

MALADAPTACION

LIMITACIONES AL PROCESO DE ADAPTACION



El proceso adaptativo puede verse anulado por dos razones principales:

- 1) porque no haya posibilidades de selección natural (selección natural no es omnipotente),
- 2) porque la selección natural que ocurre dentro de generación no pueda llegar a materializarse en un estado de adaptación.

Una población está dominada en un hábitat determinado por fenotipos con menor fitness que otros disponibles, fenómeno que se denomina **maladaptación**.

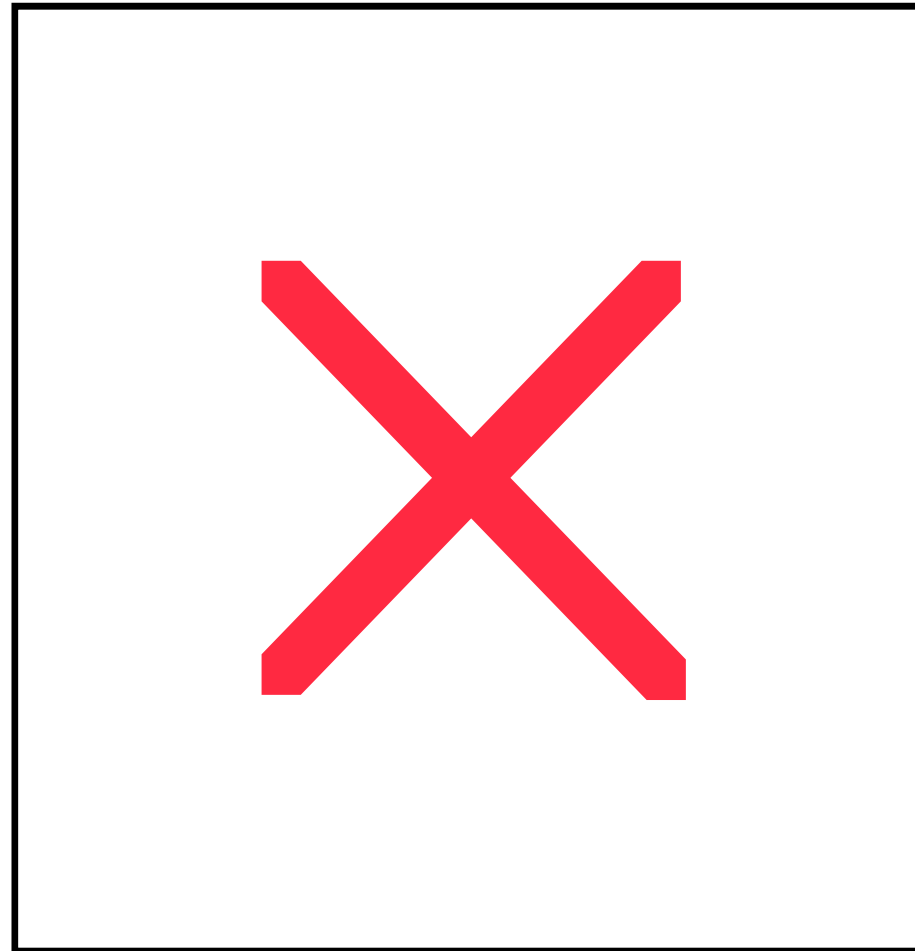
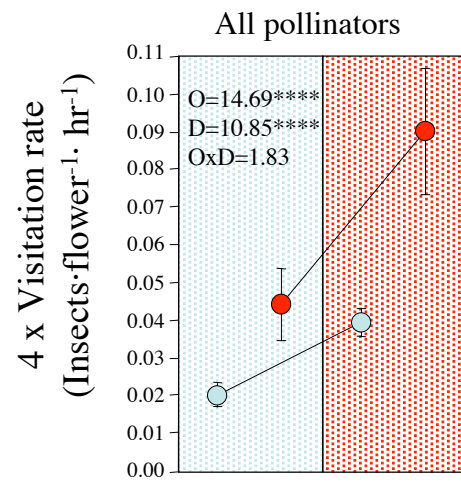
Maladaptación

Una posible definición:

Under a teleonomic research program, 'maladaptation' can be defined as prevalence in a population of a 'strategy' (a form of a phenotype), that does not lead to the highest relative fitness of the strategies in the allowed set. This viewpoint has



