenotype in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Evolution* 54: 936-941.
- JABLONKA, E. y LAMB, M.J. 1995. Epigenetic inheritance and evolution. The Lamarckian dimension. Oxford University Press, Oxford.
- KINGSOLVER, J.G., HOEKSTRA, H.E., HOEKSTRA, J.M., BERRIGAN, D., VIGNIERI, S.N., HILL, C.E., HOANG, A., GIBERT, P. y BEERLI, P. 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. *Am. Nat.* 157: 245-261.
- KRUUK, L.E.B., CLUTTON-BROCK, T.H., SLATE, J., PEMBERTON, J.M., BROTHERSTONE, S. y GUINNESS, F.E. 2000. Heritability

- of fitness in a wild mammal population. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 698-703.
- KUHLMANN, H.W., KUSCH, J. y HECKMANN, K. 1999. Predator-induced defenses in ciliated protozoa. En: R. Tollrian, C.D. Harvell (eds.): *The ecology and evolution of inducible defenses*. Pp: 142-159. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- LANDE, R. 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution* 33: 402-416.
- LANDE, R. y ARNOLD, S.J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.
- MARTÍNEZ, J.G., SOLER, J.J., SOLER, M., MØLLER, A.P. y BURKE, T. 1999. Comparative population structure and gene flow of a brood parasite, the great spotted cuckoo (*Clamator glandarius*), and its primary host, the magpie (*Pica pica*). *Evolution* 53: 269-278.
- MAYNARD-SMITH, J. y SZATHMÁRY, E. 1995. The major transitions in evolution. W.H. Freeman Spektrum, Oxford.
- MERILÄ, J. y SHELDON, B.C. 2000. Lifetime reproductive success and heritability in nature. *Am. Nat.* 155: 301-310.
- MOUSSEAU, T.A. y FOX, C.W. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends Ecol. Evol.* 13: 403-407.
- MØLLER, A.P. y DE LOPE, F. 1999. Senescence in a short-lived migratory bird: age-dependent morphology, migration, reproduction and parasitism. *J. Anim. Ecol.* 68: 163-171.
- NIELSEN, C. 2001. *Animal evolution. Interrelationships of the living phyla*. Oxford University Press, Oxford.
- OLIVERA, B.M., RIVIER, J., CLARK, C., RAMILO, C.A., CORPUZ, G.P., ABOGADIE, F.C., MENA, E.E., WOODWARD, S.R., HILLYARD, D.R. y CRUZ, L.J. 1990. Diversity of *Conus* neuropeptides. *Science* 249: 257-263.
- PERRINS, C.M. y BIRKHEAD, T.R. 1983. *Avian ecology*. Blackie & Son, Glasgow.
- POMIANKOWSKI, A. 1999. Intragenomic conflict. En: L. Keller (ed.): *Levels of selection in evolution*. Pp: 3-14. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- REEVE, H.K. y KELLER, L. 1999. Levels of selection. Burying the unit-of-selection debate and unearthing the crucial new Issues. En: L. Keller (ed.): *Levels of selection in evolution*. Pp: 3-14. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- RICE, W.R. y CHIPPINDALE, A.K. 2001. Sexual recombination and the power of natural selection. *Science* 294: 555-559.
- RIDLEY, M. 1993. *Evolution*. Blackwell Scientific Publications, Inc., Oxford.
- ROSSITER, M.C. 1996. Incidence and consequences of inherited environmental effects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 451-476.
- SHERRY, D.F. y GALEF Jr, B.G. 1984. Cultural transmission without imitation: Milk bottle opening by birds. *Anim. Behav.* 32: 937-938.
- SIMPSON, G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, New York.
- SIMPSON, G.G. 1949. *The meaning of evolution*. Yale University Press, New Haven, Conn.
- SMITH, T.G. 1980. Polar bear predation of ringed and bearded seals in the land-fast sea ice habitat. *Can. J. Zool.* 58: 2201-2209.
- SOBER, E. 1984. *The nature of selection*. MIT Press, Cambridge, Mass.
- SOBER, E. y LEWONTIN, R.C. 1984. Artifact, cause and genetic selection. En: E. Sober (ed.): *Conceptual issues in evolutionary biology: An anthology*. Pp: 210-231. MIT Press, Cambridge, Mass.
- SOLER, J.J., MARTÍNEZ, J.G., SOLER, M. y MOLLER, A.P. 1999. Genetic and geographic variation in rejection behavior of cuckoo eggs by European magpie populations: An experimental test of rejecter-gene flow. *Evolution* 53: 947-956.
- SOLER, J.J., MARTÍNEZ, J.G., SOLER, M. y MOLLER, A.P. 2001. Coevolutionary interactions in a host-parasite system. *Ecol. Letters* 4: 470-476.
- STEARNS, S.C. y HOEKSTRA, R.F. 2000. *Evolution: an introduction*. Oxford University Press, Oxford.
- STIRLING, I. 1974. Midsummer observations on the behavior of wild polar bears (*Ursus maritimus*). *Can. J. Zool.* 52: 1191-1198.
- TINAUT, A., FERNANDEZ-ESCUADERO, I., RUANO, F. y CERDA, X. 1999. The relationship of nest rock dimensions to reproductive success and nest permanence in a high-mountain ant, *Proformica longiseta* (Hymenoptera:Formicidae). *Sociobiol.* 34: 99-117.
- TOLLRIAN, R. y DODSON, S.I. 1999. Inducible defenses in Cladocera: constraints, costs, and multipredator environment. En: R. Tollrian, C.D. Harvell (eds.): *The ecology and evolution of inducible defenses*. Pp: 177-202. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- TOLLRIAN, R. y HARVELL, C.D. 1999. *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En: B. Campbell (ed.): *Sexual selection and the descent of man*. Pp: 139-179. Aldine, Chicago.
- VAN DONK, E., LÜRLING, M. y LAMPER, W. 1999. Consumer-induced changes in phytoplankton: Inducibility, costs, benefits, and the impact of grazers. En: R. Tollrian, C.D. Harvell (eds.): *The ecology and evolution of inducible defenses*. Pp: 89-103. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- WEST EBERHARD, M.J. 1992. Adaptation: Current usages. En: E.F. Keller, E.A. Lloyd (eds.): *Key words in evolutionary biology*. Pp: 13-18. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- WILLIAMS, G.C. 1992. *Natural selection: Domains, levels, and challenges*. Oxford University Press, Oxford.
- WILSON, E.O. 2000. *Sociobiology. The new synthesis*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- WOLF, J.B., BRODIE III, E.D., CHEVERUD, J.M., MOORE, A.J. y WADE, M.J. 1998. Evolutionary consequences of indirect genetic effects. *Trends Ecol. Evol.* 13: 64-69.
- WOLF, J.B., BRODIE III, E.D. y MOORE, A.J. 1999. Interacting phenotypes and the evolutionary process. II. Selection resulting from social interactions. *Am. Nat.* 153: 254-266.

