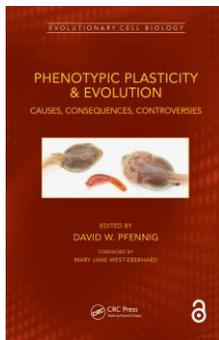
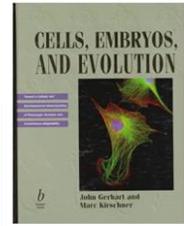
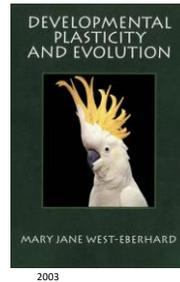


# Plasticidad del desarrollo y evolución

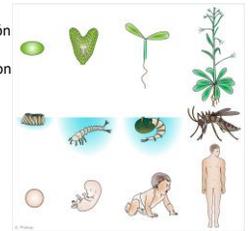
1. Ejemplos
2. Una crítica a la "síntesis moderna"
3. Mecanismos
4. Plasticidad y especiación



2021

**Desarrollo:** todo el cambio fenotípico durante la vida un individuo o de una unidad de organización superior. Todo el cambio ontogenético en todos los elementos de la estructura de un individuo con excepción del genoma (morfología, fisiología, comportamental).

**Plasticidad:** la habilidad de un organismo de reaccionar a un estímulo o cambio interno o externo con un cambio en forma, estado, movimiento o tasa de actividad. Cambios reversibles e irreversibles, adaptativos o no, activos o pasivos, continuos o discontinuos.



Mimulus douglasii  
dimerfusca foliar



Mimulus hybridus  
pelotas  
dimerfusca foliar

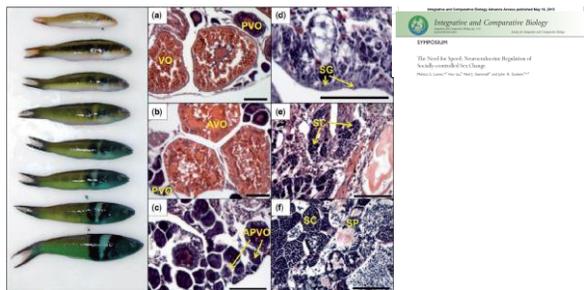


Fig. 1 Morphological and gonadal sex change in the bluehead wrasse. Left: morphological changes from female (top) to TP male (bottom) - Right: six gonadal sex-change stages from ovary to functional testis.

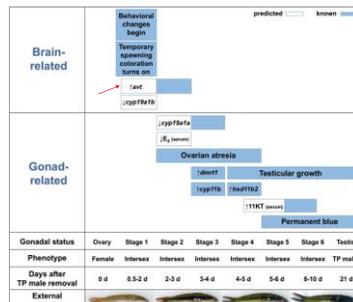
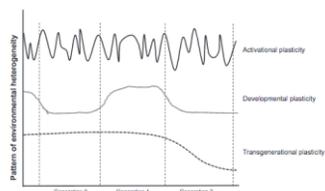


Fig. 2 Timeline of physiological and behavioral changes during female-to-TP male sex change in the bluehead wrasse (*Thalassoma bifasciatum*). Shown are the earliest appearances of selected known (solid bars) and predicted (open bars) changes during sex change. Behavioral changes, consisting of aggression and sexual behavior toward conspecifics during the spawning period, are observed as early as minutes to hours after removal of TP males.

Plasticidad adaptativa  
Fenotipos condicionales

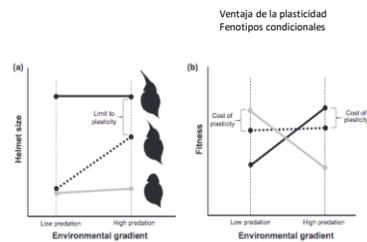
Una ventaja adaptativa cuando el ambiente (físico, biológico, social, etc.) fluctúa, a veces en forma impredecible, en corto plazo, inclusive durante el tiempo de vida de un individuo.



