

Unidad 1

Introducción a la ecología

Tema 2

Interfaz ecología-evolución

Ecología evolutiva

Ecología: estudio científico de la **distribución** y abundancia de los organismos y las **interacciones** que determinan su distribución y abundancia

**!Algo falta para que sucedan los fenómenos ecológicos
(y demás aspectos de lo biológico)!**



**“Nada en biología tiene sentido, sino
es a la luz de la evolución”** (**Theodosius
Dobzhansky**, Ucrania, 1900-1975)



**“El juego evolutivo se desarrolla en
un teatro ecológico”** (**George Evelyn
Hutchinson**, EEUU, 1903-1991):

En una visión más profunda...

Interacciones ecológicas (entorno ecológico) impulsan la **evolución**

ECOLOGÍA

EVOLUCIÓN

La evolución, la fuente última de variación entre las especies, dicta las **interacciones ecológicas**

ECO: procesos ecológicos
EVO: procesos evolutivos
DEVO: procesos de desarrollo

EVO → ECO: respuestas evolutivas (e.g. cambios fenotípicos a través de generaciones) afectan procesos ecológicos en un ecosistema

EVO → DEVO: procesos evolutivos a través de generaciones proveen señales heredadas (e.g. variación genética directa y epigenética) que influyen el desarrollo fenotípico

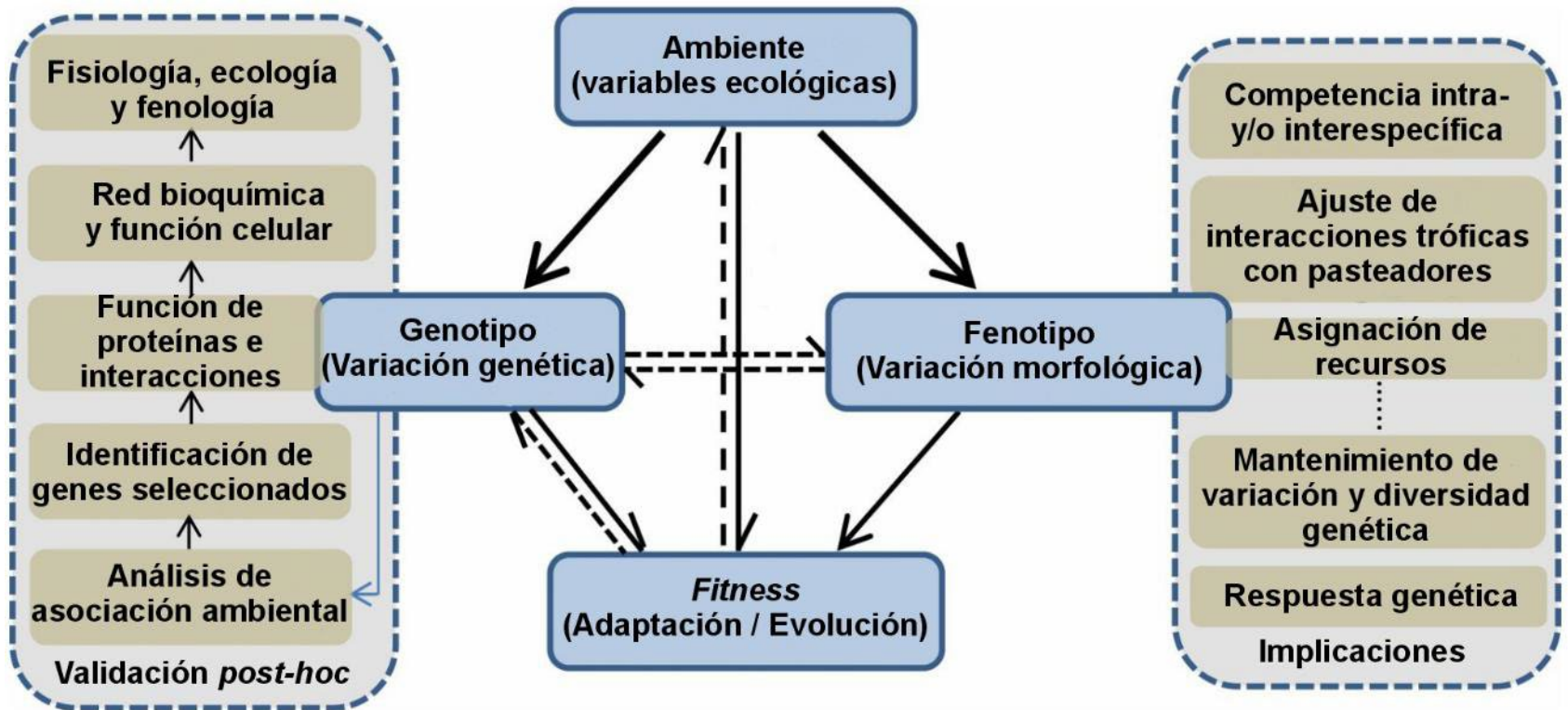
ECO → EVO: ambiente influncia la evolución de las poblaciones a través de selección natural

DEVO → EVO: selección actúa sobre variación fenotípica del desarrollo

ECO → DEVO: ambiente afecta los procesos de desarrollo de los individuos (abarcando plasticidad individual y efectos parentales)

DEVO → ECO: respuestas de desarrollo dentro de una generación de individuos afectan la respuesta de la población y subsecuentemente a la comunidad, al ecosistema, y esto al cambio ambiental

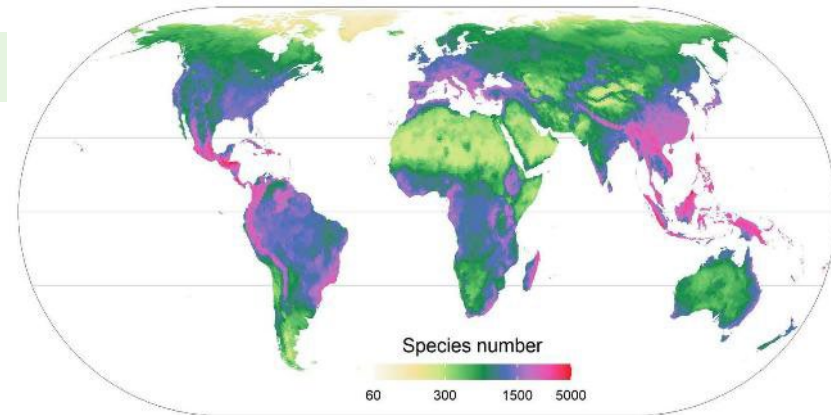
Skúlason *et al.* 2019. A way forward with eco evo devo: an extended theory of resource polymorphism with postglacial fishes as model systems. *Biol. Rev.* 94: 1786-1808



Modificado de: Hu *et al.* 2020. Linking ecology to genetics to better understand adaptation and evolution: a review in marine macrophytes. *Front. Mar. Sci.* 7:545102

Distribución de especies

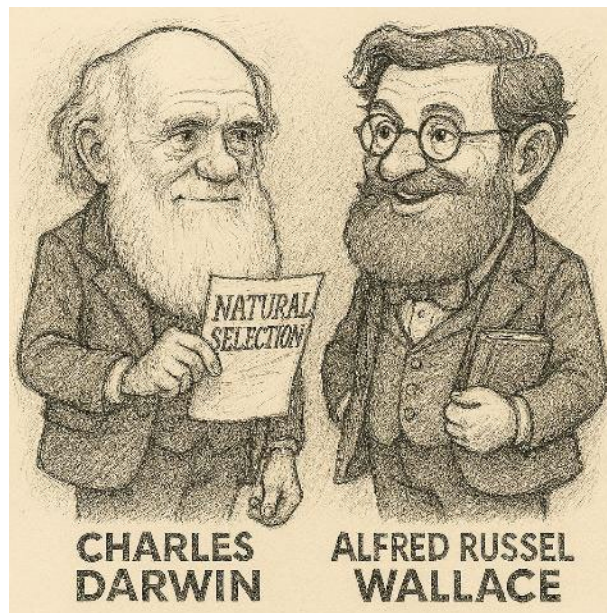
- No es aleatoria
- Ni es una mezcla homogénea
- Cada área geográfica contiene sólo una porción de las especies presentes



Riqueza de especies de plantas vasculares (Cai *et al.* 2023. *New Phytol.* 237: 1432-1445)

- **Diversidad:** ¿por qué tanta variedad de especies?
- **Distribución:** ¿por qué sus distribuciones son tan restringidas y existencia de patrones?

Respuestas requieren entender procesos evolutivos que condujeron a la diversidad de especies y su distribución



Ecólogos-naturalistas (antes de ser acuñado el termino *ecología*)

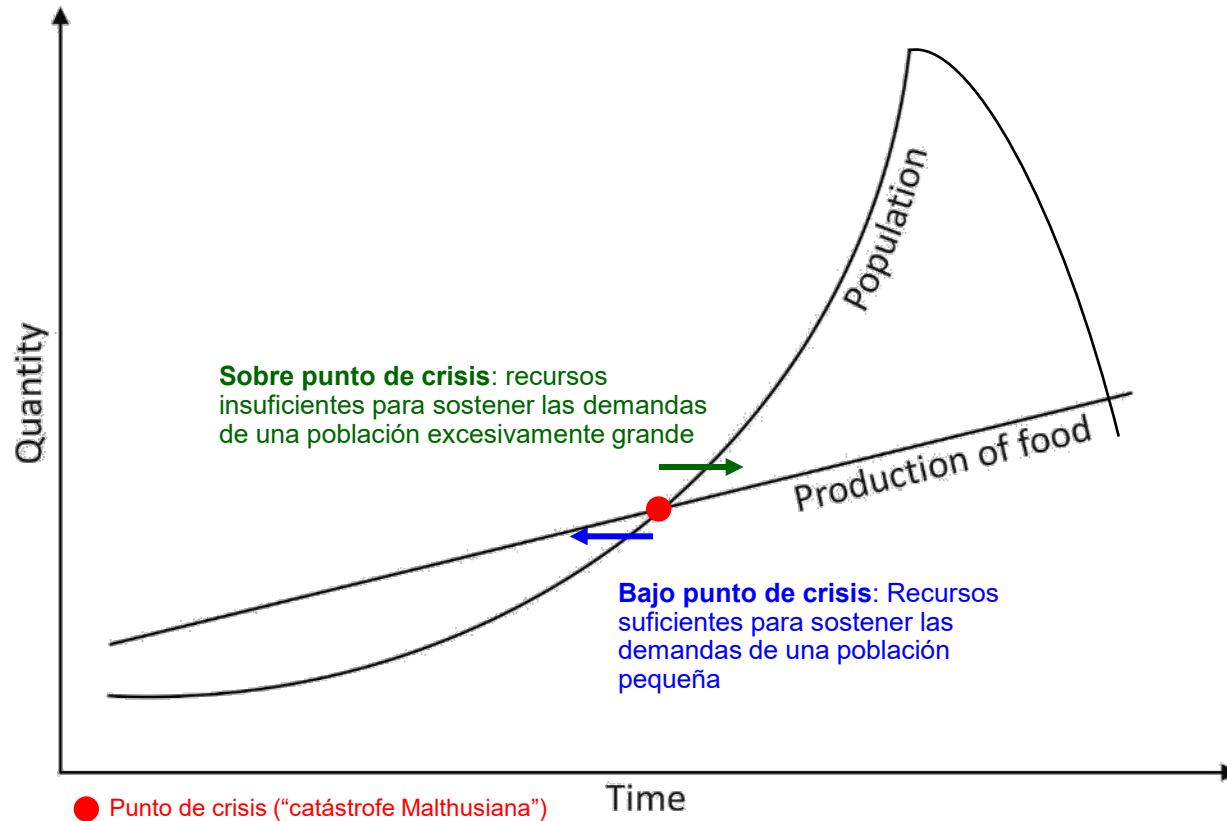
- *Cartas a Darwin* (Wallace 1858)
- *Sobre el origen de las especies* (Darwin **1859**)
- *Ökologie* (Haeckel **1866**)

Teoría evolutiva

Dieron a los ecólogos las bases científicas necesarias para entender los patrones de diversidad y distribución de especies

Evolución adaptativa (por selección natural)

Ideas de **Darwin** y **Wallace** partieron de lo publicado por Thomas R. Malthus (1798: "*Un ensayo sobre el principio de la población*")

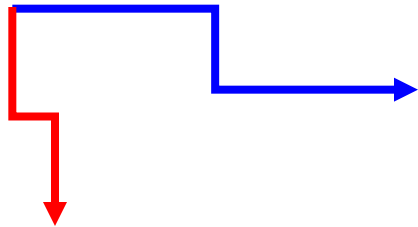


- Si las tasas intrínsecas de crecimiento poblacional de los humanos no fuesen controladas, cada 25 años se duplicarían y saturarían el planeta
- Limitación de recursos disminuye el crecimiento poblacional, e impone límites a los tamaños
- Enfermedades, guerras y otros tipos de catástrofes controlan el crecimiento poblacional

Argumentos aplicables a los otros organismos biológicos

¿Qué es la evolución adaptativa y cómo ocurre?

Cambio en una población a través del tiempo debido a la **selección natural (SN)**



Altera la población por variaciones en los individuos incrementándoles su ***fitness*** (= **supervivencia y reproducción**)

Depende del contexto ambiental (contexto ecológico)

- Las soluciones por **SN no son direccionales**

SN opera bajo requisitos: **variación, supervivencia, y heredabilidad**

Con base en las ideas de Malthus (1798), experimentos y observaciones propias en campo y cultivos, Darwin / Wallace **concluyeron**:

- Hay una “**lucha por la existencia**” (*struggle for existence*)
- **Darwin**: todas las especies producen un excesivo número de descendientes y hay **limitación de recursos ambientales**

- Se exagera la competencia intra / interespecífica por los recursos necesarios (alimento, espacio, parejas)
- Un pequeño porcentaje de los descendientes sobrevivirán en cada generación



- **Tendencia: variaciones favorables se preservan / desfavorables desaparecen**

- Darwin: postuló **cuatro principios** de la **Teoría de la Evolución por SN**

Partiendo de un pequeño ejemplo...