Maladaptación



Maladaptación

Table 1 Examples of apparent and putative maladaptations. 'Apparent causes' include both ultimate and proximate (genetic) factors

Trait	Description	Apparent cause	Reference
Large fruits, poorly dispersed	Large fruits are not dispersed, rot under parent	Large mammalian dispersers went extinct	Janzen & Martin (1982)
Wood duck egg dumping frequency	Wood ducks engage in extremely high levels of egg dumping when using obvious nest boxes	Novel environment (nest sites much less hidden)	Reeve & Sherman (1993)
Fig wasps sex ratios	Wasp species under weaker sex-ratio selection show larger deviations from optimality	Weak selection	Herre (1987)
Spider behaviour	Spiders in riparian zone exhibit nonoptimal behaviour	Gene flow from surrounding desert	Riechert (1993)
Lack of paternal care	Duck species exhibit lack of male care where it is expected	Lag in response to selection?	Johnston <i>et al.</i> (1999)
Tit clutch sizes	Clutch sizes are maladapted to local habitat	Gene flow	Dhondt <i>et al.</i> (1990)
Transference	Females exhibit aspects of male secondary sexual traits	High positive genetic correlation between sexes	Muma & Weatherhead (1989)
Vestigial traits	Nonfunctional traits, present in functional form in ancestors	High genetic correlations?	Fong <i>et al.</i> (1995)
Lack of disease resistance	Selection for disease resistance but no response	High levels of selfing prevent independent evolution of traits	Parker (1991)
Gall form	Some species exhibit gall form of recent ancestors, and mismatch between gall form and life history	Lag in response to selection?	Crespi & Worobey (1998)
Thorax morphology	Large thoraces in wingless males that developed in environment where winged males developed	High genetic correlation?	Crespi (1988)
Toes in dogs	Large breeds of dogs often have an extra toe	Genetic correlation?	Alberch & Gale (1985)

Principales limitaciones al procesos selectivo y adaptativo

1) *Limitaciones genéticas y epigenéticas*

- Ausencia de heredabilidad
- Mutaciones
- Correlaciones genéticas
- Epistasis y no aditividad
- Ventaja del heterocigoto

2) *Limitaciones del desarrollo*

- Limitaciones construccionales

3) *Limitaciones ecológicas*

- Deriva genética
- Evolución con selección subóptima
- Flujo génico
- Selección fluctuante
- Regímenes selectivos complejos
- Covarianza ambiental
- Evolución críptica

