

**Curso de Evolución 2022**  
**Facultad de Ciencias**  
**Montevideo, Uruguay**  
<http://evolucion.fcien.edu.uy/>  
<http://eva.fcien.udelar.edu.uy/>

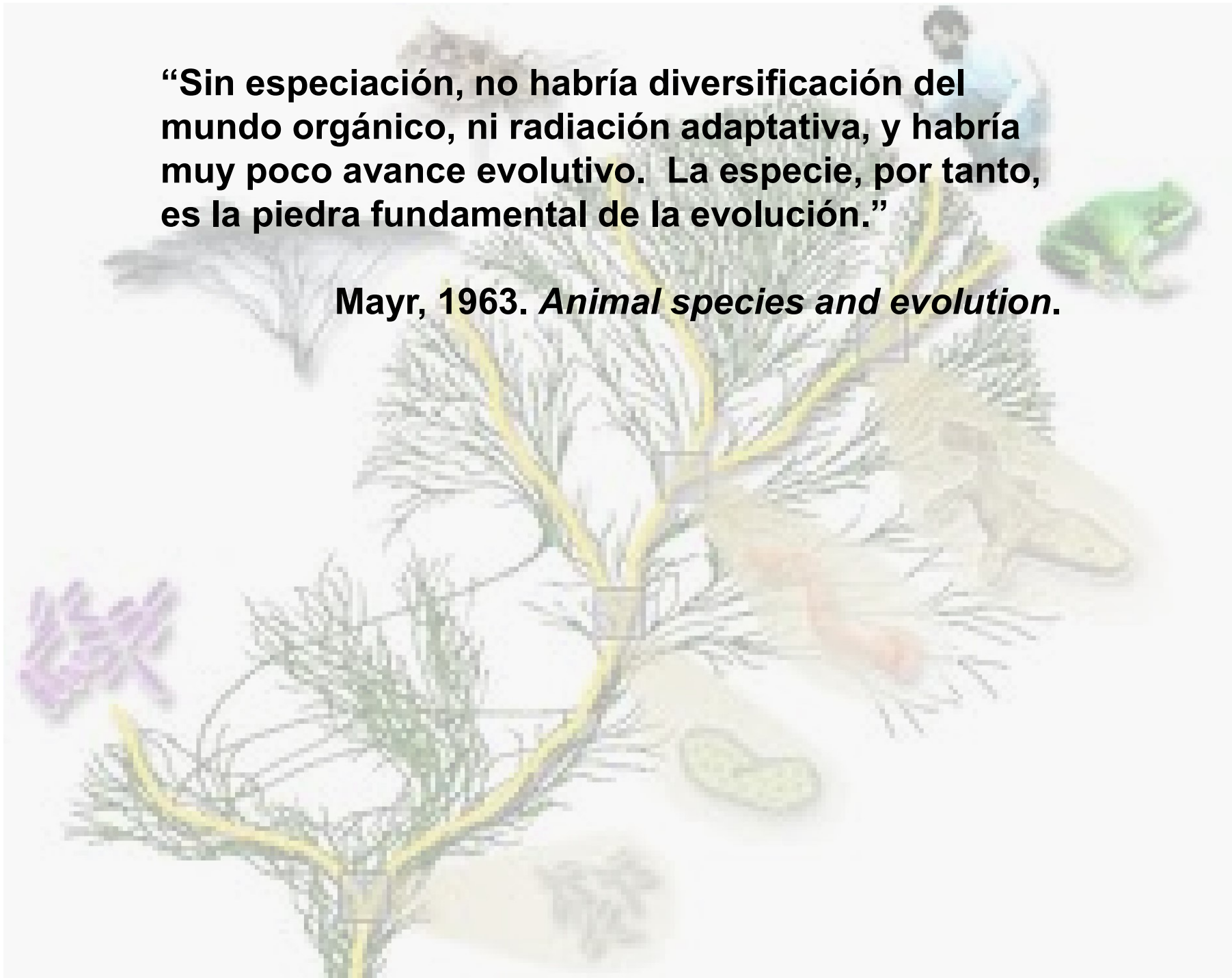


## **Dimensiones de la evolución**

15. Macroevolución: el estudio de la evolución por encima del nivel de especies

**“Sin especiación, no habría diversificación del mundo orgánico, ni radiación adaptativa, y habría muy poco avance evolutivo. La especie, por tanto, es la piedra fundamental de la evolución.”**

**Mayr, 1963. *Animal species and evolution*.**



# Qué entendemos por macroevolución

1. **Evolución basada en individuos del nivel de especies o superior.** Se refiere a la posibilidad de descendencia con modificación basada en procesos análogos a la deriva y la selección al nivel de especies y grupos monofiléticos..
2. **Fenómenos de la evolución por encima del nivel de especies.** No requerimos autonomía de la macroevolución, sino que la reconocemos como un nivel de estudio relevante.
3. **Principales transiciones (innovaciones) en evolución.** Origen de.... (código genético, célula, organismos multicelulares, simbiosis, sistemas sociales, lenguaje...)

## Visión neodarwinista

Los grandes grupos y tendencias macroevolutivas se originan en **etapas graduales, adaptativas, como producto de la selección natural actuando a nivel de los organismos**, pero operando por períodos de tiempo mucho más prolongados.

La macroevolución es una **simple extrapolación de la microevolución**, a una escala o nivel superior.

## Visión alternativa

**Otros procesos** están actuando para determinar la diversidad y los grandes patrones y tendencias morfológicas en los taxones de orden superior. (Aunque dichos procesos pueden ser análogos a los identificados en la microevolución).