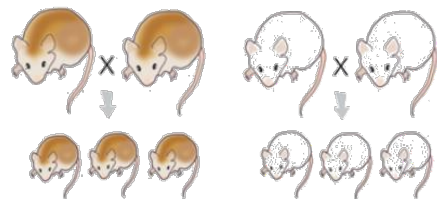
Postulados de Darwin/Wallace

Una población de ratones invadió recientemente una playa de arena blanca

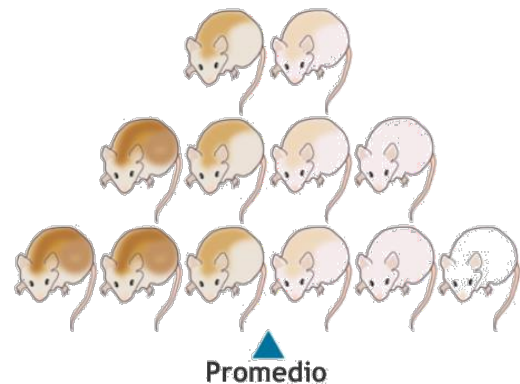
1) Variación intraespecífica



2) Variación es heredada



3) Nacen más individuos de los que sobreviven hasta reproducirse



4) Algunos variantes sobreviven y se reproducen a mayores tasas que otros



Progenie en la siguiente generación



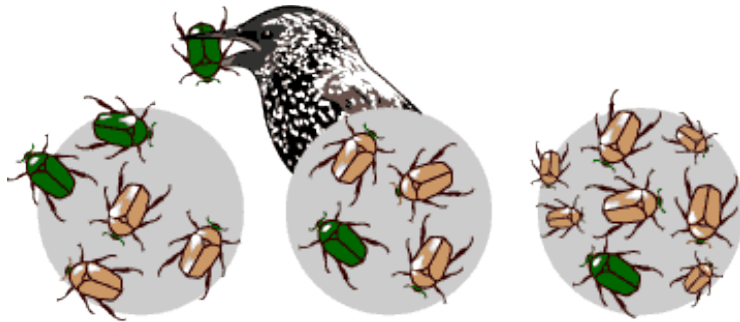
Promedio

Consecuencia: la composición de fenotipos de la población cambia de una generación a la siguiente (el promedio de la composición fenotípica en los ratones está mejor camuflada en el ambiente de arena blanca)

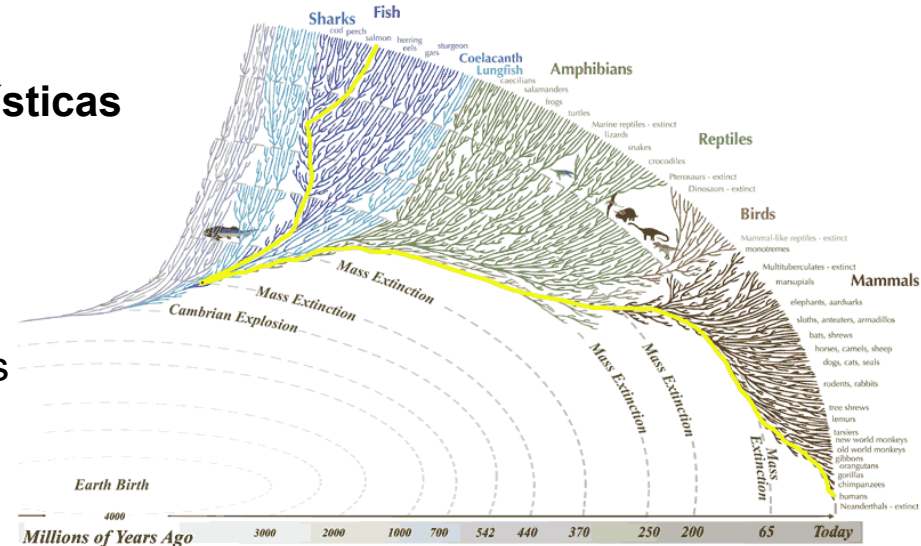
¿Qué es evolución?

Cambio, a través del tiempo, en las características heredables de una población o especie

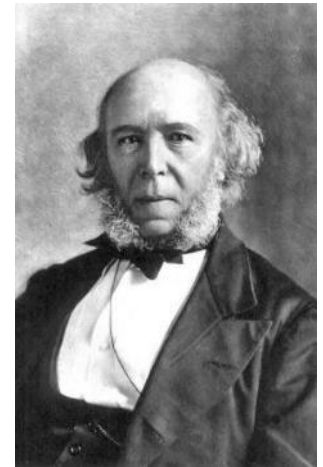
- Es inevitable
- Individuos mejores en sobrevivir a los peligros presentes en el ambiente en el cual nacieron y crecieron, fueron más exitosos en su reproducción



- **Fitness**: describe el éxito de individuos en el proceso de selección natural
 - Selección natural no es direccional (sin objetivo)



- Herbert Spencer: “**la supervivencia del más apto**” (**adaptado; fittest**) (1864; Principles of Biology)



Evolución: individuos sobreviven mejor y se reprodujeron en el pasado; **no es una selección de versiones mejoradas para el futuro**

Mutaciones generan variaciones

- Las variaciones son seleccionadas positivamente y negativamente por la naturaleza
- Criadores:** **selección de fenotipos** (variantes) que consideran “mejores” en un población (surgen espontáneamente)



Adaptación



Jean-Baptiste de Monet Lamarck* (francés):

- Organismos (formas estáticas creadas por Dios) evolucionaron desde formas simples



Lamarckismo

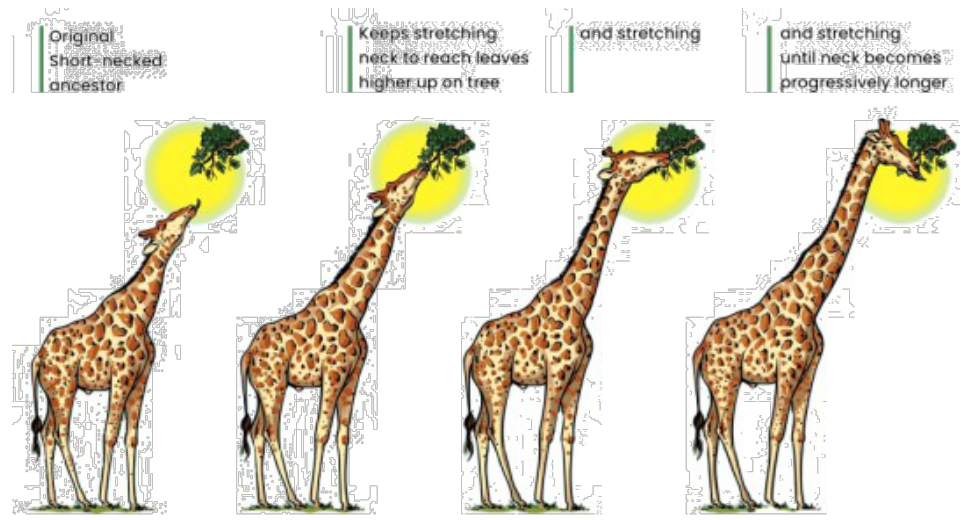
- Organismos evolucionan por **adaptación al ambiente**
 - Cambios en ese ambiente generaban nuevas necesidades en los organismos, y esas nuevas necesidades conllevarían una modificación de los mismos que sería heredable

- Órganos nuevos surgen por necesidad:** formación de nuevas partes surgen de la necesidad (o deseo) debido a un cambio en el entorno o para escapar de depredadores
- Aumento de la complejidad orgánica:** organismos se adaptan, pasando de una forma simple a una más compleja
- Herencia de cambios adquiridos:** los caracteres desarrollados por un individuo se heredan (*un hombre musculoso tendrá un hijo musculoso*)
- Uso y desuso:** órganos se fortalecen con un mayor uso y se deterioran con un uso poco frecuente.



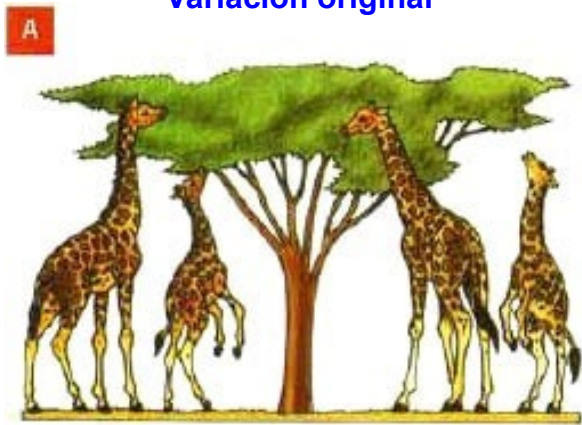
* Lamarck, J.B. 1809. *Philosophie zoologique ou exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux*. Dentu et L'Auteur. France

¡Lamarckismo!



Evolución adaptativa (Charles Darwin/Alfred Wallace)

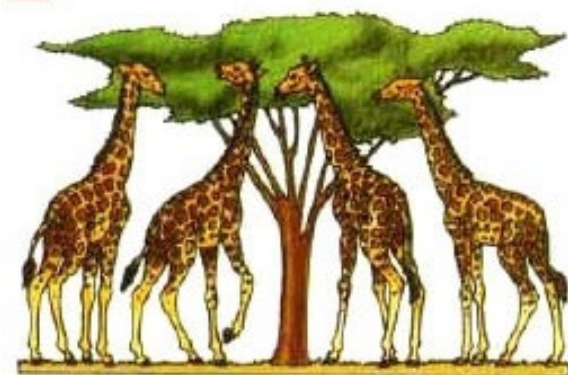
Variación original



Sobrevivencia, reproducción y descendencia de “mejores modelos”



Resultado final después de generaciones

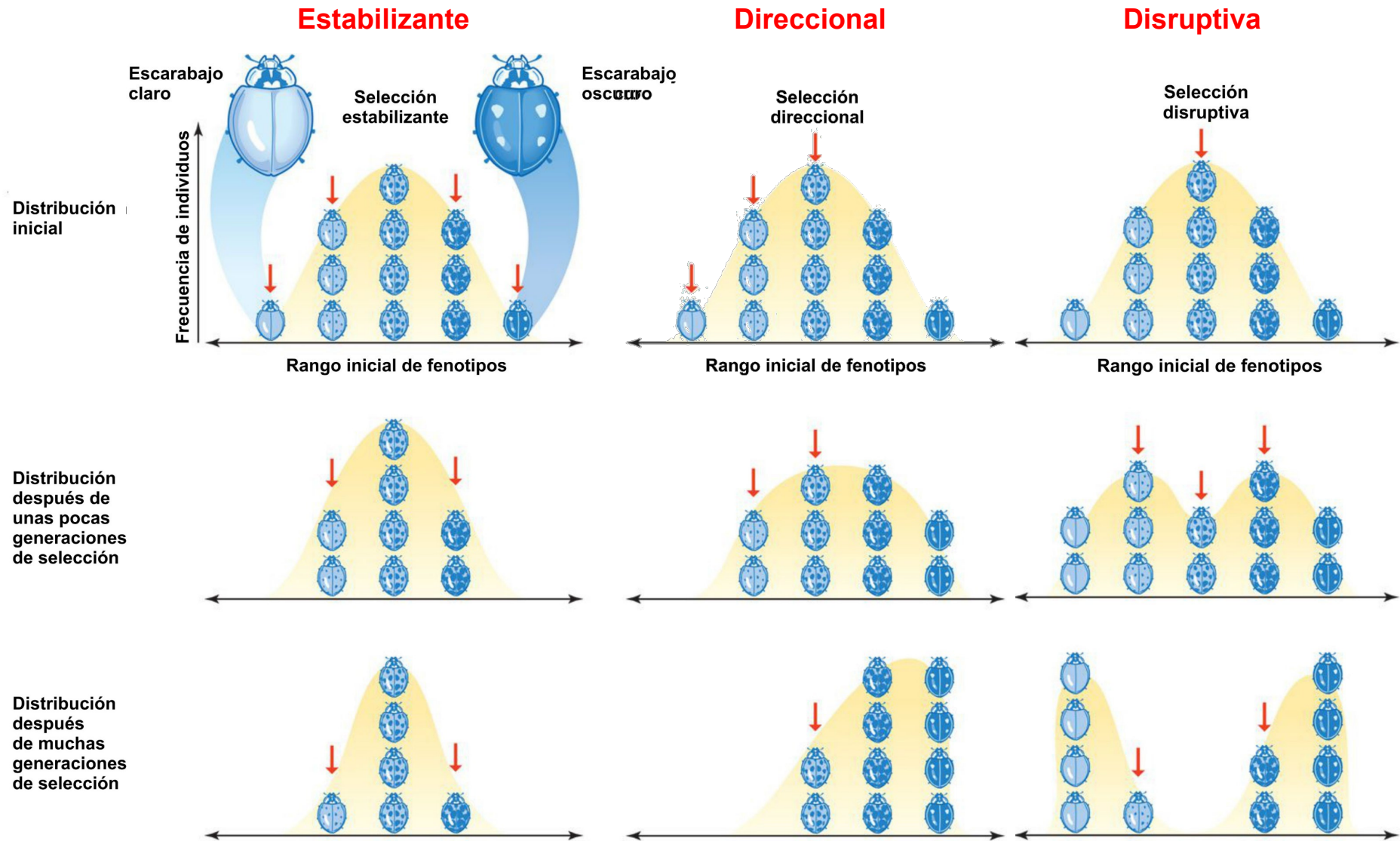


Variaciones en las poblaciones exitosas (supervivencia / reproducción): y transmitidas a la siguiente generación

Pero, ¡la evolución no busca la perfección!