4) *Limitaciones filogenéticas*

- Lastre filogenético
- Cambios históricos en el paisaje adaptativo

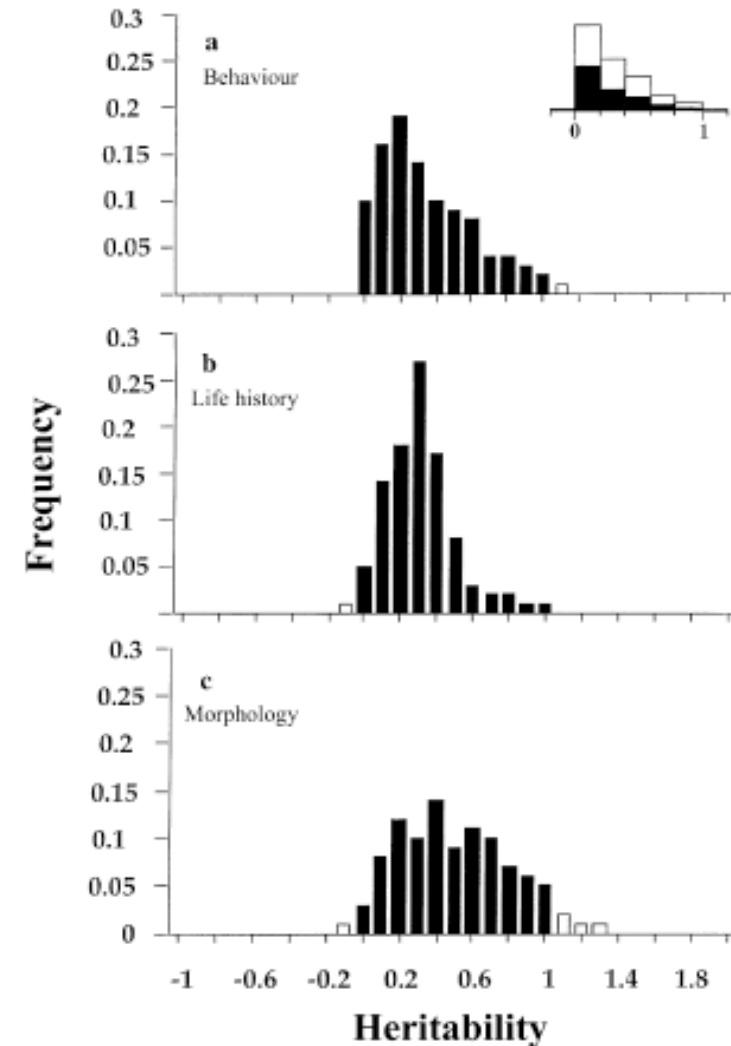


Limitaciones genéticas y epigenéticas

No heritability

El carácter puede no estar genéticamente programado, sino que puede ser resultado exclusivo del ambiente, o del aprendizaje. El carácter puede ser una consecuencia de las leyes de la física o de la química.

(<http://en.wikipedia.org/wiki/Heritability>)



Limitaciones genéticas y epigenéticas

No heritability



Table 2: Heritability estimates (h^2) and coefficients of additive genetic (CV_A) and residual variance (CV_R) in male and female collared flycatchers

Trait	$h^2 \pm SE$	CV_A	CV_R	r^2	n
Males:					
LRS	.07 \pm .06	16.9	62.1	100.00	...
LFP	.02 \pm .05	8.9	63.4	24.10 ^{***}	1,435
LSP	.15 \pm .06 ^{**}	15.0	36.4	15.11 ^{***}	1,471
Beak length	.47 \pm .10 ^{***}	2.1	2.0	.00	1,377
Beak width	.45 \pm .11 ^{***}	2.6	2.9	.01	804
Beak depth	.28 \pm .10 ^{***}	2.3	3.6	.26 [†]	808
Tarsus length	.47 \pm .07 ^{***}	1.9	2.0	.04	1,424
Wing length	.29 \pm .06 ^{***}	1.3	1.8	.66 ^{**}	1,447
First primary length	.57 \pm .08 ^{***}	3.6	2.6	.09	1,324
Tail length	.35 \pm .08 ^{***}	1.6	2.1	.01	1,345
Patch width	.41 \pm .07 ^{***}	5.2	6.3	.14	1,366
Patch height	.45 \pm .07 ^{***}	7.8	8.6	.03	1,367
Females:					
LRS	.21 \pm .06 ^{**}	29.1	55.7	100.00	...
LFP	.01 \pm .05	6.1	58.0	27.99 ^{***}	1,561
LSP	.00 \pm .06	.0	36.4	18.43 ^{***}	1,603
Beak length	.41 \pm .08 ^{***}	1.9	2.0	.11	1,500
Beak width	.47 \pm .09 ^{***}	2.5	2.7	.04	841
Beak depth	.76 \pm .25 ^{**}	3.7	1.8	.10	839
Tarsus length	.53 \pm .07 ^{***}	1.8	1.6	.16	1,548
Wing length	.47 \pm .06 ^{***}	1.5	1.3	1.08 ^{***}	1,577
First primary length	.59 \pm .08 ^{***}	3.3	2.4	.00	1,415
Tail length	.44 \pm .07 ^{***}	1.8	1.9	.62 [*]	1,450
Clutch size	.35 \pm .08 ^{***}	5.5	7.6	.58 [*]	1,601
Breeding time	.41 \pm .08 ^{***}	14.0	17.0	1.14 ^{**}	1,599

Note: Sample sizes used in analyses of genetic parameters as in table 1; LRS = lifetime reproductive success, LFP = lifetime fledgling production, LSP = life span; r^2 = percentage of variation in LRS explained by each trait; n = number of individuals used in analyses of relationship between LRS and trait variability.

Mutaciones

Se producen continuamente, y son al azar, no están dirigidas para aumentar la adaptación de un individuo. Muchas mutaciones tienen un efecto negativo sobre la capacidad de supervivencia y reproducción de los individuos. El resultado es que toda población presenta una carga de defectos génicos (*carga genética o mutacional*).