La **macroevolución no es simplemente microevolución acumulada**, y la selección natural actuando a nivel de los individuos no es suficiente para dar cuenta de la misma.

# Teoría sintética (neodarwinista)

*“los genes mutan, los organismos compiten (y son seleccionados), las especies (poblaciones) evolucionan”* E. Sober

La teoría:

- Incluye una jerarquía de niveles de organización.
- Pero la selección, y más en general, los procesos relevantes de la evolución, operan a un nivel (el poblacional) involucrando un tipo de individuos (los organismos).
- El destino de los alelos depende exclusivamente de su efecto en la eficacia reproductiva de los organismos.

## Teoría sintética (neodarwinista)

- En otras palabras, la teoría sintética privilegia un proceso -la selección natural- operando en un nivel -el poblacional-, en el que se dirime el destino de un tipo de individuos -los organismos-.
- En esta tradición, las palabras **individuo** y **organismo** son intercambiables.

# Conceptos fundamentales sobre procesos poblacionales

- **Individualidad**: existen unidades discretas.
- **Equivalencia**: existen conjuntos de unidades equivalentes (en general capaces de ocupar el mismo papel, utilizar recursos semejantes, tener interacciones semejantes con otras unidades y con el ambiente).
- **Reproducción**: al menos algunas de dichas unidades son capaces de multiplicarse.
- **Herencia**: la reproducción implica transmisión de información, a la vez trasmisible, de una generación a la siguiente.

## Consecuencias potenciales

- **Sustitución:** existe oportunidad para el desplazamiento de unas unidades -o clases de unidades- por otras.
- **Competencia:** directa, por sustitución, e indirecta, por reproducción diferencial.
- **Evolución:** si sumamos la **mutación** (en sentido amplio de modificaciones en el material hereditario) a la antes nombrada propiedad de herencia (descendencia con modificación, Darwin *dixit*).



# Equilibrios puntuados (intermitentes)

Eldredge y Gould, 1972. Equilibrios puntuados: una alternativa al gradualismo filético

- **problema**: explicar la persistencia de especies aparentemente incambiadas, por millones de años, en el registro fósil
- **una solución posible**: pensar en la especie como unidad de evolución
- extensión del darwinismo a otro nivel jerárquico: el de las especies
  - las especies son **individuos** (Ghiselin)
  - que se multiplican formando grupos filogenéticos (y **compiten** con otras)
  - en el **ambiente de la diversidad filogenética**
- por el momento nos interesa retener esta posibilidad, no decidir si la propuesta es correcta

# Expansión “vertical” (jerárquica) de la teoría de la evolución

niveles	individuos	procesos
diversidad filogenética	especies	selección de especies
poblacional	organismos	selección clásica
celular	células	selección...
genómico	secuencias autorreplicables	selección...

Un mismo proceso (selección) encuentra unidades sobre las que actuar a distintos niveles jerárquicos


## Expansión vertical (jerárquica)

- **niveles** diversos permiten **procesos** análogos
- porque alojan **individuos** con las propiedades antes descritas para el nivel clásico

## Surgen problemas interesantes

- interacciones (incluyendo conflictos) entre niveles
- efectos que se propagan de un nivel a otro
- los grados de **cohesión** de los individuos son distintos a diferentes niveles

# Expansión “vertical” (jerárquica) y horizontal de la teoría de la evolución

niveles	individuos	procesos	efectos entre niveles
diversidad filogenética	especies	selección de especies	
poblacional	organismos	selección clásica	
celular	células	selección...	
genómico	secuencias autorreplicables	selección...	

## **SELECCIÓN DE ESPECIES (Vrba):**

**Es la interacción entre caracteres emergentes variables, heredables, de las especies y los elementos ambientales comunes experimentados por dichos individuos, que causan diferencias en las tasas de especiación y/o extinción entre los linajes de especies.**

**Lloyd y Gould: basta con que exista variación en la eficacia darwiniana emergente (pero esto nunca estuvo en discusión)**

## Propiedades o caracteres emergentes

Un carácter emergente es un carácter estructural o dinámico que es **nivel-específico**, ya que **no existe a ningún nivel inferior** (aunque tiene sus bases en ellos). Un carácter emergente es en principio describible y medible.

### Ejemplos a nivel de organismos:

- Coloración
- Composición del plasma

**todas las características del fenotipo**

## Propiedades o caracteres emergentes

Un carácter emergente es un carácter estructural o dinámico que es **nivel-específico**, ya que **no existe a ningún nivel inferior** (aunque tiene sus bases en ellos). Un carácter emergente es en principio describible y medible.

### Ejemplos a nivel de especie:

Patrones de distribución de especies y poblaciones

- Estructura poblacional
- Hay propiedades en una zona gris entre aquellas resultantes de una simple agregación y otras emergentes:
  - La composición por sexos de una población: ¿agregación o propiedad emergente?

## **Extensión a otros niveles:**

- En principio, cualquier tipo de “individuo” puede formar parte de un proceso análogo de selección, a cualquier nivel, siempre que lo que se seleccione sean propiedades emergentes de dicho nivel.
- Definición de selección “extendida” de Vrba.

## **Unidades de selección**

- La evolución por selección natural beneficia a un nivel en particular de la entidad bajo selección, produciendo adaptación a ese nivel.
- Según esta aproximación, el nivel de la entidad activamente seleccionada se beneficia de la evolución por selección a ese nivel a través de la adquisición de adaptaciones (Williams 1966).



## **Vrba:**

Las preguntas biológicas más estimulantes incluyen cómo los seres vivos son capaces de construir y mantener una jerarquía de niveles de organización.

---

## **Eldredge:**

Hay como mínimo dos niveles semi-independientes en la evolución de las especies, la micro y la macroevolución.