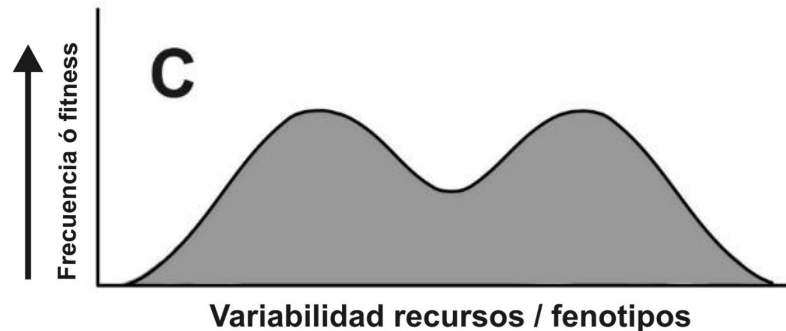
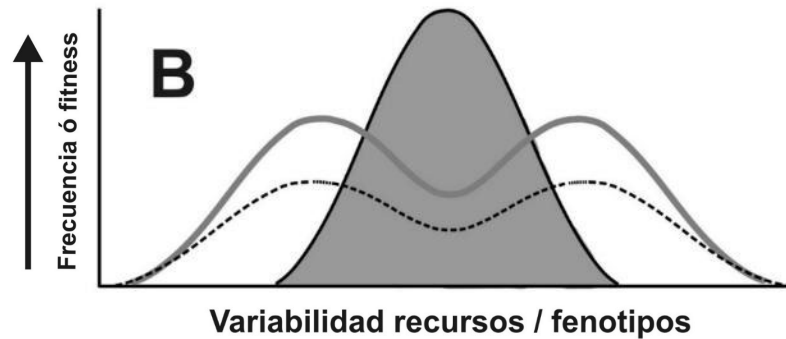
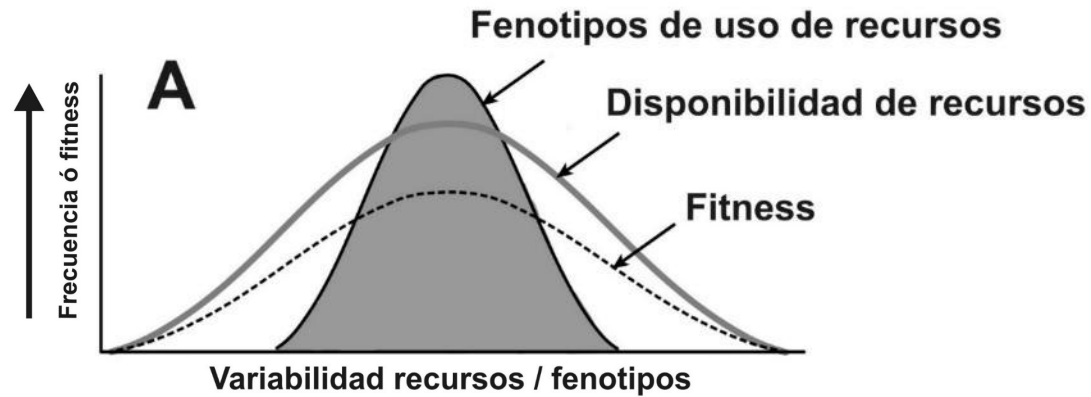


Modos de selección: diferentes efectos de la selección natural sobre la población (origen adaptaciones)



Ejemplo:

Competencia intraespecífica promueve la **selección disruptiva**: manteniendo la variación fenotípica dentro de las poblaciones



Modificada de
Martin & Pfennig (2009)
Amer. Nat. 174 (2): 268-281

Evolución biológica: ¿qué es?

Cambio heredable a través del tiempo

- **Población**: grupo de individuos de la misma especie en un sitio y en un tiempo
- **Especie**: una o más poblaciones en una gran región
 - Lo que sucede en un población, no sucede en las otras (si no hay migración)

¿Qué es una especie?

- **Darwin**: “*meras combinaciones artificiales hechas por conveniencia*”
- **Ernst Mayr & Theodosius Dobzhansky** (1937 / 1942) >> test empírico para determinar si dos poblaciones hacen parte de una misma especie o son dos especies diferentes

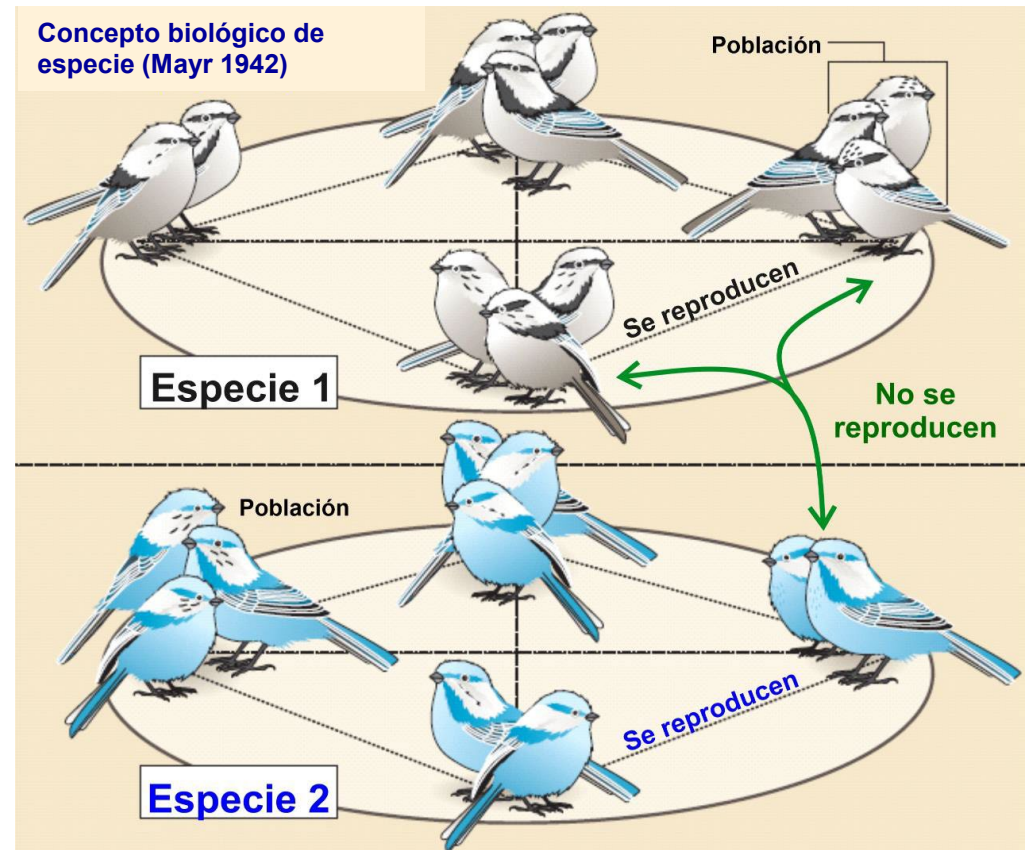
Conceptos de especie

Premisa: especies son poblaciones

- Agrupamientos naturales de individuos
- Base de la evolución / ecología
- Mecanismos de aislamiento

Varios conceptos (~ 26): dos principales*

- **Concepto biológico de especie** – CBE (Dobzhansky 1937; Mayr 1942)
- **Concepto filogenético de especie** – CFE (Wiley 1978)



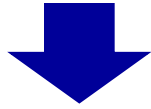
Dobzhansky, Th. 1937. Genetics and the origin of species. Columbia University Press, New York, NY

Mayr, E., 1942. Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York, NY

Wiley, E.O., 1978. The evolutionary species concept reconsidered. Syst. Biol. 27: 17-26

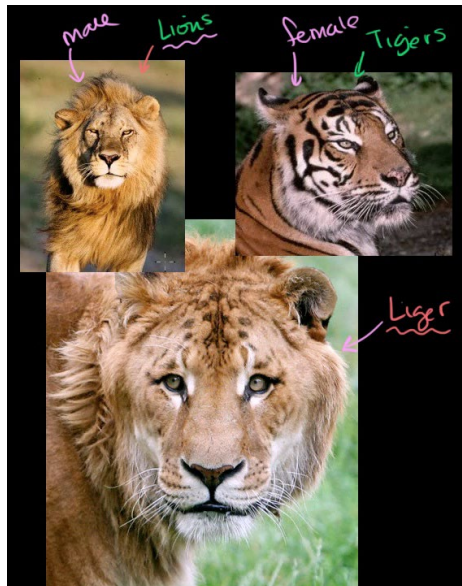
* Zimmer, C. (2008). What is a species. Sci. Amer. 298: 72-79

El concepto biológico no aplica a todas las especies



Hibridación

Ligres: *Panthera leo* (león, macho) x *Panthera tigris* (tigre de Bengala, hembra)



Mula: *Equus asinus* (burro, macho)
x *Equus caballus* (caballo, yegua)



Male donkey (*Equus asinus*)



Female horse (*Equus caballus*)

×



Mule



A. neomexicana
(hembra diploide)



A. sexlineata
(macho diploide)

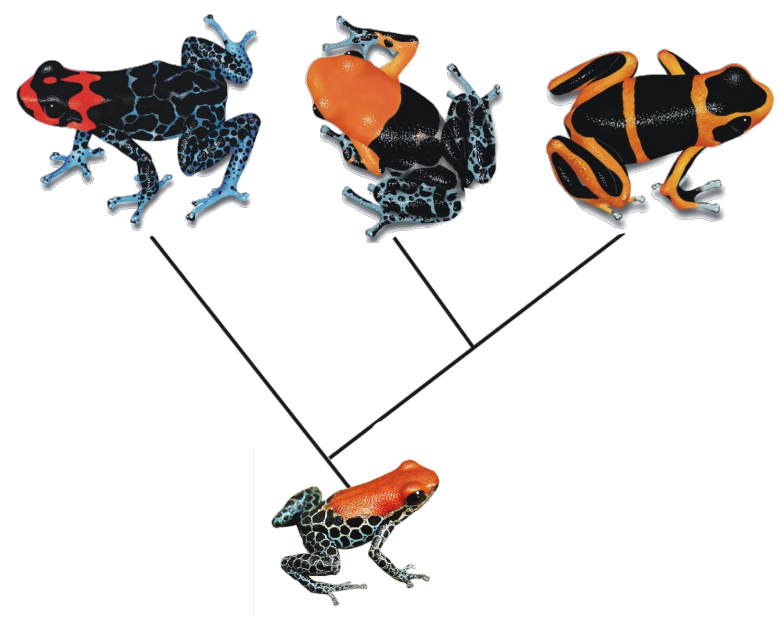
×



A. neomexicana x *A. sexlineata*
(macho híbrido triploide)

Lagartos del género
***Aspidocelis* (Sauria: Teiidae)**

Concepto filogenético de especie (Wiley 1978)

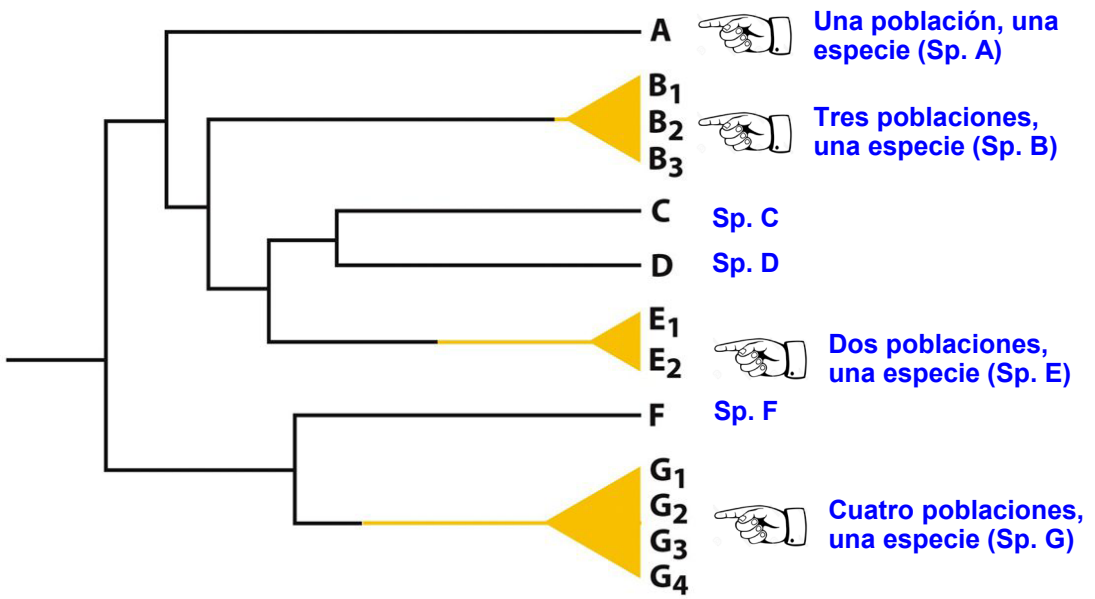


¿Cuántas especies hay?

Concepto filogenético: una especie es un organismo que comparte un ancestro común con otra especie, pero está separada de esa otra porque adquirió características nuevas y distintivas

Especies representadas en un árbol filogenético

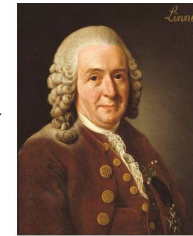
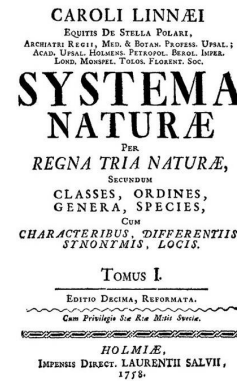
- Cada especie se ramifica a partir de su ancestro común, a medida que adquiere características que el ancestro no posee



- El mundo natural no es un continuo de tipos de organismos, cada uno superponiéndose con el siguiente

- Reconocimiento de límites entre especies

- Con el sistema (ordenado) de clasificación taxonómica (*Carollus Linnaeus* 1789-Suecia): nominación de cada uno de los tipos de organismos



Reino: Animal
Clase: Mamíferos
Orden: Primates
Género: *Homo*
Especie: *Homo sapiens*

- Reconocer atributos no modificables por el ambiente (conservativas) para clasificar organismos

- Aunque **existe variación** (parte heredable) dentro de una especie



Variación parcialmente correlacionada con variaciones ambientales (especializaciones a nivel local)



Variación coloración dorsal de adultos de *Osteocephalus buckleyi* (Anura: Hylidae)

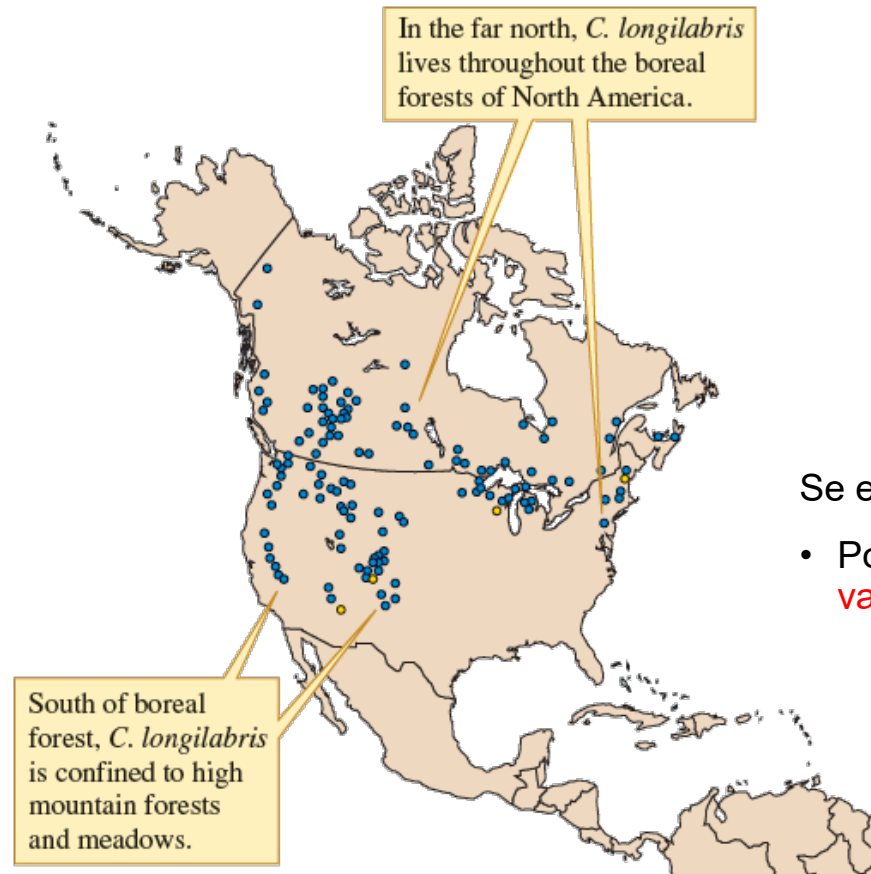
- Darwin publicó “*El origen de las especies por medio de selección natural*”
 - Aunque la evolución por selección natural no es solo la creación de nuevas especies

- Selección natural (SN) y la evolución suceden dentro de una especie
 - Se debe estudiar como la evolución sucede a nivel intraespecífico (puente para entender como se originan nuevas especies)
 - Se estudia en tiempo presente

Si los ambientes difieren parcialmente entre si a lo largo del rango de distribución de una especie...