Con predadores

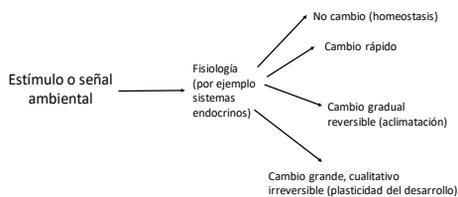


Sin predadores



Ventaja de la plasticidad  
Fenotipos condicionales

Fenotipo



Señales ambientales → mecanismos de detección → mecanismos de cambio

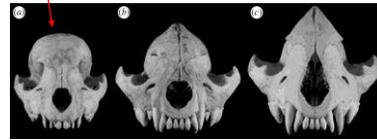
Adaptabilidad fisiológica-anatómica a corto plazo. Cambios rápidos, muchas veces reversibles. Homeostasis.



- Otros ejemplos de plasticidad del desarrollo:
- fenotipos graduales o discontinuos
  - cambios irreversibles
  - ejemplo de fenocopias
  - cambios correlacionados

efecto de dieta en el desarrollo óseo

Se asemeja al cráneo de hienas adultas en cautividad



Cambio durante el desarrollo dependiente de dieta en el cráneo de las hienas a) 7, b) 14 e c) 22 meses de edad.

tomado de West-Eberhard 2003

Castas de insectos sociales

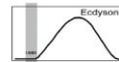


Reina y obreras en abejas melíferas (izquierda) y de abejas sin aguijón (derecha)

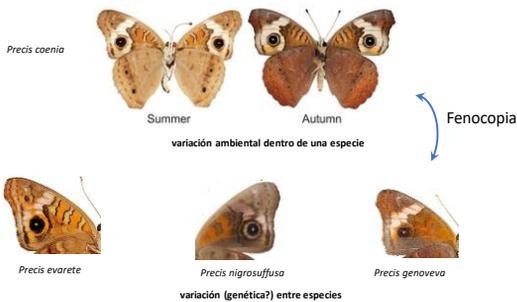
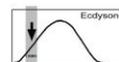
Polifenismo en *Precis coenia*

= mutantes naturales  
= outra sp (*P. geneveva*)

(a) Short days, Cool temperatures

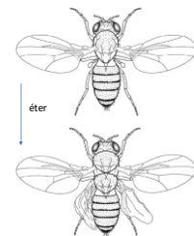


(b) Long days, Warm temperatures



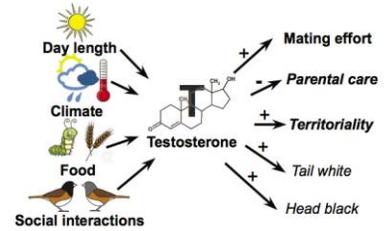
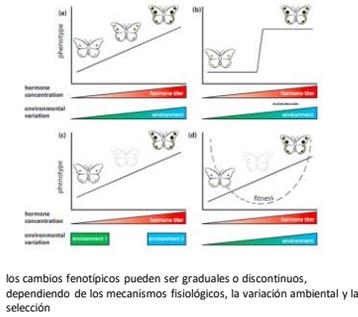
Fenocopias (fenotipos ambientalmente inducidos que se asemejan a al efecto de mutaciones genéticas)

Mutación bithorax



Aparición de un segundo par de alas en *Drosophila* por mutación y efecto del éter

Physiological Mechanisms and the Evolution of Plasticity  
 Coyne C, Jordan-Rang and Eli J. Rapkin  
 Nature Reviews



Efectos pleiotrópicos de hormonas sensibles al ambiente

Horowitz, Behavioral, and Life-History Traits Exhibit Correlated Shifts in Relation to Population Establishment in a Novel Environment  
 Journal of Animal Ecology

Plasticidad del desarrollo es un elemento universal y fundamental de los seres vivos.  
 Es una estrategia adaptativa.  
 El fenotipo es producto tanto de efectos genéticos como ambientales.

Pero....

Tenemos una teoría evolutiva (la síntesis moderna) que supone:

- La evolución de novedades como una acumulación de alelos modificadores producidos por mutaciones genéticas sucesivas, cada una con efecto pequeño, seleccionados gradualmente e independientemente.
- La variación producida por el ambiente es un "ruido", poco importante porque no es "heredable".
- Una teoría evolutiva centrada en los genes, no en el fenotipo, siempre plástico y dependiente tanto de efectos genéticos como ambientales.