Carga mutacional: Es una carga genética producida por acumulación de mutaciones deletéreas

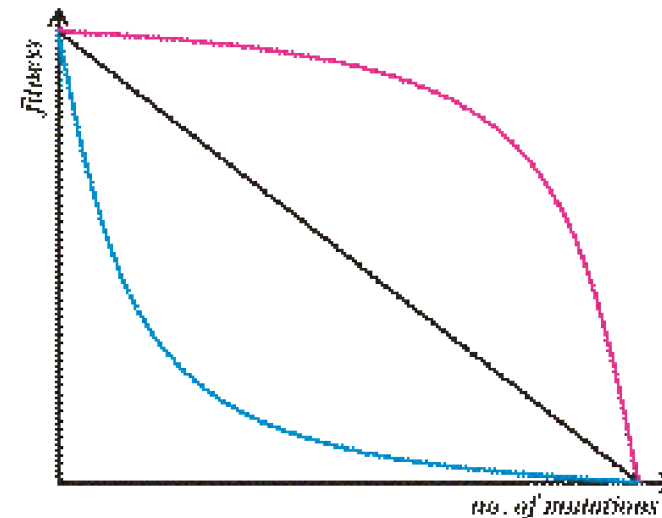
Carga genética: La probabilidad relativa de que un individuo promedio muera antes de reproducirse debido a genes deletéreos que posee.

(http://en.wikipedia.org/wiki/Genetic_load)

Epistasis y no aditividad de los efectos entre loci

Un rasgo puede estar determinado por más de un gen, y la selección sobre él se anulará por la intervención de otro gen que hará que el rasgo quede igual.

(<http://en.wikipedia.org/wiki/Epistasis>)



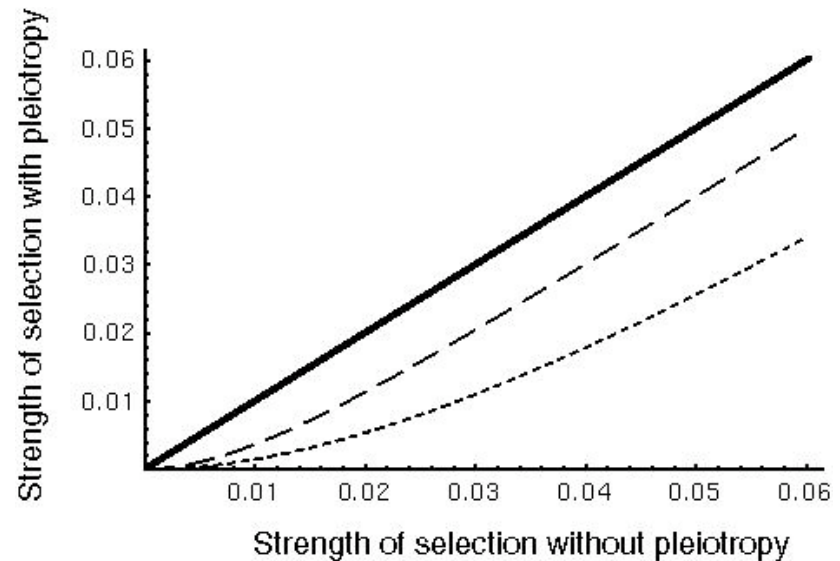
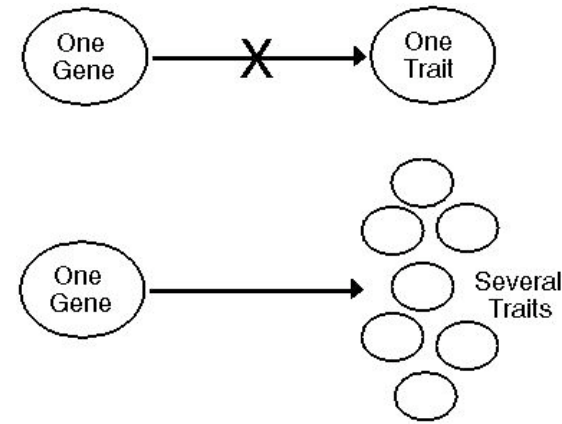
Correlación genética entre caracteres

La existencia de correlación genética entre caracteres puede deberse a:

Pleiotropía: La influencia de un gen en múltiples rasgos debido al resultado de rutas bioquímicas, reguladoras y de desarrollo complejas.

Desequilibrio de ligamiento: La existencia de un desequilibrio en la fase gamética entre genes afectando diferentes caracteres.