Importa reconocer que hay numerosos niveles de evolución, cada uno de los cuales posee su propia categoría de fenómenos que deben ser explicados por sí mismos, sin intentar reducirlos a los términos de sus niveles subyacentes.

# **TEORIA DE LOS EQUILIBRIOS PUNTUADOS**

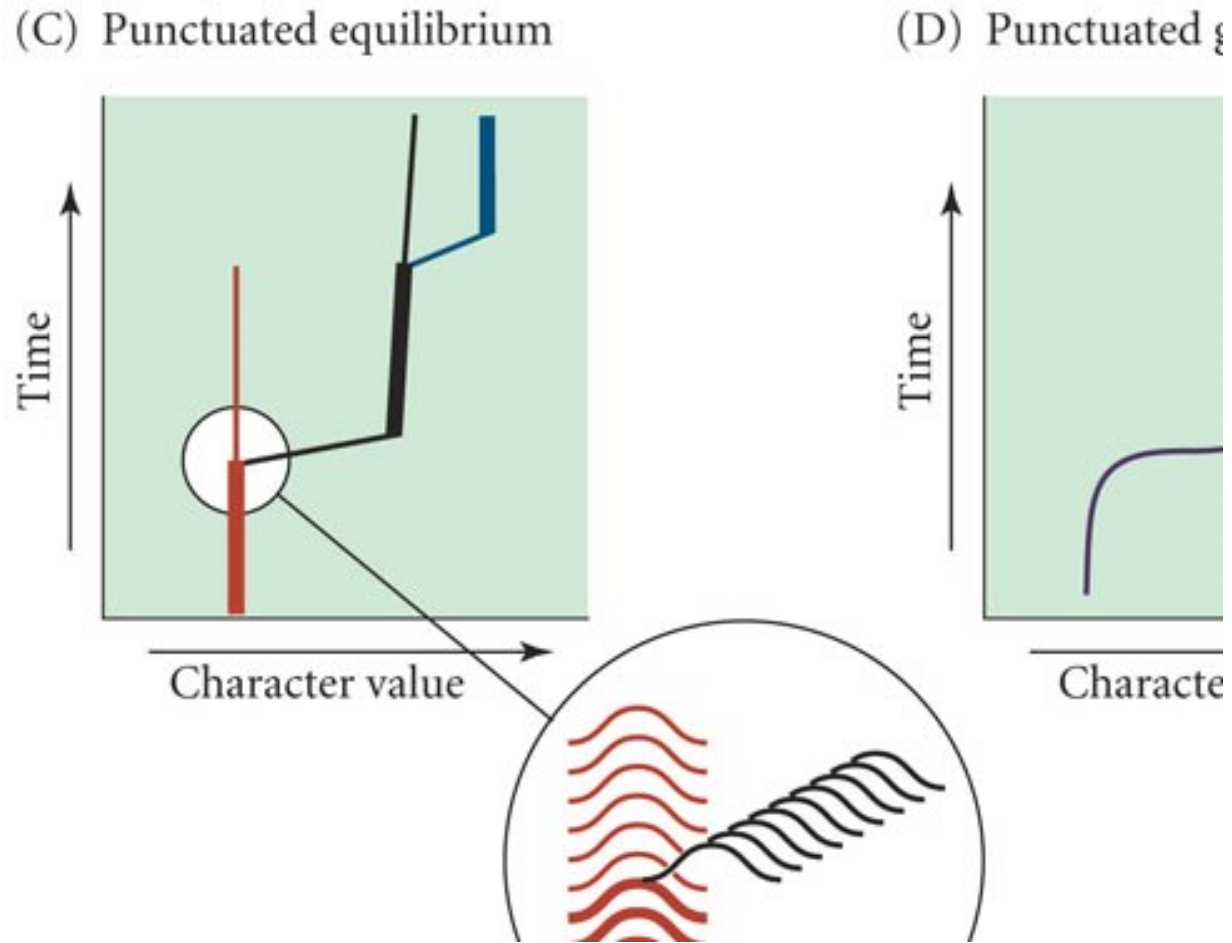
Propuesta por Gould y Eldredge (1972)

## **Observación paleontológica:**

En el registro fósil las especies aparecen bruscamente y luego persisten virtualmente incambiadas durante largos períodos de tiempo.