La evolución adaptativa  
 (como se enseña en forma tradicional)

Mutación + selección → evolución  
 (cambio de frecuencias génicas)

- aleatoria
- fuente de toda la variación evolutiva
- cambios fenotípicos depende de la aparición de nuevos genes (alelos)

PROBLEMA!

Recordar la definición de selección

"Diferencias en el éxito reproductivo debido a diferencias **fenotípicas**"

La variación **fenotípica**

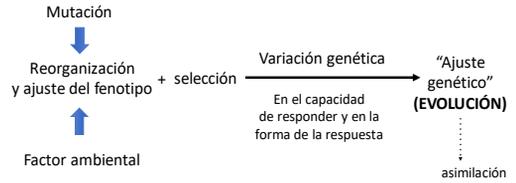
Cosas malas... o poco importantes

Efectos ambientales  
(no son heredables)

Macromutaciones  
(la evolución es gradual)

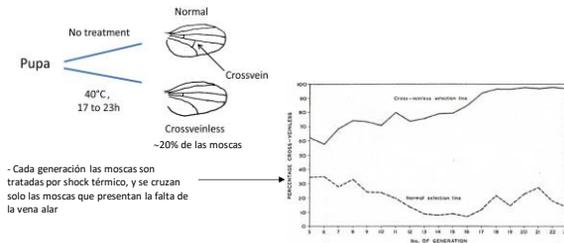
Herencia de caracteres adquiridos  
("lamarckismo")

Nuevas propuestas:



Asimilación genética (Waddington)

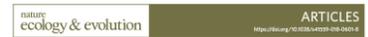
efectos ambientales determinando cambios en frecuencias génicas = evolución



- Cada generación las moscas son tratadas por shock térmico, y se cruzan solo las moscas que presentan la falta de la vena alar

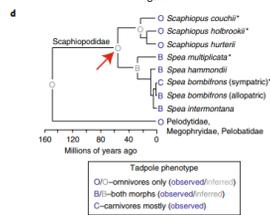
- Un fenotipo ambientalmente inducido aparece ahora espontáneamente, sin inducción!

Ejemplo: evolución de morfos omnívoros y carnívoros en salamandras del género *Spea*

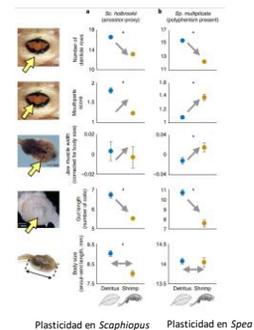


Morphological novelty emerges from pre-existing phenotypic plasticity

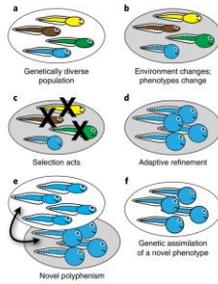
Nicholas A. Lewis<sup>1</sup>, Andrew J. Isinger and David W. Pfennig



El grupo ancestral (*Scaphiopus*) presenta plasticidad, pero no tan ajustada como en el grupo derivado (*Spea*)



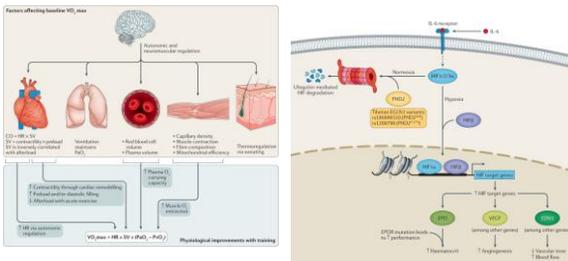
Propuesta del proceso evolutivo:



Adaptación humana a la anoxia y evolución de poblaciones en regiones altas



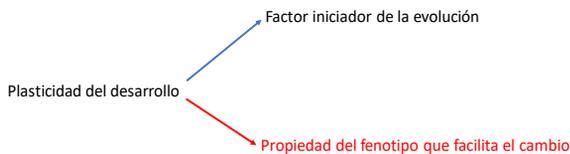
VO<sub>2</sub>max



Nuevas propuestas:

1. Inducción ambiental es un iniciador principal de cambio evolutivo adaptativo. El origen y evolución de novedades adaptativas no tienen que esperar por mutaciones, por el contrario, los genes corren detrás, no son líderes, en evolución.
2. Las novedades evolutivas resultan de la reorganización de fenotipos pre-existentes y la incorporación elementos del ambiente. Rasgos nuevos no son construcciones "de novo" que dependen de una serie de mutaciones genéticas.
3. La plasticidad fenotípica facilita la evolución por el ajuste inmediato al cambio y la exageración del cambio. No debería ser más vista como una fuente de ruido en un sistema gobernado por genes, o como un fenómeno meramente "ambiental" sin importancia evolutiva.

Propiedades del fenotipo que facilitan cambio evolutivo



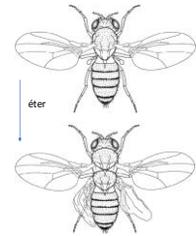
- 1) [Intercambiabilidad de efectos genéticos y ambientales](#)
- 2) [Modularidad](#)
- 3) [Plasticidad como factor que facilita la acumulación de variación genética críptica](#)

Propiedades del fenotipo que facilitan el cambio evolutivo

4. Capacidad del fenotipo a ajustarse a cambios  
Comportamiento exploratorio
5. Desarrollo por medio de "interruptores".  
Múltiples sitios para el cambio
6. Continuidad del fenotipo.  
Herencia epigenética

**Fenocopias** (fenotipos ambientalmente inducidos que se asemejan a al efecto de mutaciones genéticas)

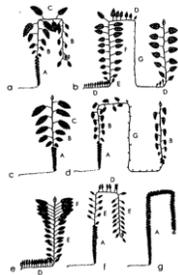
Mutación bithorax



Aparición de un segundo par de alas en *Drosophila* por mutación y efecto del éter

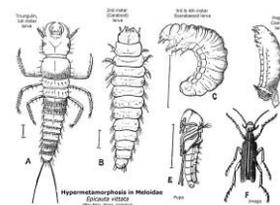


Modularidad espacial



Heteromorfismo foliar durante la ontogenia en diferentes especies de *Monstera*.

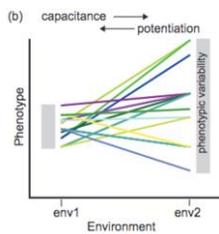
Modularidad temporal



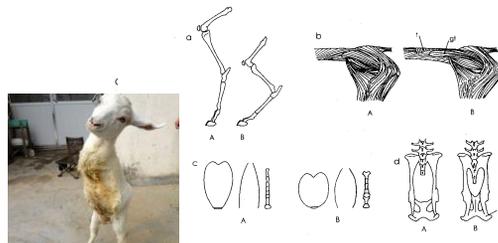
Hipermetamorfismo durante el desarrollo de *Epicauta vittata* (Meloidae).



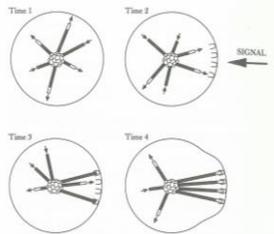
Plasticidad y variación genética críptica



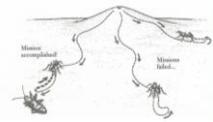
**El ajuste fenotípico al cambio en morfología:**  
**Los resultados de la locomoción bipedal en una cabra con dos patas:**  
West-Eberhard 2003, según Slijper, 1942



Comportamiento exploratorio:

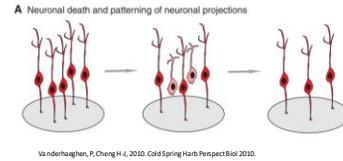


Exploración y estabilización de microtúbulos



Forrajeo exploratorio de hormigas

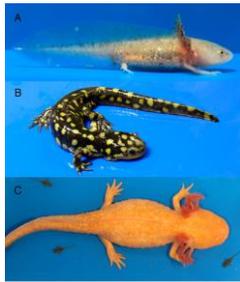
Selección somática durante el crecimiento de fibras nerviosas



Van den Hoogenhagen, P, Cheng H-J, 2010. Cold Spring Harbor Perspectives Biol 2010.