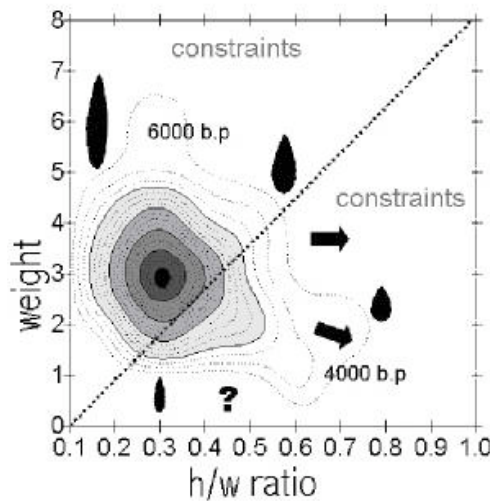
En ambos casos, la selección indirecta sobre un rasgo correlacionado puede disminuir la fuerza de la selección natural.



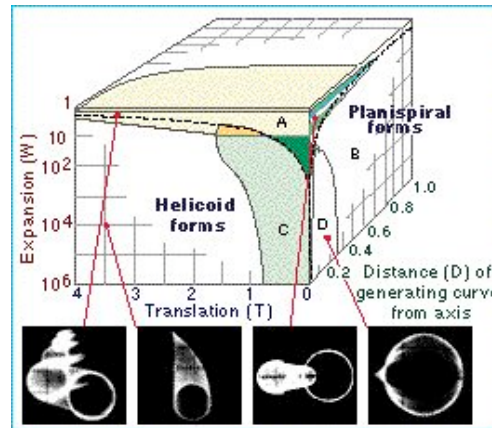
Limitaciones constructivas

Una limitación de desarrollo es un sesgo en la producción de variantes fenotípicas o una limitación en la variabilidad fenotípica causada por la estructura, naturaleza, composición o dinámica del sistema de desarrollo. Las limitaciones del desarrollo se han invocado para explicar la aparente estasis de los fenotipos a lo largo de millones de años por los paleontólogos, y la imposibilidad de las formas vivas de llenar el *morfoespacio* posible de formas alternativas. Sin embargo, esta aproximación no tiene en cuenta que:

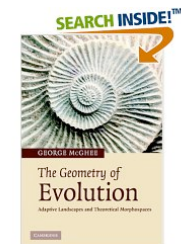
- 1) la selección natural puede ser la que origine esta ocupación del morfoespacio.
- 2) En el futuro se pueda rellenar el morfoespacio.



Artefactos lenticulares



Conchas de gasterópodos

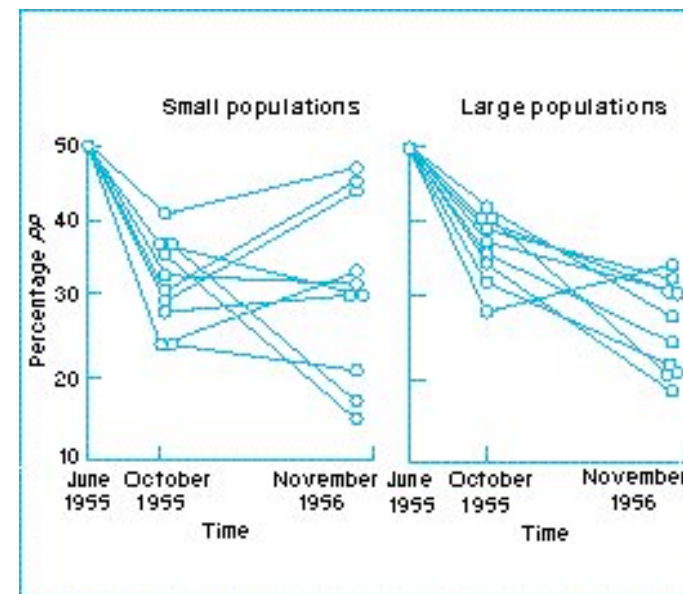
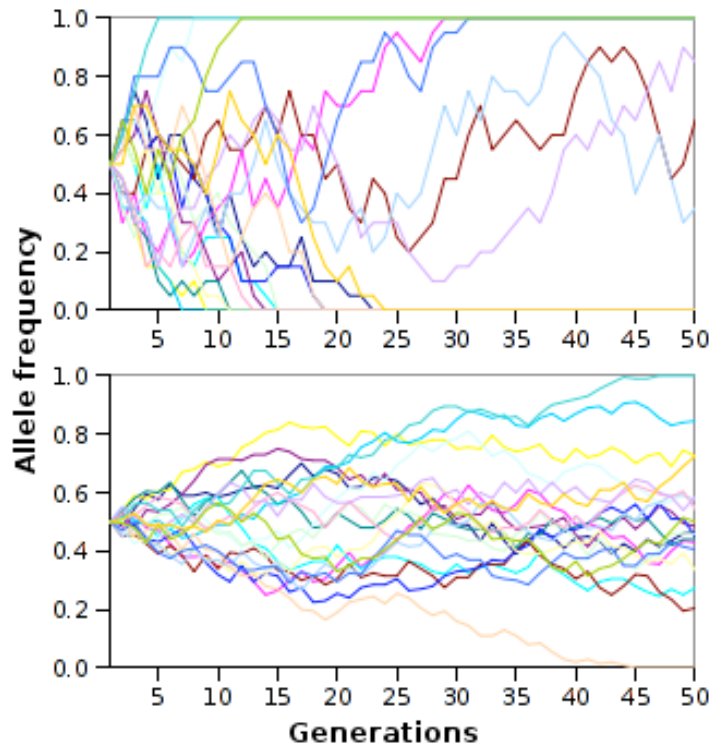