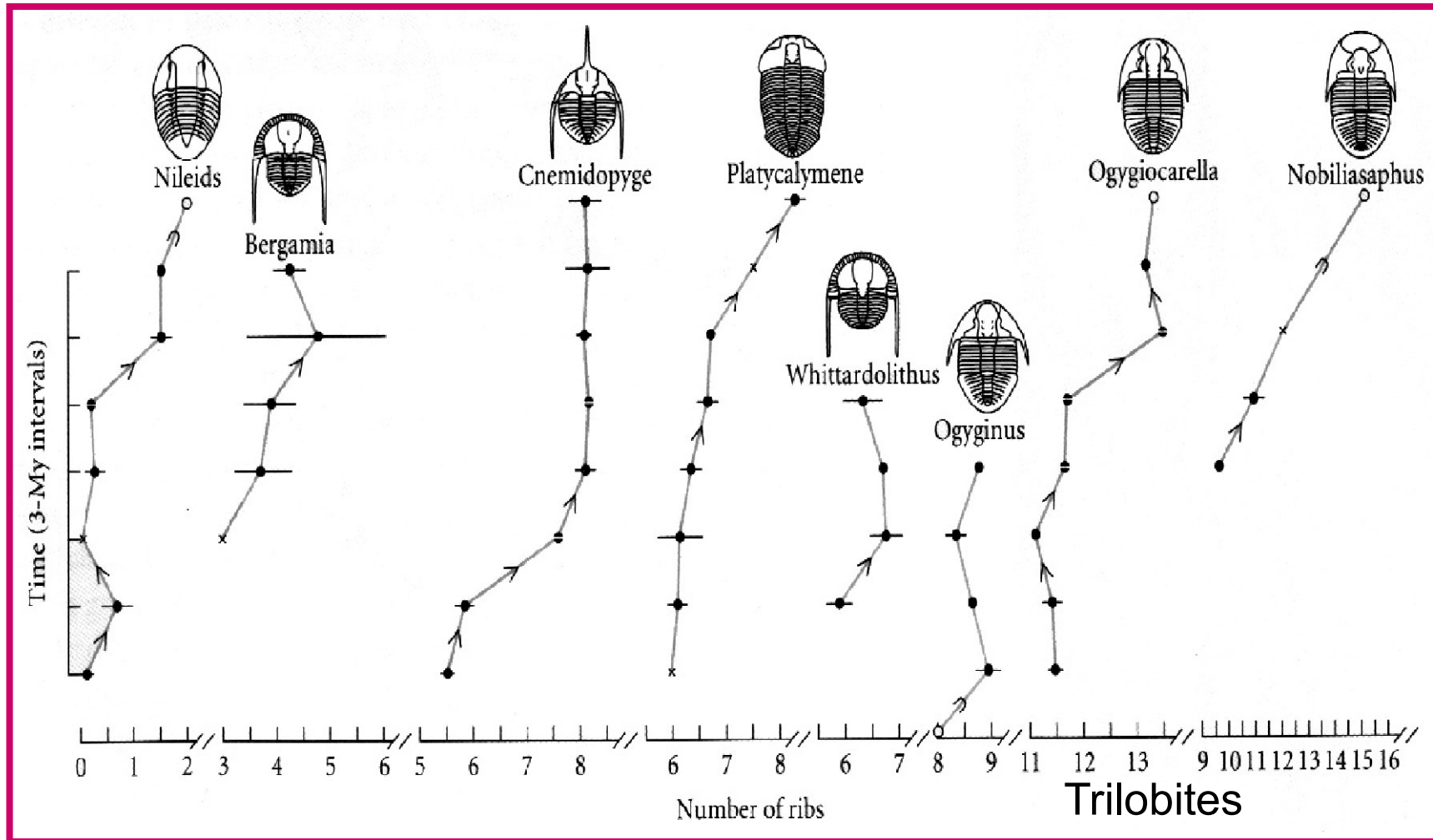
Contradicción aparente con la visión neodarwinista, según la cual, si el registro fósil fuese perfecto, la transición gradual entre las especies se vería reflejada en las series fósiles.

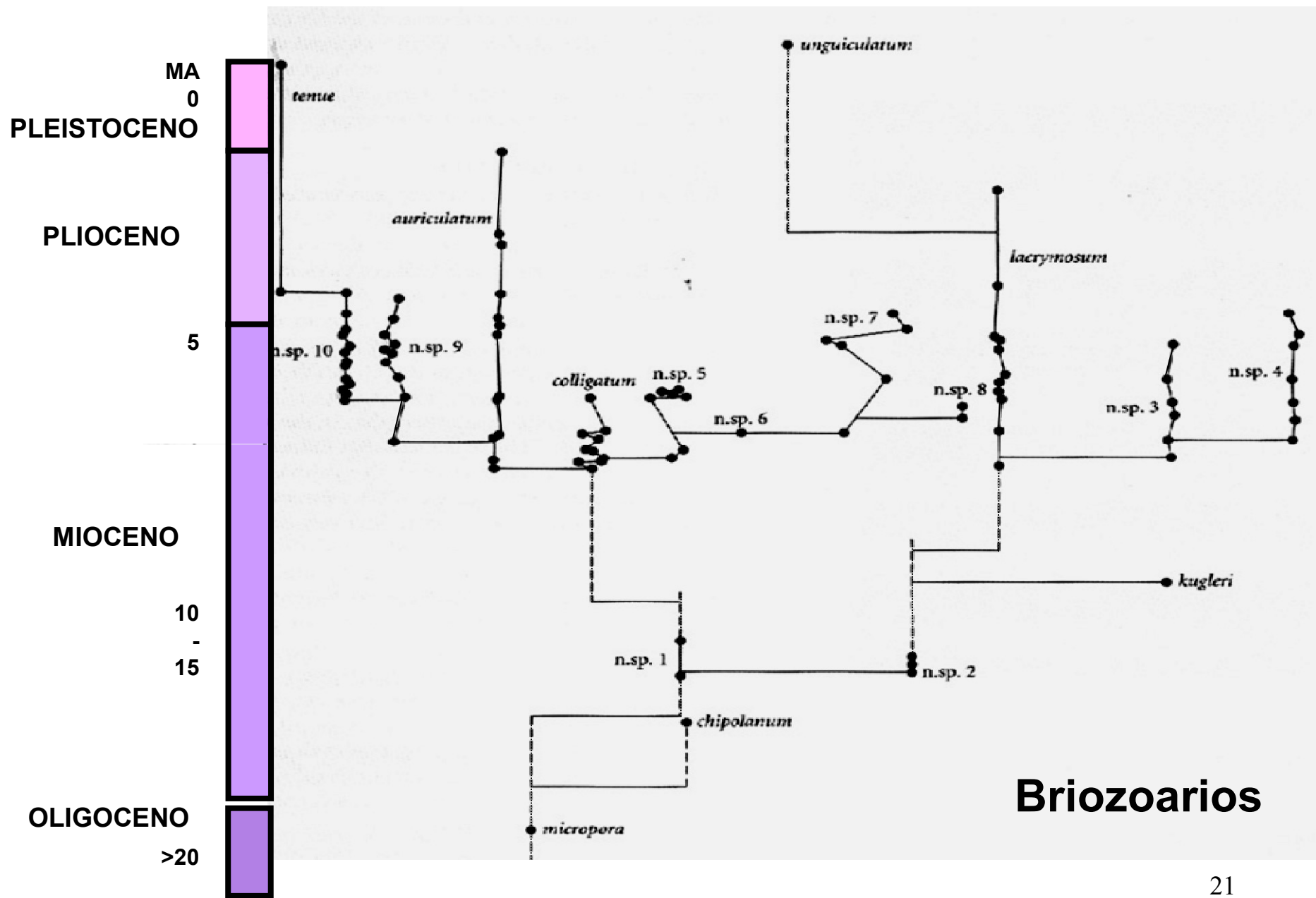
Eldredge y Gould: invocan restricciones genéticas (por ej., interacciones entre genes y caracteres) que previenen la divergencia y que se quiebran en la especiación.