Pedomorfosis en especies de *Ambystoma*

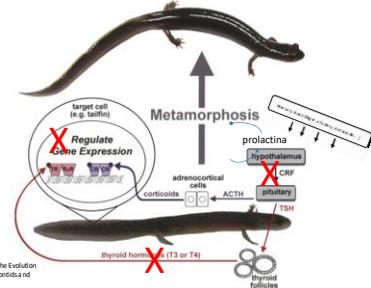


Larva branquial

Adulto normal (metamórfico)

Adulto branquial (pedomórfico)

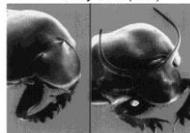
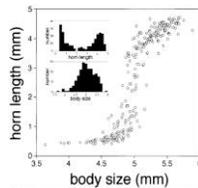
Ejemplo: múltiples caminos a la neotenia en salamandras



Bonnett R, 2016. An Integrative Endocrine Model for the Evolution of Developmental Timing and Life History of Plethodontids and Other Salamanders. *Copeia* 104, 209-221.

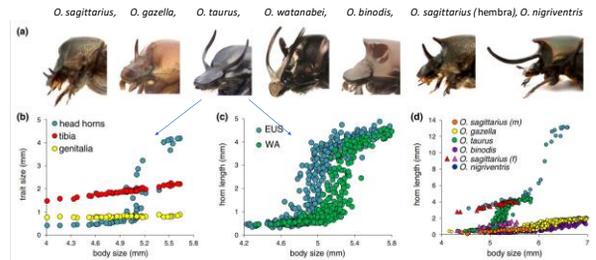
Alometría e interruptores de desarrollo

Alometría del largo de los cuernos en *Onthophagus* (estercoleros)

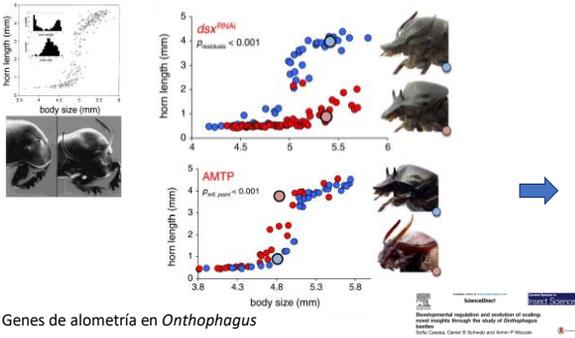


*O. taurus*

Developmental regulation and evolution of scaling horn lengths through the study of *Onthophagus* beetles. *Chronic Disease* © Schmidt and Aron P. Miconi

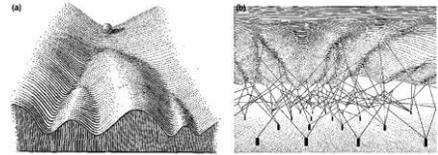


Diversidad alométrica en los escarabajos del género *Onthophagus*. La alometría evoluciona



Genes de alometría en *Onthophagus*

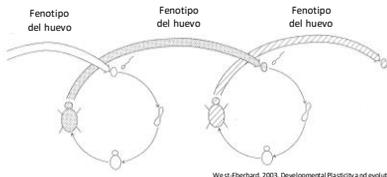
**Epigenética:** la suma de los factores genéticos y no genéticos que actúan sobre las células para controlar selectivamente la expresión génica, propiciando el desarrollo y evolución.



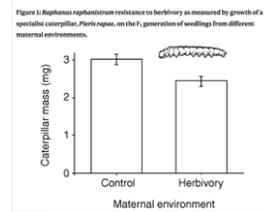
El "paisaje epigenético", Waddington (1957)

**Continuidad del fenotipo**

Los genes no pueden actuar sin un fenotipo pre-existente y activo.