Cicindela longilabris



Se espera que:

- Por **SN**, se hayan favorecido variantes interpoblacionales

Entonces, teóricamente...

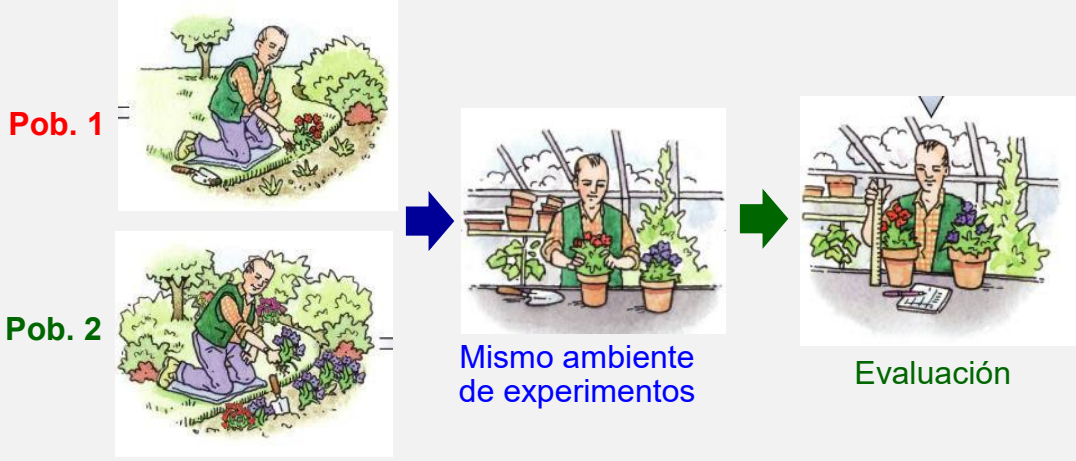
La evolución conduce a que las características poblacionales diverjan entre si:

- Solamente si existe variación hereditaria suficiente sobre la cual la SN pueda actuar
- Desde que las fuerzas selectivas que favorecen la divergencia sean suficientemente fuertes para oponerse a la mezcla e hibridación de individuos de poblaciones diferentes ~ **ADAPTACIÓN LOCAL**
- Dos poblaciones no divergirán completamente si sus miembros migran continuamente entre ellas y se mezclan los genes a través del apareamiento

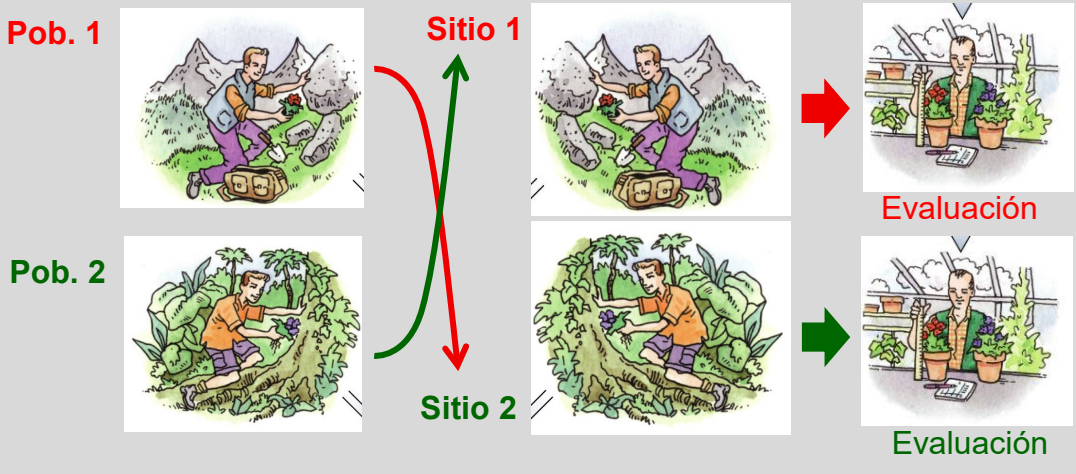
¿Cómo determinar si hay adaptación local?

Dos enfoques de investigación

1. En el mismo jardín



2. Trasplante recíproco

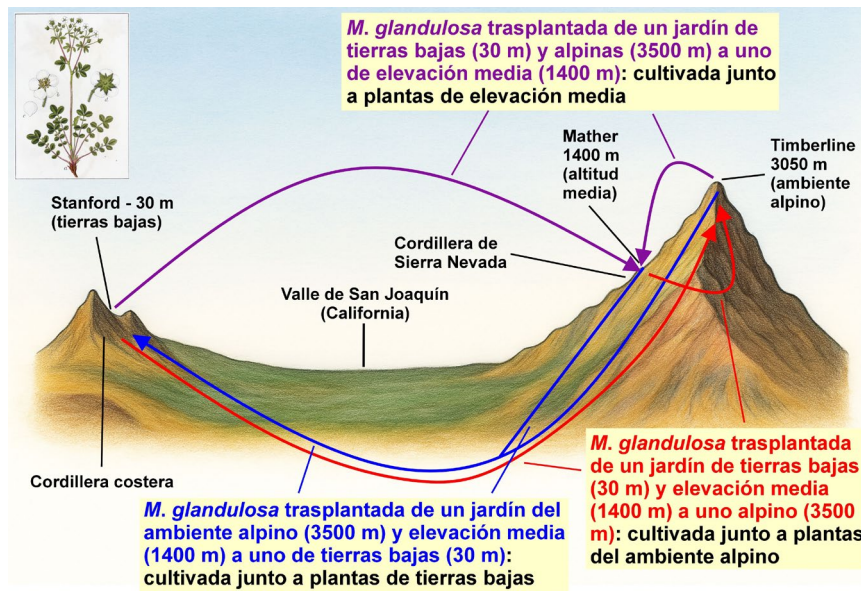


Drymocallis glandulosa
(Rosaceae; herbácea)



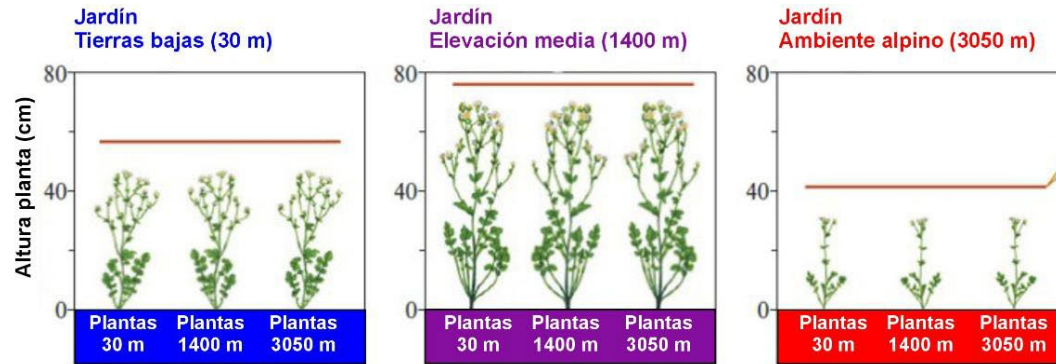
Poblaciones presentes a lo largo de un gradiente altitudinal, en el cual hay variación en diferentes variables ambientales

Clausen et al. 1940. Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants. Carnegie Inst. Wash. Pub. 520: 1-452.



Hipótesis nula

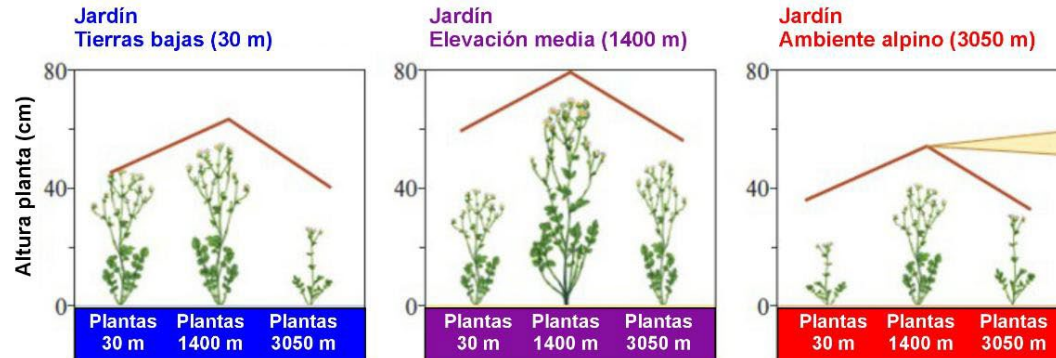
No hay diferencias genéticas (variación) entre poblaciones ~ **Todas las plantas deben crecer de igual manera en todos los jardines**



En este caso, tamaño difiere ambientes (i.e. plasticidad fenotípica), pero no hay diferencias entre clones (i.e., los clones no son genéticamente diferentes)

Resultados

Rechazo de hipótesis nula ~ **hubo diferencias en crecimiento entre clones, indicando diferencias genéticas entre poblaciones y adaptación local**



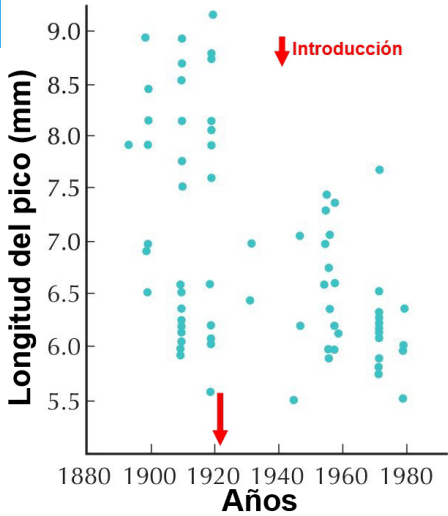
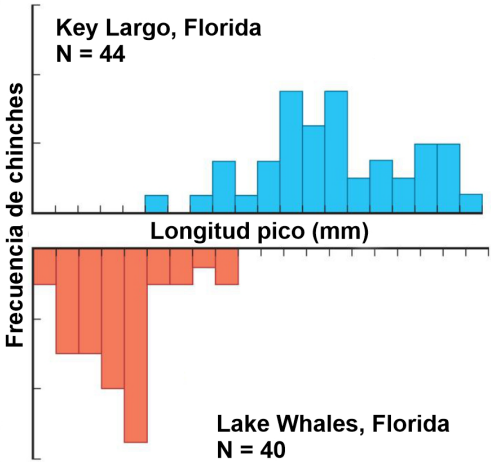
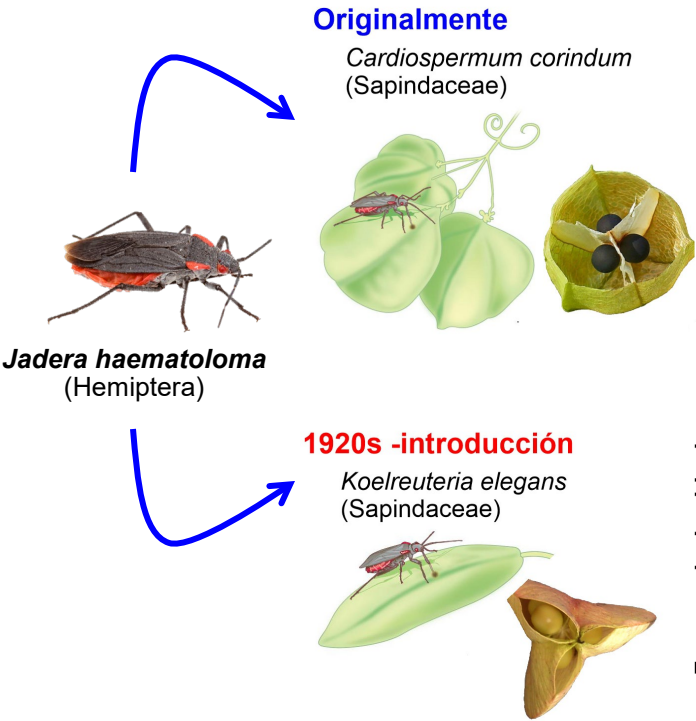
Los resultados muestran que las plantas de elevaciones media fueron más altas, independiente del tipo de ambiente de crecimiento. Por lo tanto, tamaño depende tanto del ambiente de crecimiento y de la población de origen (i.e., diferencias genéticas)

Microevolución (evolución a nivel poblacional dentro de una especie)

Evolución trabaja en las poblaciones

- Cambio en la frecuencia de genes dentro de la población
- Escala de tiempo corta (en unas pocas generaciones)
- Los cambios si ocurren en los individuos y se reflejan en la población