Esta clase de explicaciones no tiene mucha aceptación.  
Pero podría haber otro tipo de asociación entre especiación y divergencia

## Ejemplos de patrones en el registro fósil

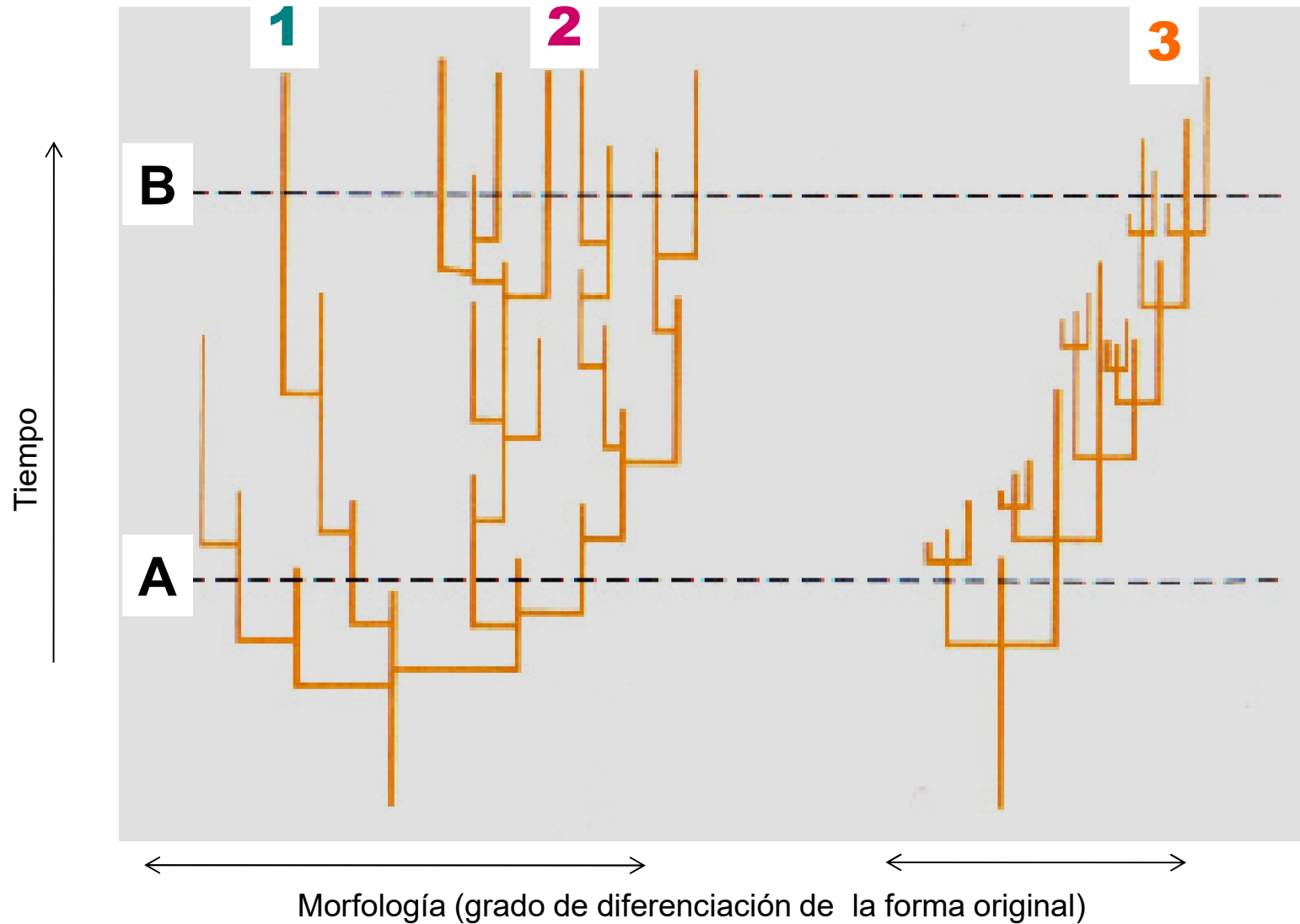




# Sesgos de nacimiento, muerte y dirección

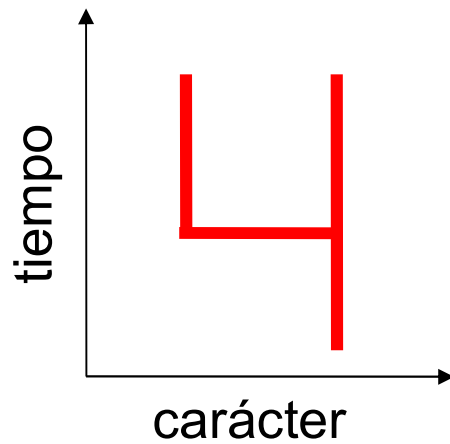
Especiación diferencial

Extinción diferencial

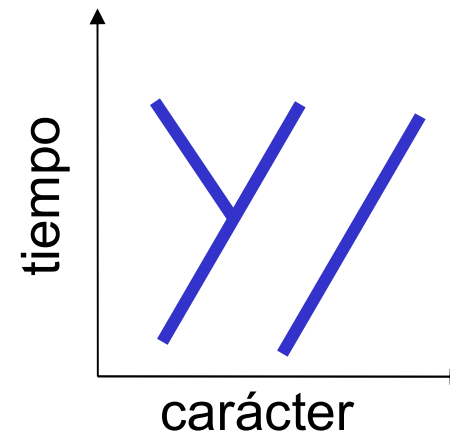


El valor promedio del carácter (e.g. peso, altura) se incrementa en ambos casos a medida que el tiempo transcurre

## Dos visiones extremas de cómo procede la evolución



**Equilibrio  
Puntuado**

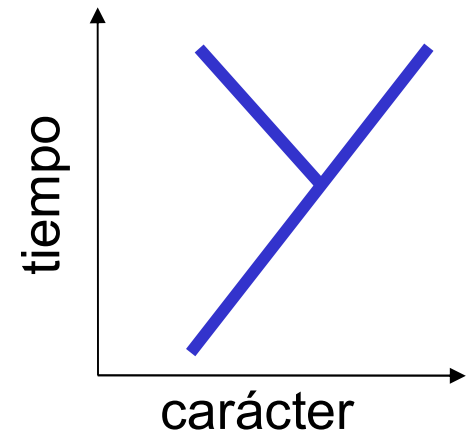
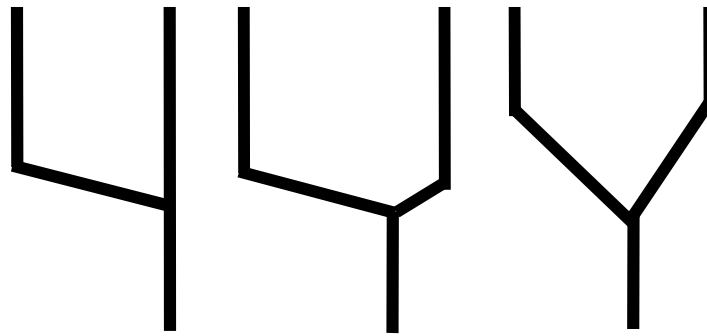
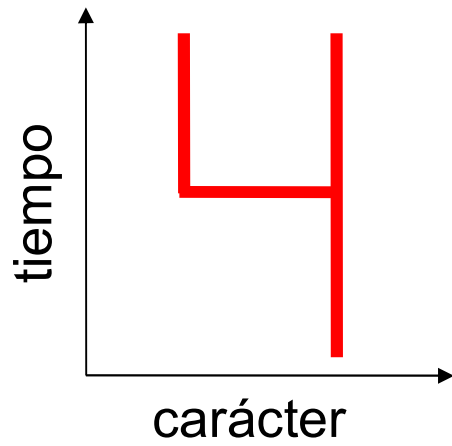


**Gradualismo  
Filético**

## Modo y ritmo de evolución

	<b>Equilibrios puntuados</b>	<b>Gradualismo filético</b>
<b>Modo</b>	cladogénesis	anagénesis
<b>Ritmo</b>	puntuado	gradual





**Equilibrio  
Puntuado**



**Gradualismo  
Filético**


**PUNTUACION** cambio morfológico episódico  
**ESPECIACION**

**ESTASIS** ausencia de cambio  
**ESTABILIDAD**

# PUNTUACION

Tipo de especiación involucrada:

**ESPECIACION PERIPATRIDA** (en aislados periféricos)

- 
- rápida
  - en poblaciones pequeñas y periféricas
- 
- Explica por qué no encontramos la transición en el registro fósil
  - NO invoca macromutaciones.

# PUNTUACION

## Nuestro conocimiento actual de la especiación:

- proceso poblacional gradual (a escala poblacional), puede ser “rápido”, o aún “instantáneo”, a escala geológica
- la especiación rápida generalmente implica divergencia mediada por selección natural (incluyendo sexual)
- por lo general, la consolidación de un perfil diferencial de una especie nueva conlleva múltiples adaptaciones