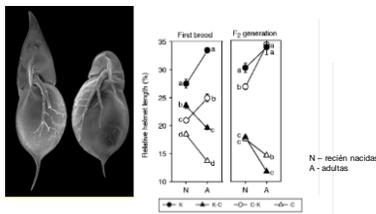
Propiedades del fenotipo que facilitan el cambio y el ajuste al cambio



**Transgenerational induction of defences in animals and plants**

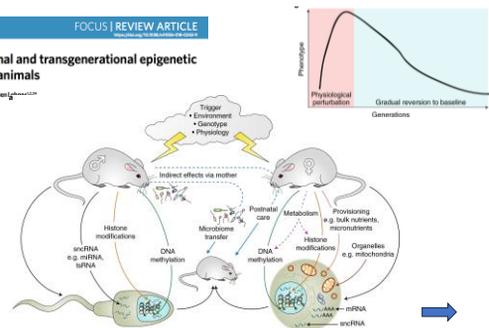
Anaya A. Agrawal<sup>1</sup>, Christian Lafontsch<sup>1</sup> & Ralph Tollrian<sup>1</sup>

Figure 3: Relative helmet length (mean ± s.e.) of *Daphnia cucullata* (F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> generation) of four treatments, organized by brood number, K, kairomone treatment (Chaoborus): C, control; K + C, mother (F<sub>0</sub>) had been transferred from kairomone to control treatment; C + K, mother (F<sub>0</sub>) had been transferred from control to kairomone treatment.



**Intergenerational and transgenerational epigenetic inheritance in animals**

Marcos Francisco Perez<sup>1</sup> and Bertalan Lüscher<sup>1,2</sup>



**Crítica:**

el enfoque 'gene-centrista' no captura la gama completa de procesos que dirigen la evolución. Las piezas faltantes son:

- como el ambiente moldea directamente los rasgos a nivel del organismo (**plasticidad**);
- como el desarrollo modifica la influencia del ambiente y de los genes en variación fenotípica (**sesgo del desarrollo**);
- como los organismos modifican el ambiente (**construcción de nicho**); y
- como los organismos transmiten algo más que genes a través de las generaciones (**herencia extragenética**).

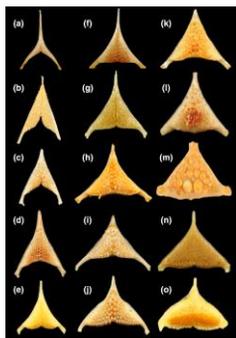
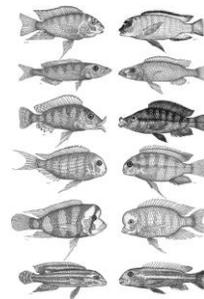
para la teoría evolutiva tradicional, estos fenómenos son sólo productos de la evolución. Para las nuevas propuestas ("síntesis extendida"), son también causas.

**Plasticidad fenotípica y especiación**

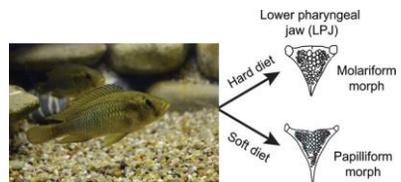
la radiación adaptativa de los cíclidos africanos

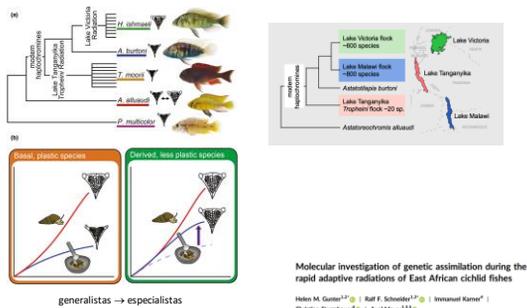


Cíclidos del lago Tanganyica (izquierda) y del lago Malawi (derecha) evolucionaron formas corporales similares.



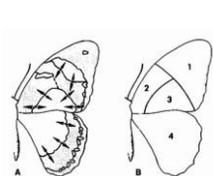
Diversidad estructural de la mandíbula faríngea inferior en cíclidos





En síntesis...  
 La síntesis moderna entendía la plasticidad como solo un ajuste fino de los cambios genéticos traídos por mutación genética aleatoria, o inclusive como un “ruido” sin trascendencia evolutiva.  
 La “síntesis extendida” ve la plasticidad como un primer paso en la evolución adaptativa. La propuesta clave es que la plasticidad no solo permite a los organismos a enfrentar nuevas condiciones ambientales, sino también a generar rasgos adaptativos. Si la selección preserva variantes genéticas que responden efectivamente con el cambio de condiciones ambientales, la adaptación ocurre por acumulación de variantes genéticas que estabilizan un rasgo después de su aparición inicial. En otras palabras, el rasgo aparece primero, y los genes lo estabilizan posteriormente, algunas veces varias generaciones después.