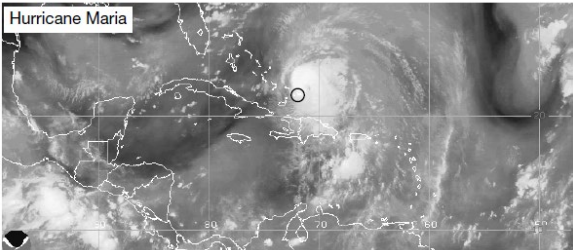
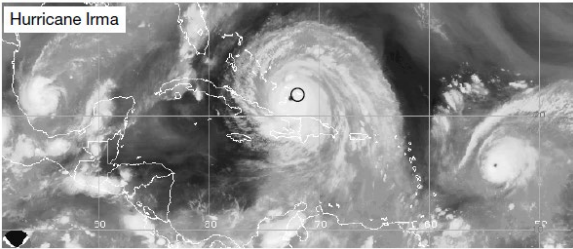
Cambios en la morfología **después** de eventos naturales



Microevolución

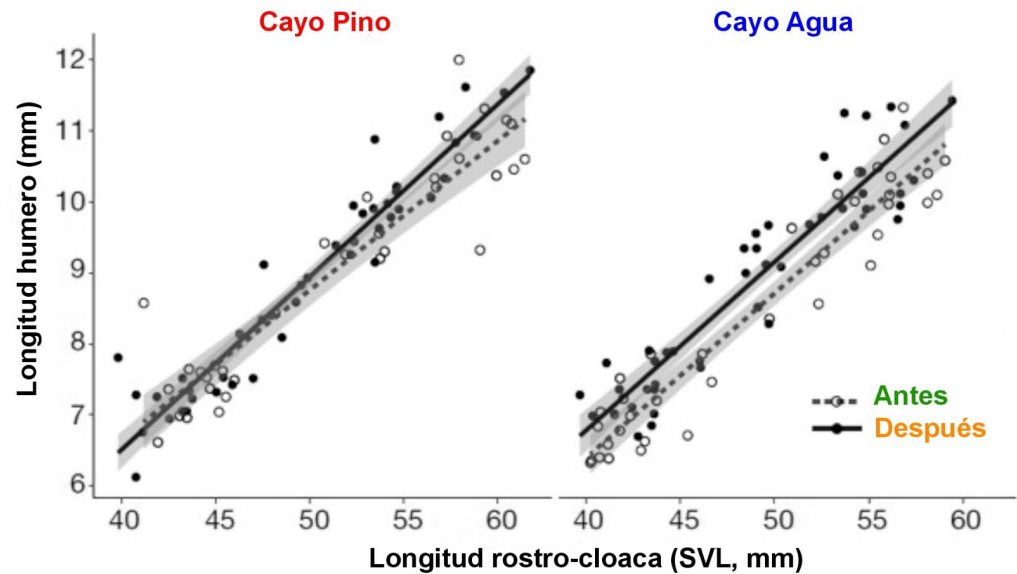


Cambios en la morfología **después**
de eventos naturales



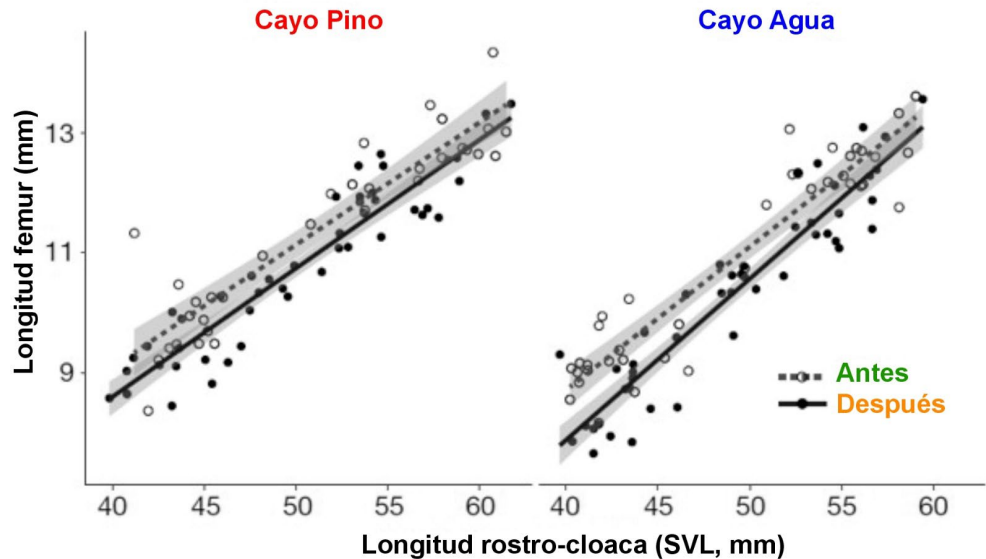
Donihue et al. 2018. Hurricane-induced selection on the morphology of an island lizard. Nature 560: 88-91

Donihue et al. 2020. Hurricane effects on Neotropical lizards span geographic and phylogenetic scales. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 117: 10429-10434



Húmero más largo después del huracán (1.8% más largo)

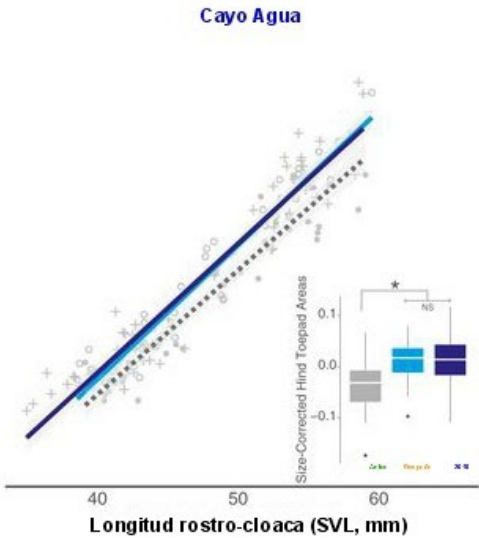
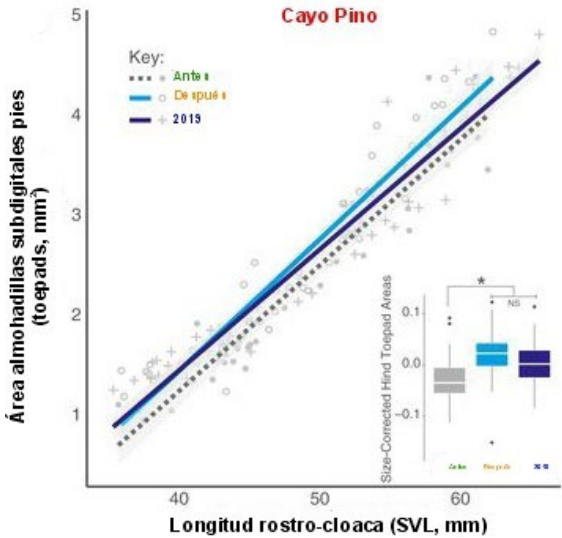
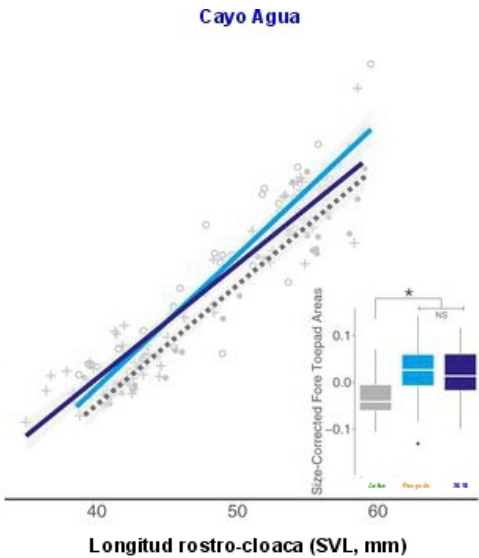
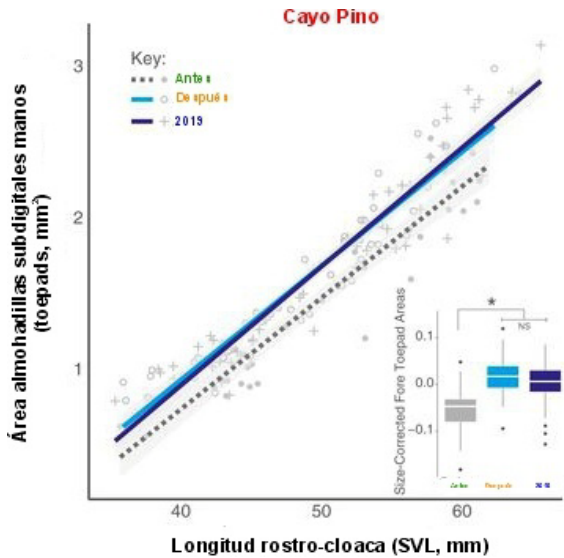
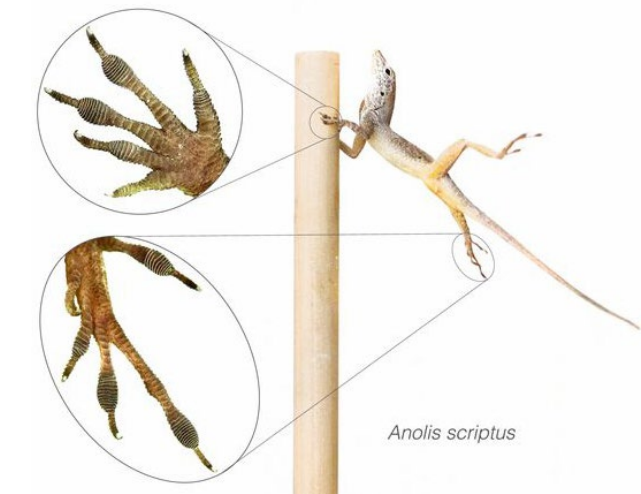
Fémur más corto después del huracán (6% más corto)



Cambios en la morfología (área de almohadillas subdigitales)

Donihue et al. 2018. Hurricane-induced selection on the morphology of an island lizard. Nature 560: 88-91

Donihue et al. 2020. Hurricane effects on Neotropical lizards span geographic and phylogenetic scales. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 117: 10429-10434



Almohadillas manos más amplias después del huracán (9.2% más amplias)

Almohadillas pies más amplias después del huracán (6.1% más amplias)

Evolución y coevolución

Organismos expuestos a múltiples **presiones selectivas**: producto de la interacción con su **ambiente biótico/abiótico**

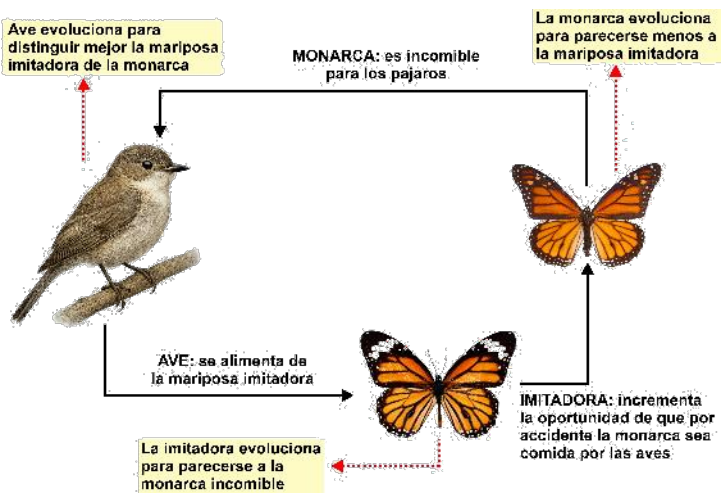
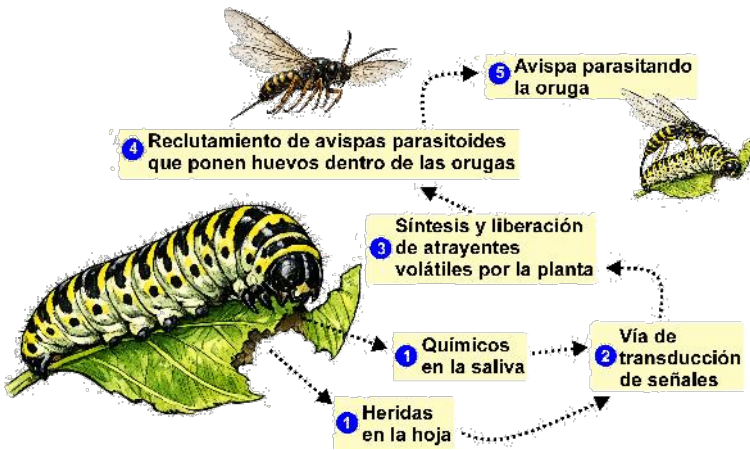
↪ Cambios (evolución) por **respuestas a las interacciones**

↘ Responsable de la evolución de la diversidad fenotípica

Interacciones reciprocas

↘ **Coevolución (Ehrlich & Raven 1964)**: cambio evolutivo recíproco entre especies interactuantes dirigido por **Selección Natural**

Cada **actor** en una relación coevolutiva evoluciona **en el tiempo** adaptaciones en respuesta a su interacción con la **contraparte**



Ehrlich & Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18: 586-608

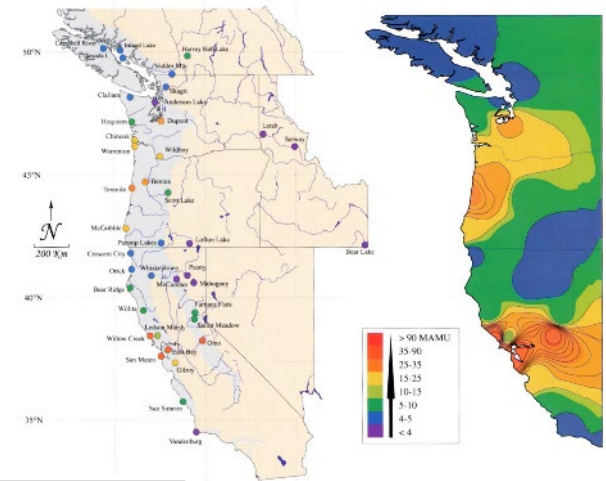
COEVOLUCIÓN: en relaciones **antagonistas** (e.g. competencia; depredación, herbivoría, parasitismo) o **mutualistas**

En antagonistas: “**carrera armamentista evolutiva**”

Coevolution of venom function and venom resistance in a rattlesnake predator and its squirrel prey