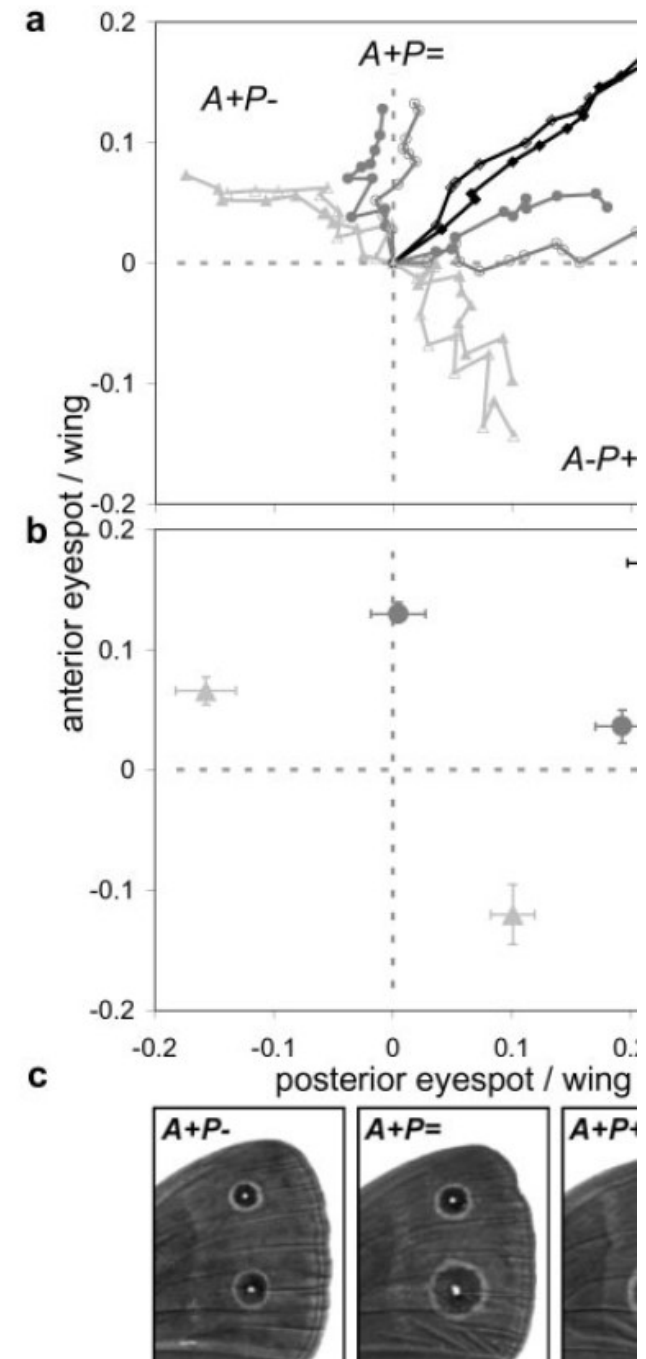
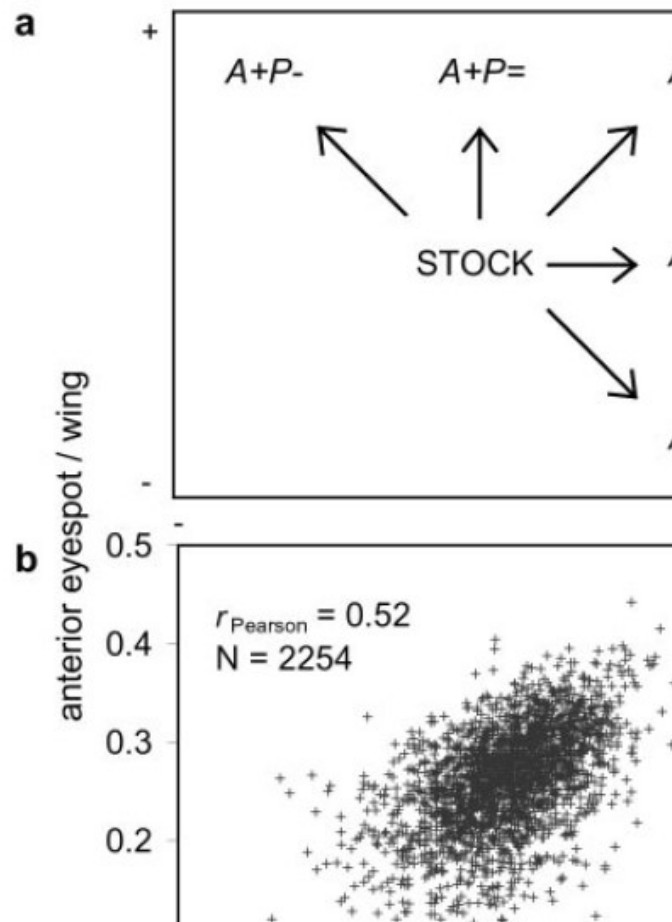
# ESTASIS