Limitaciones ecológicas

Genetic drift

When chance events preserve the survival of randomly selected organisms of a given population, and the resulting allele frequency of the descendant group differs statistically from the allele frequencies in the ancestral group, evolution can result from probabilistic phenomenon rather than selective pressures.

A shift in the frequency distribution of alleles over time which occurs as a consequence of sampling error is called **genetic drift**.



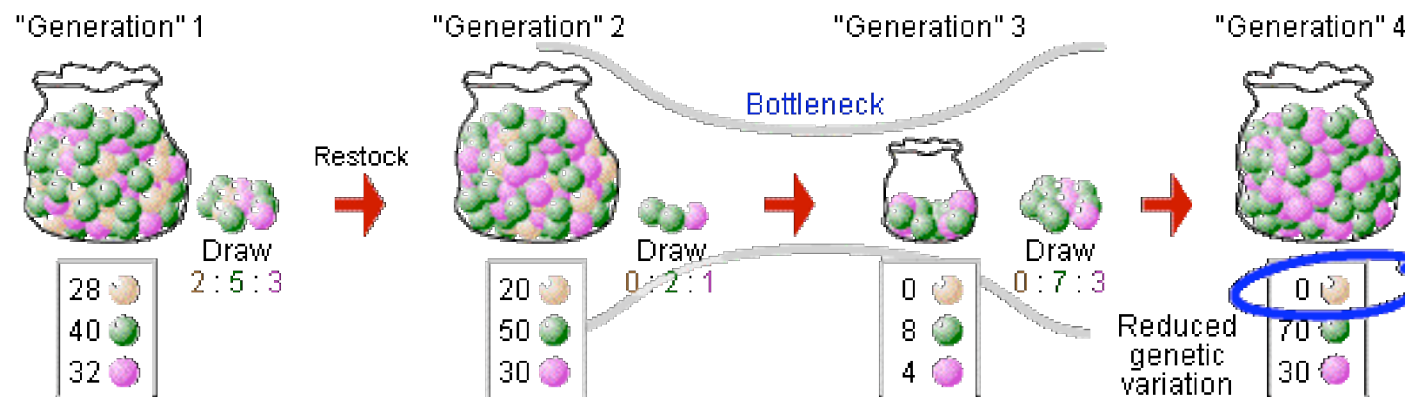
Small population size increases the probability of genetic drift

Evolución con selección subóptima Tamaños poblacionales diminutos.

Si se parte de un grupo reducido de individuos que no son una representación de la muestra poblacional, se pueden seguir rutas evolutivas que desemboquen en picos adaptativos subóptimos.

Bottleneck effect

La población de una especie sufre oscilaciones periódicas en su tamaño. En una de ellas se pasa el umbral de número de individuos por debajo del cual la muestra de individuos ya no es representativa de la población original