Lecturas recomendadas

- (1) ENDLER, J.A. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. Es el libro más importante publicado sobre procesos de selección natural en sistemas naturales. Incluye una revisión de los métodos usados para la detección y cuantificación de procesos de selección natural y adaptativos y, además, recopila todos los trabajos existentes hasta la fecha de su publicación en los que se cuantifican estos procesos.
- (2) HARVEY, P.H. y PAGEL, M.D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford. Es un libro indispensable que describe la mayoría de los métodos comparativos utilizados para el estudio de adaptaciones.
- (3) STEARNS, S.C. y HOEKSTRA, R.F. 2000. *Evolution: an introduction*. Oxford University Press, Oxford. Aunque es un libro de texto, se basa principalmente en ejemplos de trabajos de investigación reales con los que los autores repasan todos los temas evolutivos, incluyendo los relacionados con los procesos de selección natural y adaptación.
- (4) WILLIAMS, G.C. 1992. *Natural selection: Domains, levels, and challenges*. Oxford University Press, Oxford. En este libro, el autor defiende la importancia de los procesos de selección natural a todos los niveles de la ciencia biológica y resalta con ejemplos algunos de los temas de estudio más actuales, ofreciendo su punto de vista sobre la solución de los mismos.
- (5) WILLIAMS, G.C. 1996. *Adaptation and natural selection. A critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. El autor defiende la teoría de la selección natural como una explicación suficiente para explicar los procesos evolutivos sin ayuda de mecanismos de selección de grupo o de bienestar poblacional.