Proc. R. Soc. B
283: 20152841

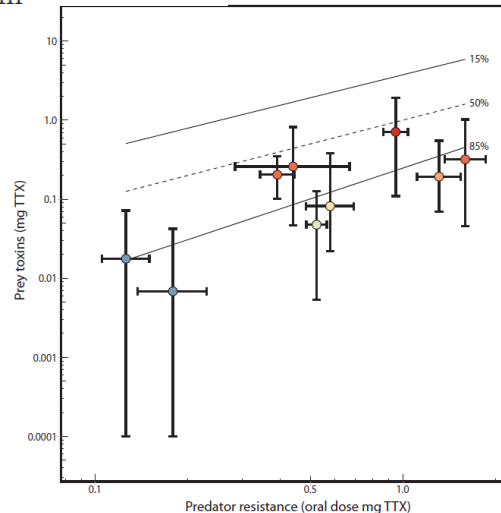
Matthew L. Holding¹, James E. Biardi³ and H. Lisle Gibbs^{1,2}



THE EVOLUTIONARY RESPONSE OF PREDATORS TO DANGEROUS PREY: HOTSPOTS AND COLDSPOTS IN THE GEOGRAPHIC MOSAIC OF COEVOLUTION BETWEEN GARTER SNAKES AND NEWTS

EDMUND D. BRODIE, JR.,¹ B. J. RIDENHOUR,² AND E. D. BRODIE III²

Evolution, 56(10), 2002, pp. 2067–2082



Fuerte correlación positiva entre niveles de TTX (salamandra) y nivel de resistencia al tóxico (serpiente)

- **Fuerte coincidencia de fenotipos: toxicidad y resistencia evolucionan juntos**

Hague et al. 2020.
Evol. Lett. 4: 317-332

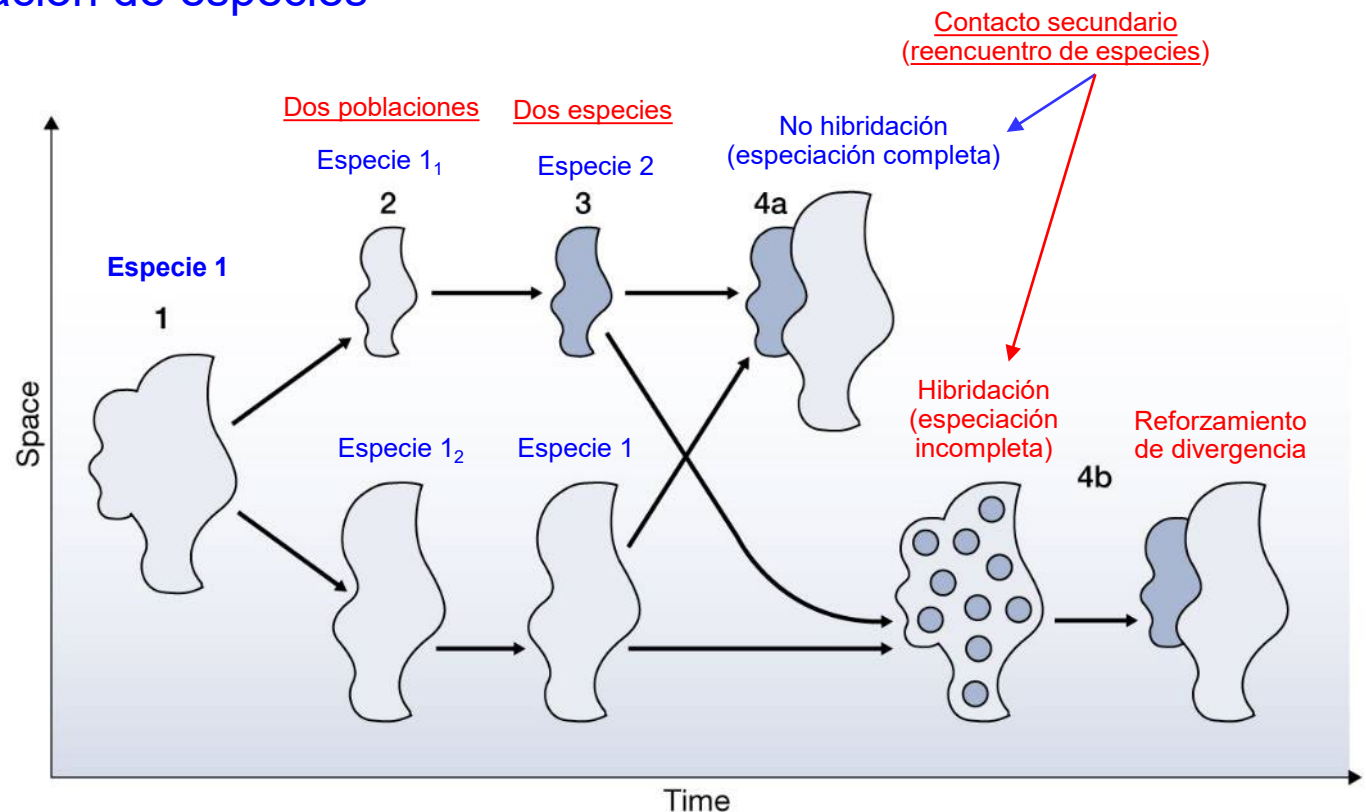
Macroevolución (especiación)

Entonces, **SN** puede llevar a que las poblaciones evolucionen a través de **modificaciones en sus características**

Pero también la **SN** puede llevar a que una población cambie lo suficiente en sus atributos como para ser considerada otra especie, una **especie nueva**

Especiación: formación de especies

Escenario ortodoxo



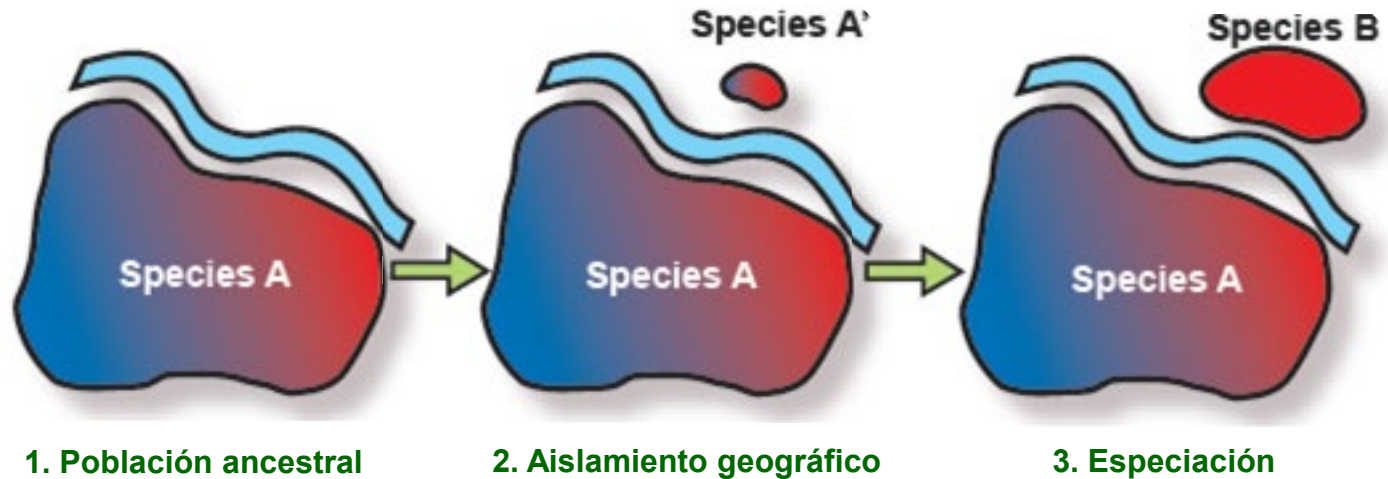
Dos modos de especiación: (1) alopátrica y (2) simpátrica

(1) **Alopátrica**: dos mecanismos: (a) **vicarianza** y (b) **dispersión**

(a) **Vicarianza**

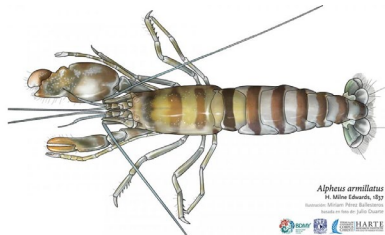
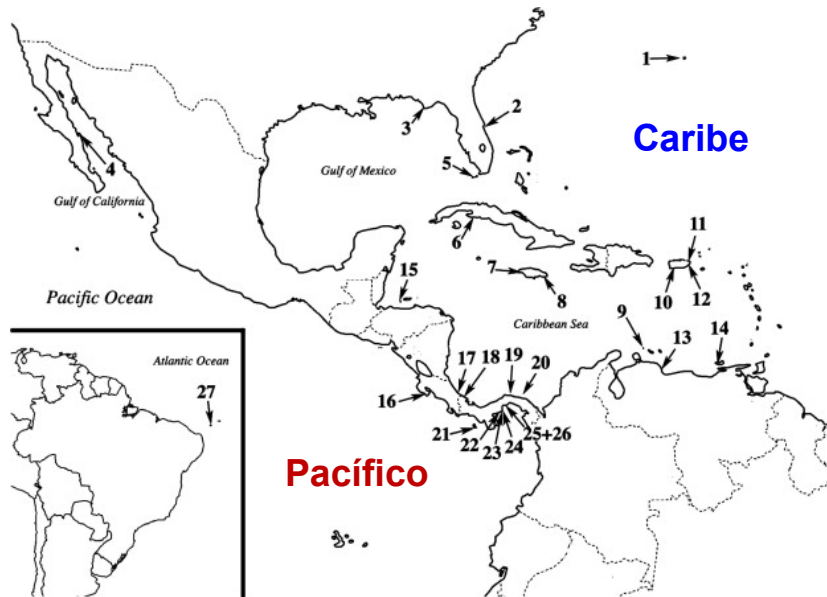


(b) **Dispersión**



Evidencia alopatría por vicarianza

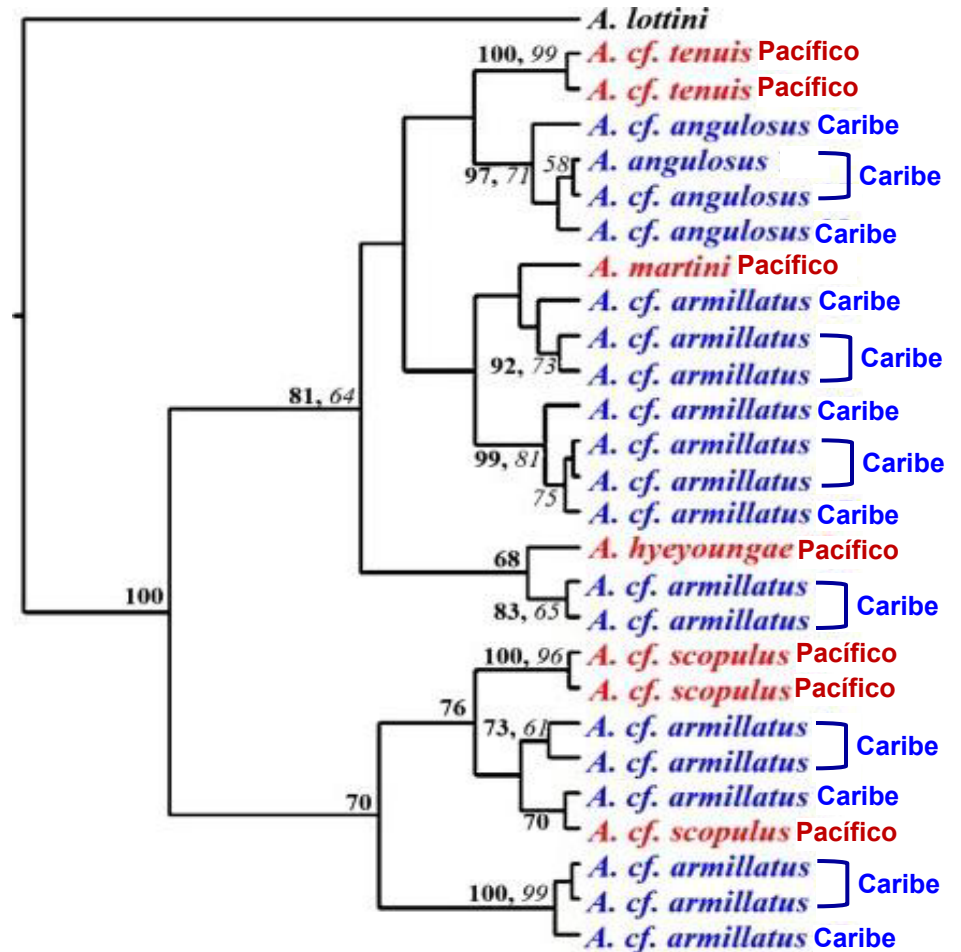
Camarones del género *Alpheus* al **lado Pacífico** y al **lado Caribe** del Istmo de Panamá