Modularidad – Compartimentos en las alas de mariposas

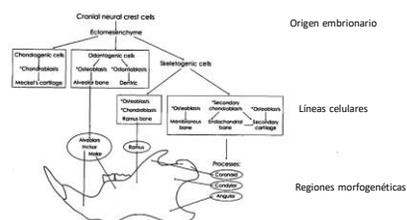


Patrones compartimentalizados en el polimorfismo alar de *Papilio dardanus*. La diversidad de patrones surge de cambios independientes en tamaño de los elementos negros (A) y del color del trasfondo de cuatro áreas (B).

Propiedades del fenotipo que facilitan el cambio y el ajuste al cambio

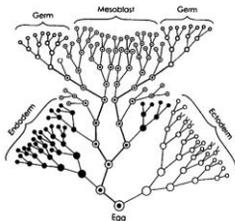
Modularidad – Compartimentos en las mandíbulas de ratones

Origen semi-independiente de subunidades de un rasgo, y su organización jerárquica.



Propiedades del fenotipo que facilitan el cambio y el ajuste al cambio

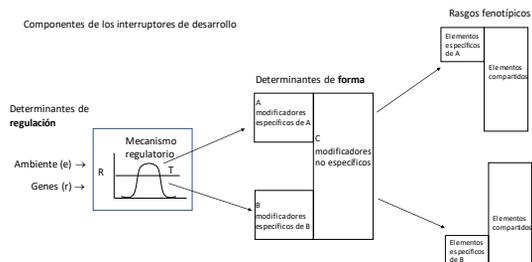
Organización del desarrollo por interruptores



La naturaleza ramificadora del desarrollo. El desarrollo como una serie de bifurcaciones sucesivas, producto de la activación de interruptores que van separando el individuo en módulos semi-independientes.

Propiedades del fenotipo que facilitan el cambio y el ajuste al cambio

Componentes de los interruptores de desarrollo



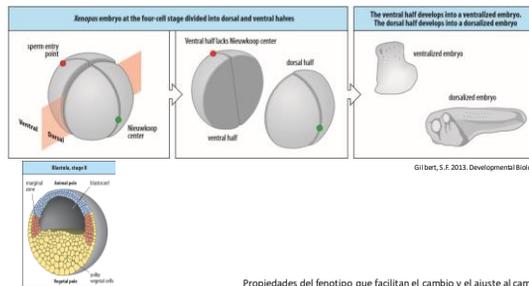
Componentes de regulación y forma de alternativas fenotípicas. La expresión de 1 fenotipo A o B depende del estado de un mecanismo regulatorio condicionalmente sensible (R), con un umbral (T).

**El control de los interruptores es polifactorial**

La evolución de una respuesta ambiental puede ocurrir a varios niveles, agrupados en tres mecanismos:  
 (i) cambios en la capacidad de detección de señales que indiquen diferencias en el ambiente,  
 (ii) transducción de la señal, la traducción de la señal ambiental en una señal interna, como el nivel de una hormona,  
 y (iii) respuesta de los tejidos, la forma como tejidos específicos responden a la señal interna.

Propiedades del fenotipo que facilitan el cambio y el ajuste al cambio

Experimento que muestra la formación de compartimentos en el embrión de 4 células de *Xenopus*, determinados por herencia citoplasmática

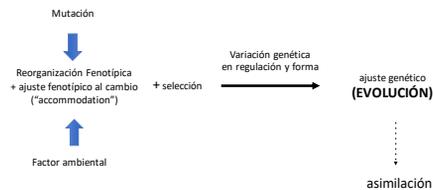


Propiedades del fenotipo que facilitan el cambio y el ajuste al cambio

**Una nueva propuesta de cómo trabaja la evolución**

Continuidad del fenotipo entre generaciones:

- fenotipos pre-existentes.
- efectos maternos.
- herencia no genética



**Transiciones fenotípicas** -> origen de la novedad a partir de un fenotipo pre-existente y plástico

"... una novedad fenotípica –un rasgo que es nuevo en composición o contexto de expresión en relación a un rasgo ancestral establecido - puede surgir de organización previa. Por eso un cambio evolutivo complejo en el fenotipo no necesita o depende de una larga serie de mutaciones genéticas."