## ¿Cómo se explica la estasis?

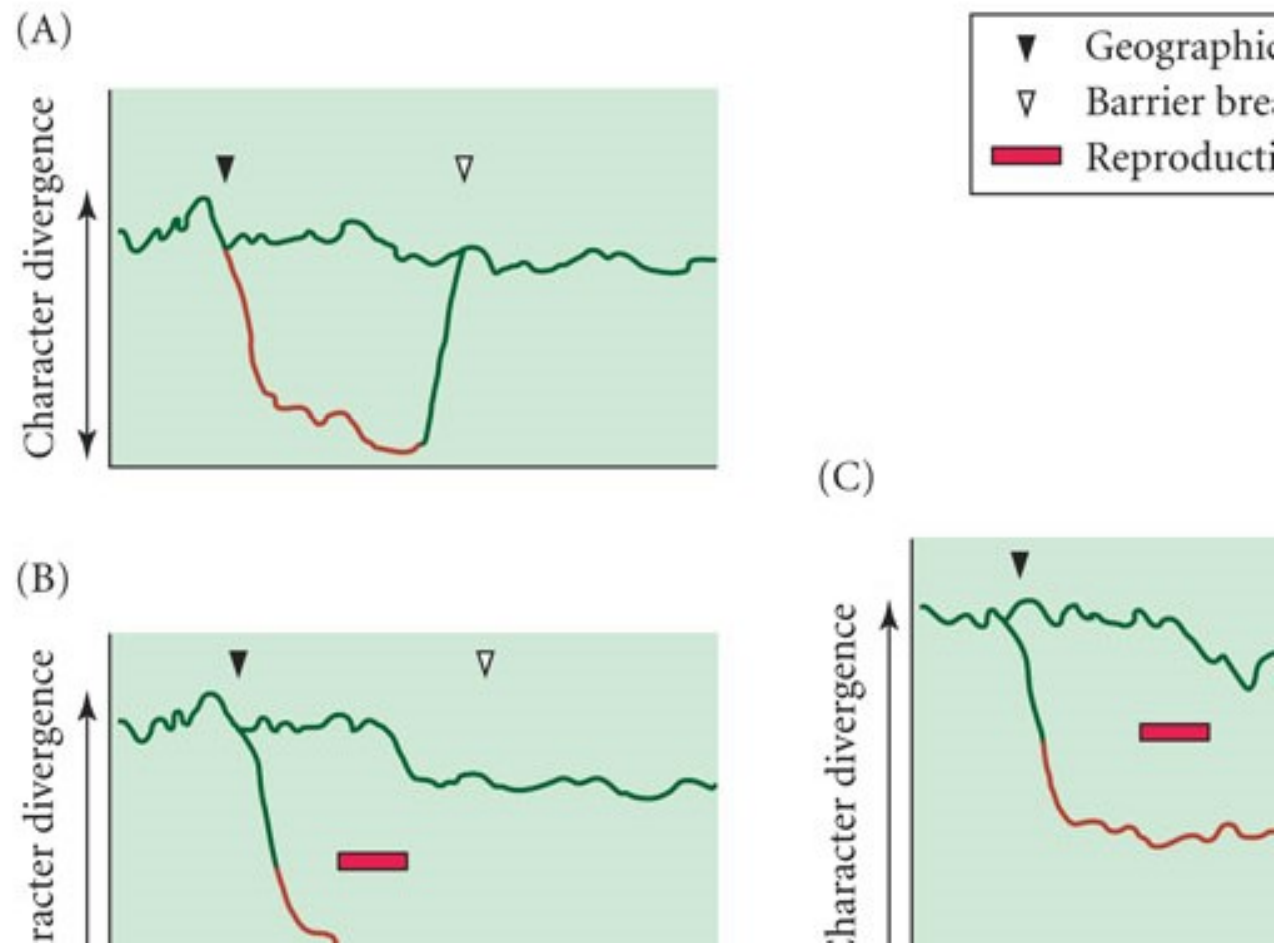
- Restricciones estructurales: por ejemplo asociadas a correlaciones genéticas.
- Selección estabilizadora:
  - conservación de nicho
  - cambios de rango asociados a cambio climático, más que adaptación *in situ*

# La selección puede modificar correlaciones genéticas entre caracteres

**Ejemplo:** correlación entre tamaño de ocelo anterior y posterior en alas de mariposas (en 10 generaciones de selección).



Futuyma: el aislamiento reproductivo permite la fijación (y acumulación) de adaptaciones, libres del efecto homogeneizador del flujo génico



## Desacoplamiento entre MACROEVOLUCIÓN Y MICROEVOLUCION

Si la especiación sucede sólo bajo circunstancias y con resultados extraordinarios, entonces la especiación estaría **desacoplada** de la microevolución, y el extrapolacionismo del neodarwinismo sería incorrecto.

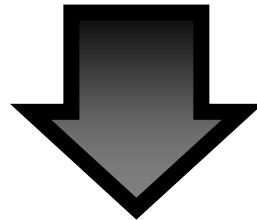


## Varias miradas al modelo de equilibrios puntuados y, más en general, el problema de la selección de especies

- Desde la especiación:
  - **no hay relación necesaria** entre especiación y cambio morfológico
  - pero puede haber una relación entre la **persistencia** del cambio morfológico y su asociación (casual o acumulada *a posteriori*, no necesariamente causal) con una nueva especie (Futuyma 1987, argumento aceptado luego por Gould 2002)
- Desde la macroevolución:
  - **sin importar los procesos** que lleven a la formación de especies (que bien pueden ser graduales, y no asociados al cambio morfológico),
  - lo importante son las **consecuencias** macroevolutivas de la individualidad de las especies y los grupos monofiléticos que ellas generan

## Consecuencia macroevolutiva importante del modelo de los Equilibrios Puntuados

Si la morfología evoluciona sólo durante la especiación, entonces las tendencias evolutivas a largo plazo no pueden ser la consecuencia de una sucesión de cambios por selección natural actuando dentro de los linajes.



### **SELECCION DE ESPECIES**

Pero la selección de especies puede también operar además la selección clásica, y no solamente en su lugar

## EN RESUMEN...

- El Equilibrio puntuado, es una teoría del cambio macroevolutivo que surge de patrones del registro fósil.
- Plantea un desacoplamiento entre macro y microevolución, siendo la especiación el punto de quiebre.
- No hay evidencia suficiente para determinar su importancia relativa.
- Su relevancia más bien radica en plantear la posibilidad de que la evolución ocurra a más de un nivel, lo que ha planteado un desafío sustancial a la Teoría Sintética.
- Las especies podrían considerarse como “individuos”, y no simplemente como “clases”, ya que nacen, se reproducen y mueren.
- La selección de especies es posible en teoría, pero su importancia no ha podido ser demostrada en la práctica.

- No hay que invocar necesariamente la selección de especies para explicar una tendencia macroevolutiva; la misma puede ser simplemente producto del azar, o deberse a efectos de otros niveles inferiores o superiores.
- Más allá del modo como se vinculen la microevolución y la especiación -aún sin “desacoplamiento”-, la formación de especies-individuos tiene consecuencias macroevolutivas significativas.
- El mundo biológico está organizado en niveles jerárquicos (inclusivos) reales; no forman meramente un esquema conceptual de clasificación de los seres vivos.