Alpheus armillatus



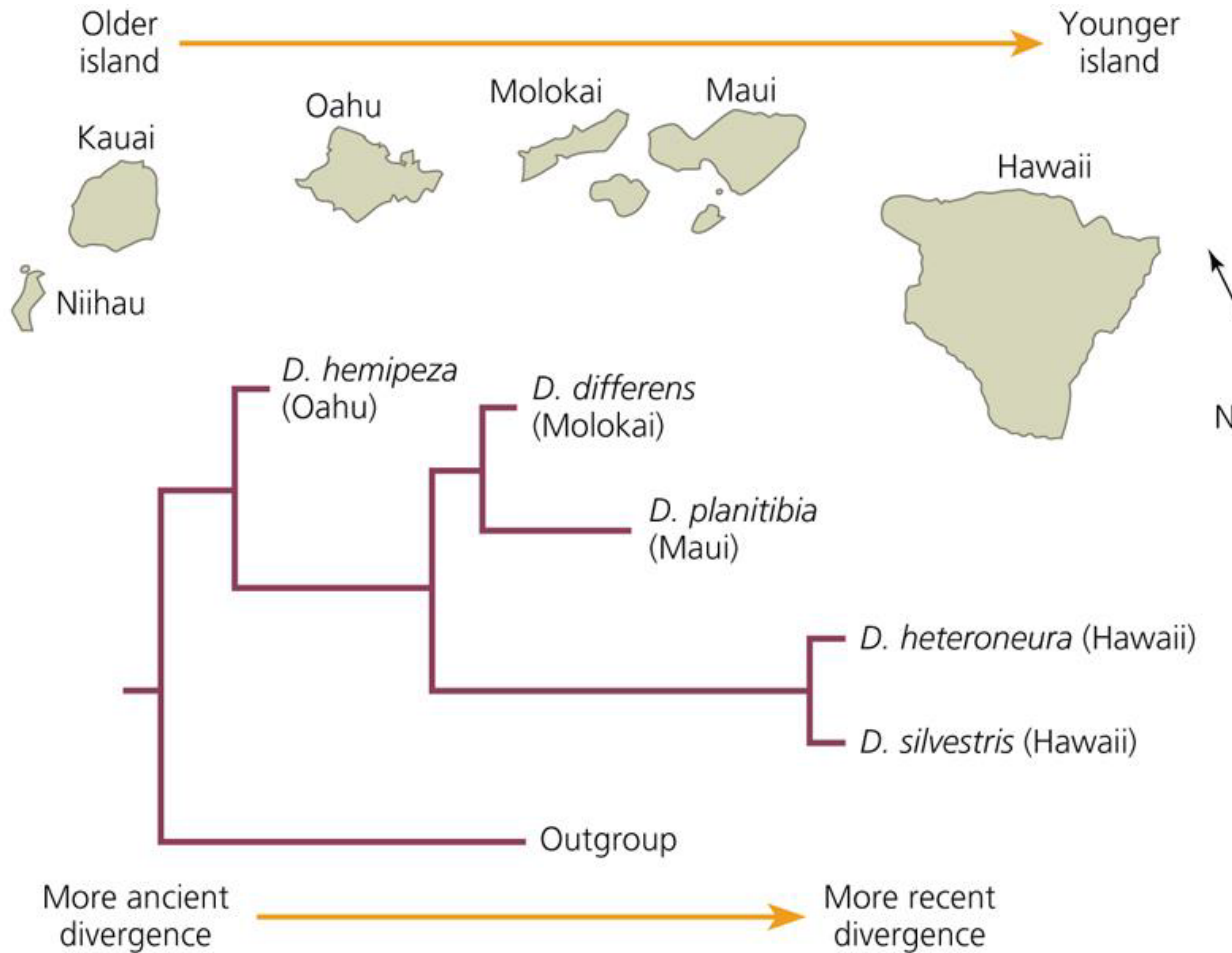
Alpheus martini



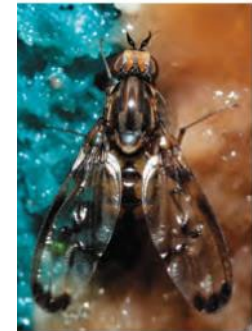
Mathews, L.M. & Anker, A. 2009. Molecular phylogeny reveals extensive ancient and ongoing radiations in a snapping shrimp species complex (Crustacea, Alpheidae, *Alpheus armillatus*). Mol. Phylog. Evol. 50: 268-281

Evidencia alopatria por dispersión

Moscas de la fruta *Drosophila* en las Islas Hawái



Drosophila hemipeza



Drosophila planitibia



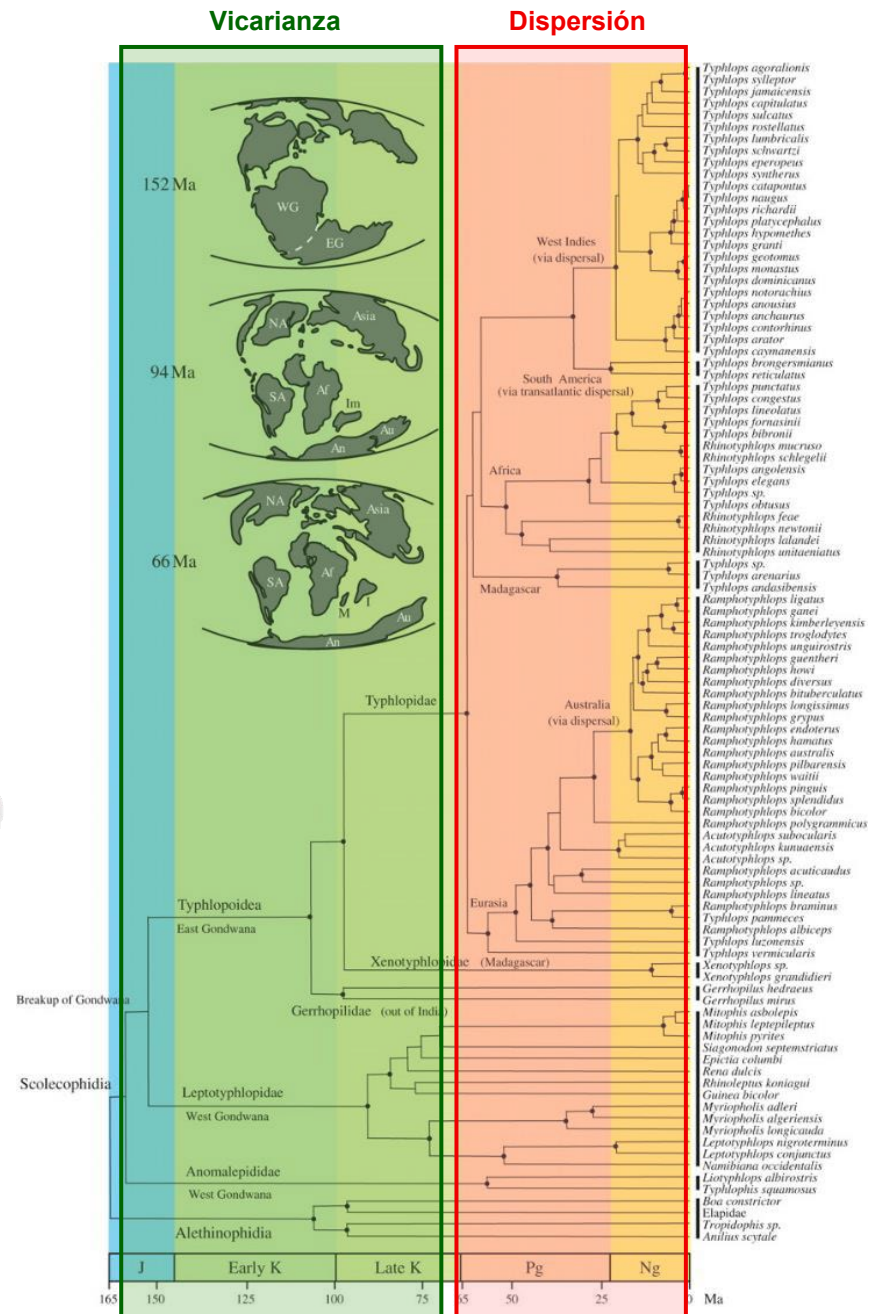
Drosophila heteroneura

Evidencia alopatría por vicarianza (inicialmente) y dispersión (secundariamente)

Serpientes ciegas (Scolecophidia; basales en la filogenia de las serpientes modernas)

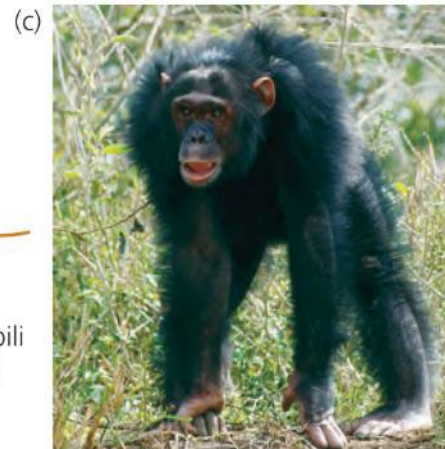
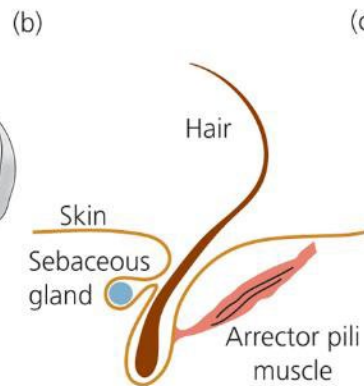
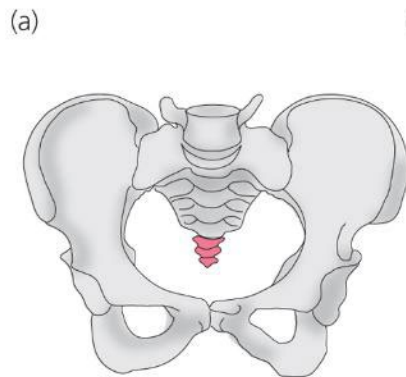


Vidal et al. (2010) Blindsnake evolutionary tree reveals long history on Gondwana. Biol. Lett. 6: 558-561



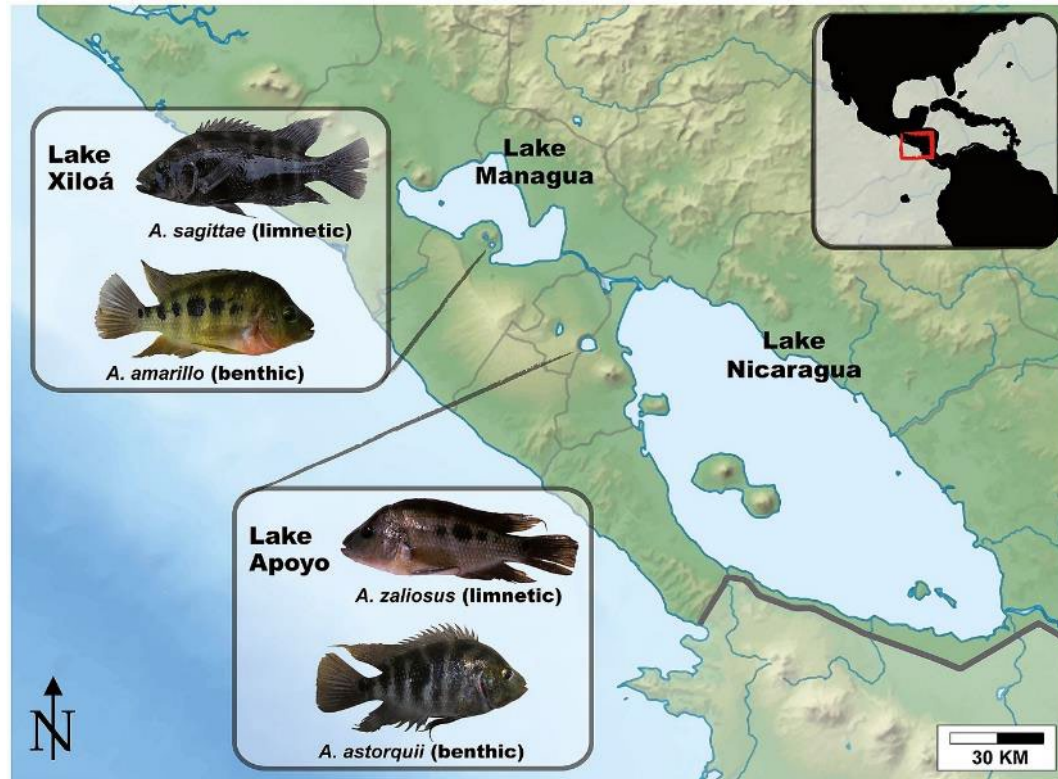
Evolución trabaja produciendo nuevas especies (macroevolución): escalas de tiempo grandes

Evidencia en vestigios



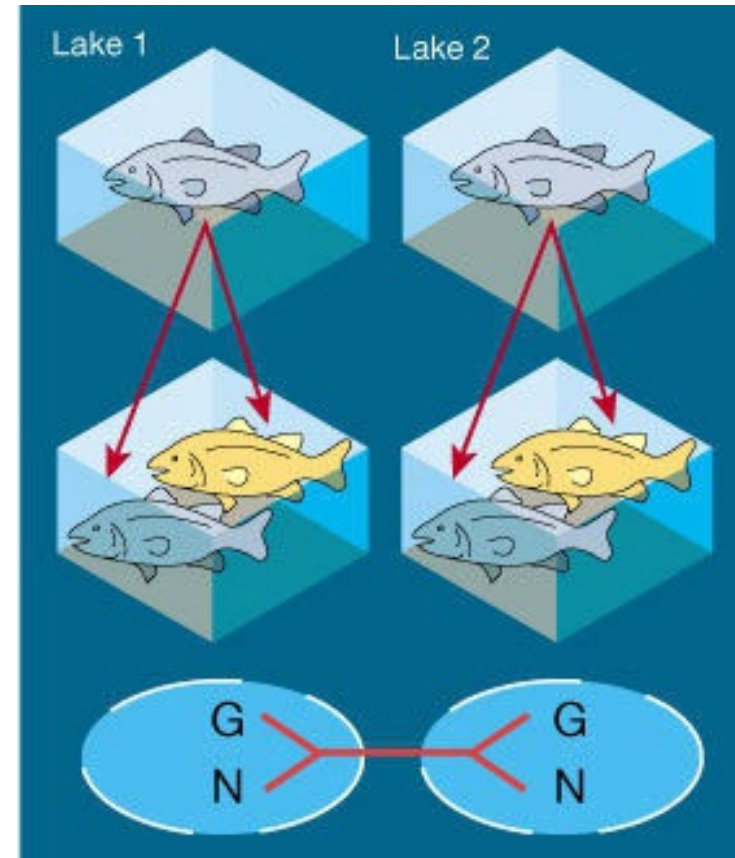
Especiación simpátrica (especiación ecológica)

Peces ciclidos (Cichlidae) en lagos de Nicaragua



Kusche et al. (2015). Sympatric ecological divergence associated with a color polymorphism. BMC Biol. 13: 82

Evolución independiente de morfologías diferentes: dos poblaciones (especies) divergen a partir de una especie ancestral en la misma región geográfica (**no se requiere aislamiento geográfico**)

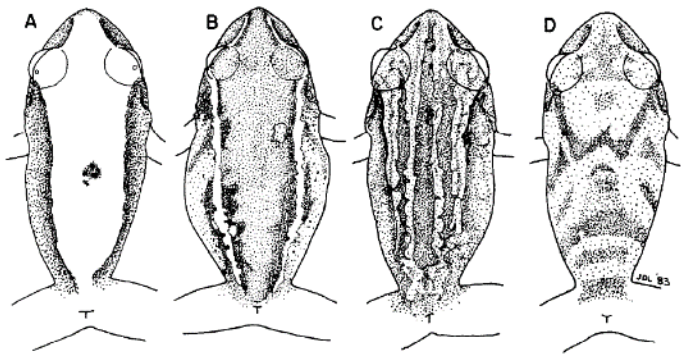


Kirkpatrick, M. 2000. Fish found in flagrante delicto. Nature 408: 298-299

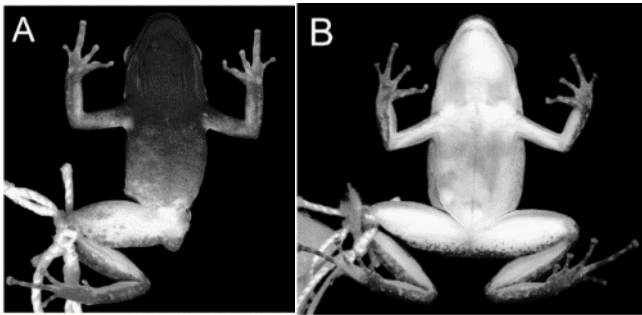
¿Cuál es la variación existente y cómo se mide?