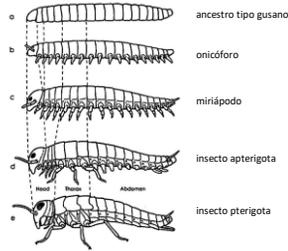
Cap 9. West Eberhard

8 tipos principales de reorganización fenotípica -> reorganización de la variación pre-existente

- Delección (apagar)
- Reversion (reiteración, atavismos)
- Duplicación (repetición)
- Fusión (juntar estructuras)
- Heterocronia (expresión en tiempo diferente)
- Heterotopia (expresión en un lugar diferente)
- Transferencia sexual (aparece en el otro sexo)
- Cambio correlacionado (exageración del cambio)

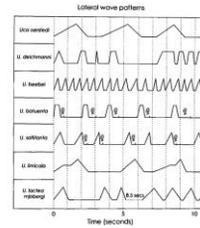
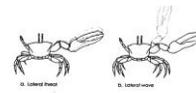
Duplicación (repetición)

duplicación  
fusión  
especialización de segmentos



Tomado de: West-Eberhard, 2003

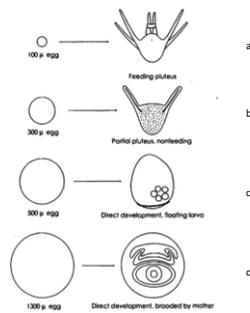
Duplicación y exageración de los movimientos laterales de las tenazas en cangrejos *Uca*.



Tomado de: West-Eberhard, 2003

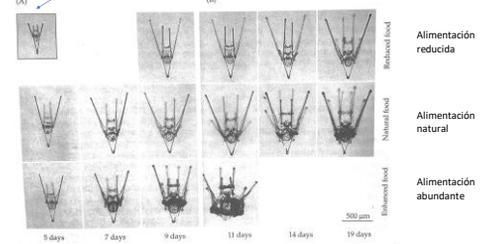
Delección

eliminación de la fase larval en algunas sps de erizos de mar



Tomado de: West-Eberhard, 2003

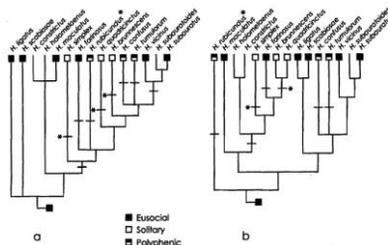
larva plúteo a los 2 días



Efecto de la alimentación en el patrón de desarrollo larval de *Paracentrotus lividus*, una especie con larva plúteo.



Reversión

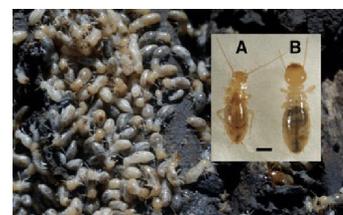


Reversiones recurrentes al anidamiento solitario en *Halictus*

Tomado de: West-Eberhard, 2003

Heterocronia

A. 3er instar de *Cryptocercus* (cucaracha)  
B. obrera de termita



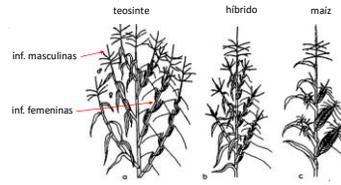
Evolución de la casta obrera en termita por heterocronia

Heterotopia



Mutación homeótica en *Bicyclus anynana*

Transferecia sexual



El origen del maíz como resultado de una transformación sexual de la inflorescencia masculina en femenina (la mazorca)

Cambio correlacionado y balances ("trade off")



gambas de árboles tropicales

La cabra de dos patas

Evolución de abejas sociales a partir de ancestros solitarios



Gracias