- Fenotípica

- Morfológica



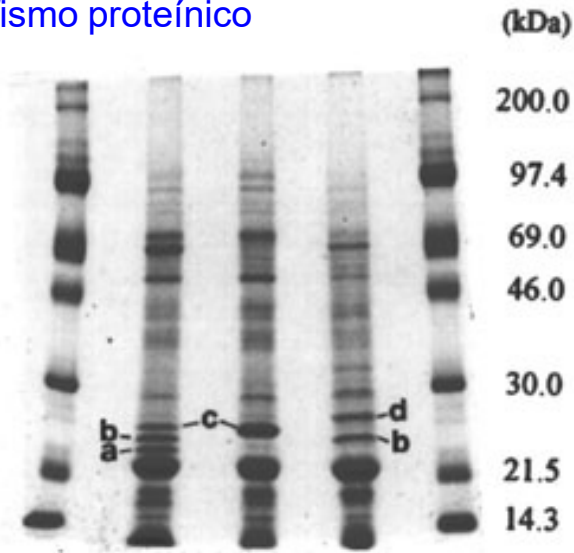
- Dimorfismo sexual



- Dimorfismo etéreo



- Polimorfismo proteínico

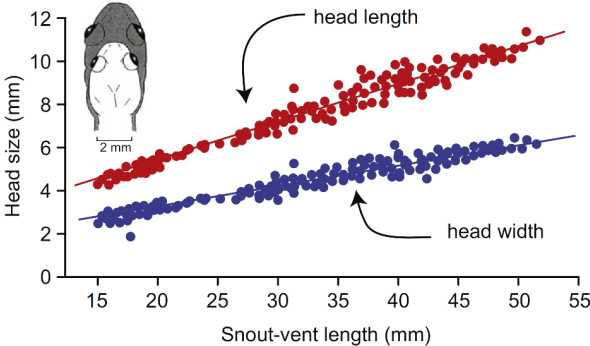
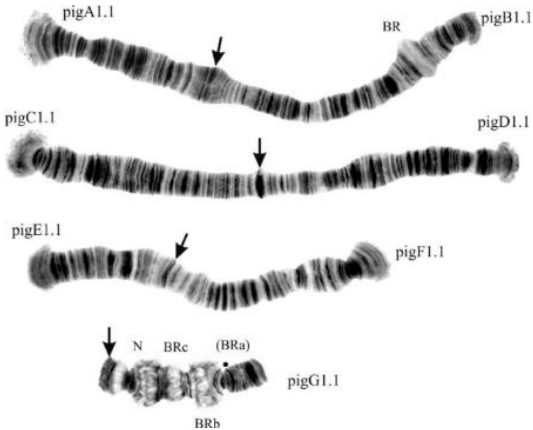


Genética

- Cromosómica

- Alélica

- Molecular



Variación geográfica



Yang et al. 2019. Imprinting sets the stage for speciation. Nature 574: 99-102.



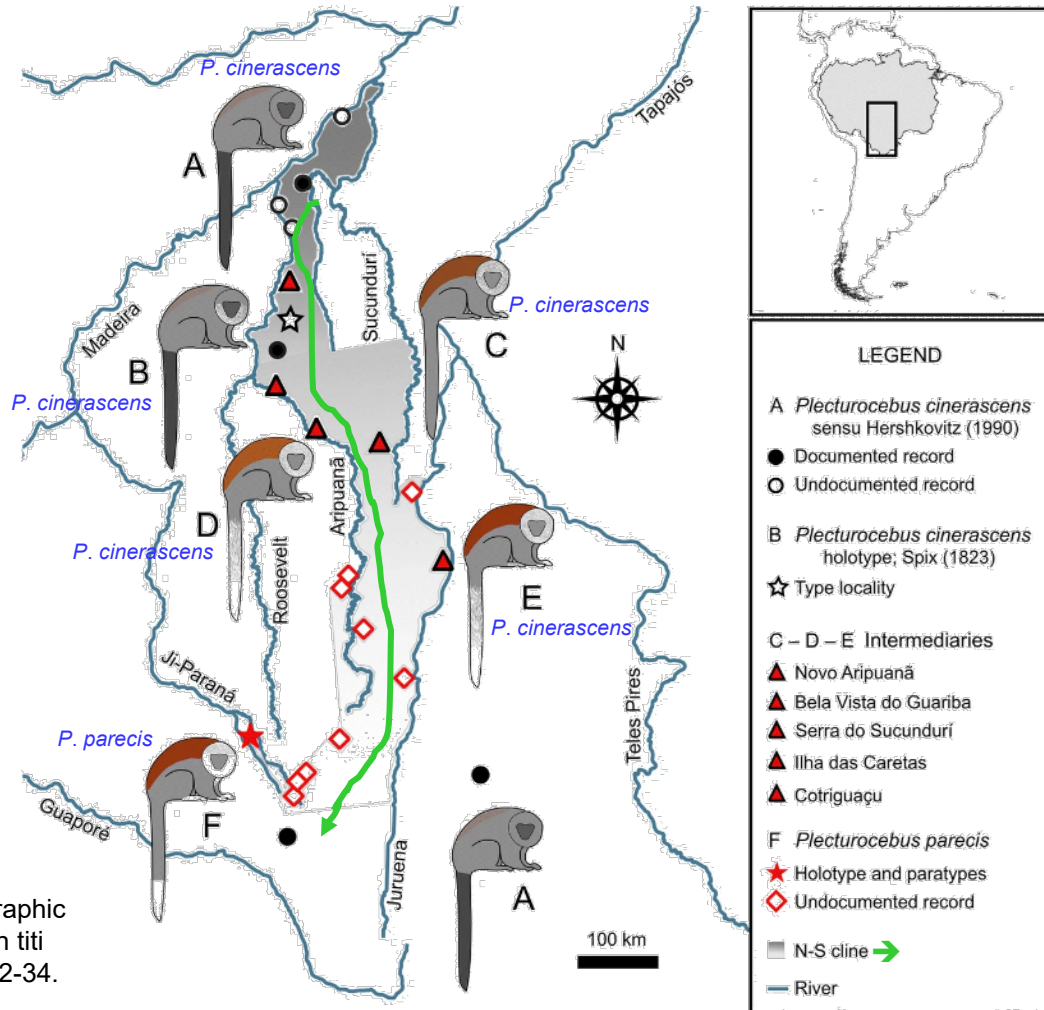
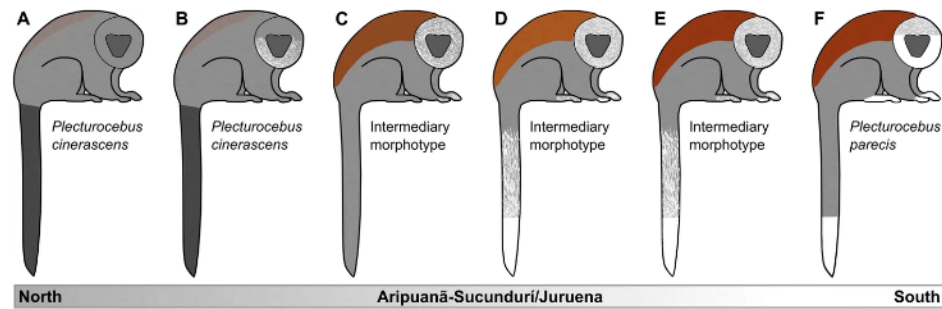
Summers et al. 2003. Variation in spectral reflectance among populations of *Dendrobates pumilio*, the strawberry poison frog, in the Bocas del Toro Archipelago, Panama. J. Biogeogr. 30: 35-53

Variación clinal:

variaciones fenotípicas graduales
interpoblacionales latitudinales o
altitudinales

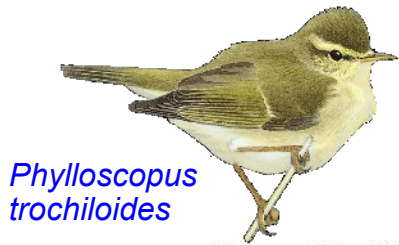
Variación clinal norte-sur de *Plecturocebus cinerascens*

Variación clinal norte-sur a través del interfluvio
Aripuanã-Sucundurí/Juruena (→) desde un
morfortipo completamente grisáceo asociado con
P. cinerascens, a través de morfotipos
intermedios con pelos cada vez más
blanquecinos en la barba, manos, pies y cola,
hasta el morfortipo más blanquecino descrito
como *P. parecis*

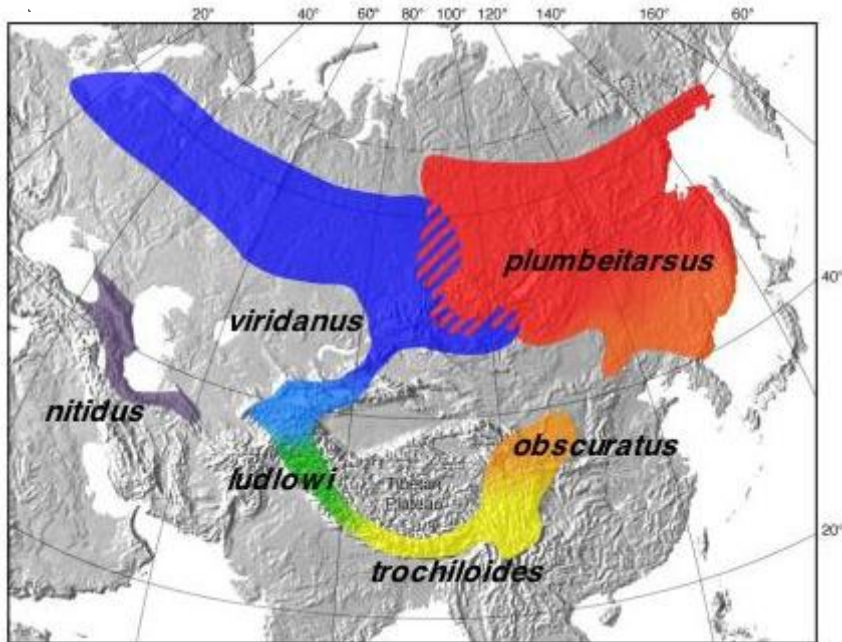


Byrne et al. 2024. Uncertainty regarding species delimitation, geographic distribution, and the evolutionary history of south-central Amazonian titi monkey species (*Plecturocebus*, Pitheciidae). Int. J. Primatol. 45: 12-34.

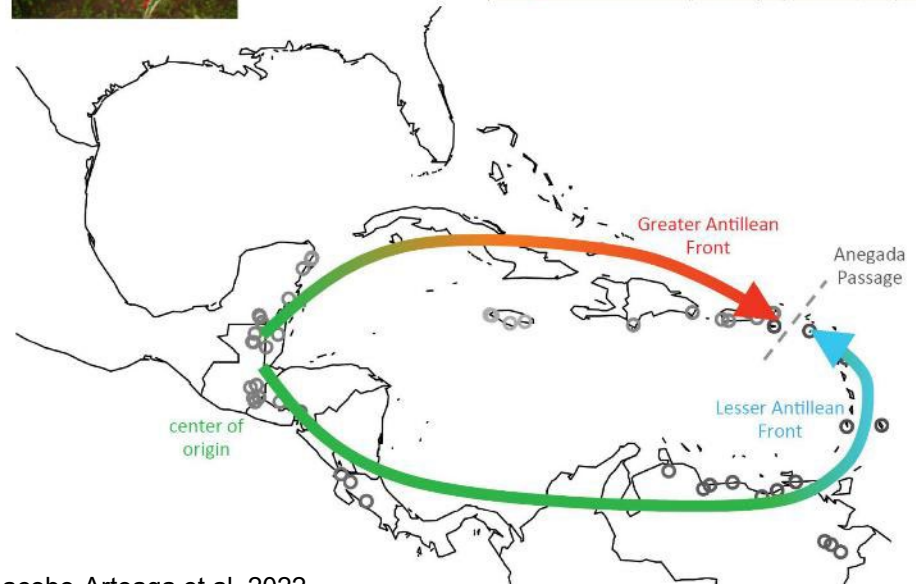
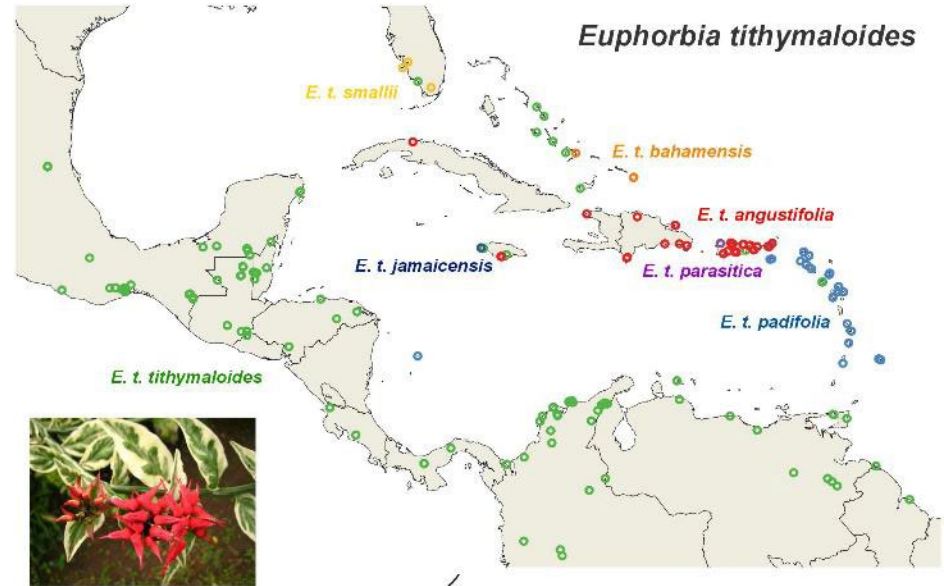
Especies circulares: disposición circular de poblaciones con un límite caracterizado por el aislamiento reproductivo, pero la intergradación entre poblaciones en otros lugares



Phylloscopus trochiloides



Variaciones dadas por anagénesis



Jacobo-Arteaga et al. 2022.
Plant Ecol. Evol. 155: 315-331

Explicación evolutiva