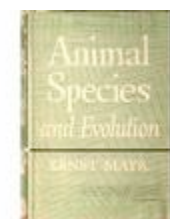
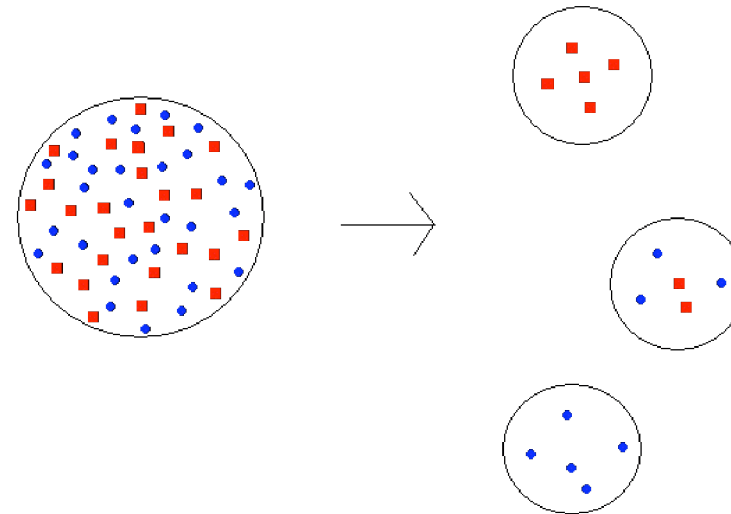


Founder effect

Founder effect refers to the loss of genetic variation when a new colony is established by a very small number of individuals from a larger population

In addition to founder effects, the new population is often a very small population and so shows increased sensitivity to genetic drift, an increase in inbreeding, and relatively low genetic variation.

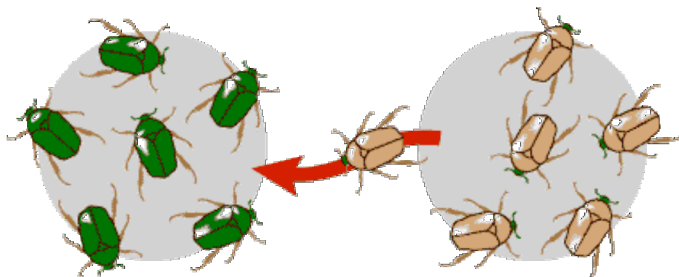
Reduced genetic variation means that the population may not be able to adapt to new selection pressures, such as climatic change or a shift in available resources, because the genetic variation that selection would act on may have already drifted out of the population.



Gene flow

El entrecruzamiento entre individuos pertenecientes a diferentes poblaciones produce hibridaciones que "diluyen" el efecto adaptador local en una población a un ambiente local (carga de migración). El flujo génico es lo que determina el tamaño "real", en términos de individuos que intercambian genes, de una población. La presencia de maladaptaciones también es conclusivo de áreas sumideros. En áreas sumidero las poblaciones pueden estar maladaptadas de forma estable porque los fenotipos no provienen de ese ambiente sino de otro que puede diferir en las presiones selectivas.

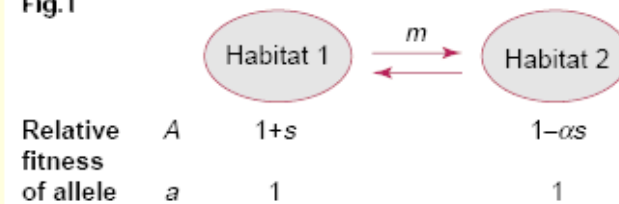
Hay selección, pero no hay evolución.



Box 1. Migration–selection model with two demes and two alleles

Figure 1 illustrates a model [a] where allele *A* has an advantage *s* over allele *a* in habitat 1 and a disadvantage αs in habitat 2. A fraction *m* (the migration rate) of individuals from each habitat is exchanged each generation. With antagonistic environmental effect ($\alpha > 0$), *A* is favorable in one habitat and *a* in the other. If migration is strong enough relative to selection (*m/s* larger than a critical value), the allele with the largest fitness averaged over both habitats will tend to become fixed (e.g. it will be *A* if $0 < \alpha < 1$ and $s > 0$). The critical value for *m/s* is $\alpha / |1 - \alpha|$, which increases when the two alleles are on overall equally fit (α close to 1). If *m/s* is less than this critical value, a polymorphism is maintained by a balance between migration and selection. If *m/s* is greater than this critical value, the best overall allele 'swamp' the other.

Fig. 1



If α is negative then *A* is either deleterious or advantageous in both habitats, and recurrent mutation is necessary to maintain a polymorphism. I considered here only the interaction between allelic effect and the environment. However, fitness can also depend on the interaction between alleles at the same or different loci. For instance, if selection occurs on diploids, marginal over- or underdominance can produce other types of stable polymorphism among habitats.

Reference

a Bulmer, M.G. (1972) Multiple niche polymorphism. *Am. Nat.* 106, 254–257

Fluctuating selection

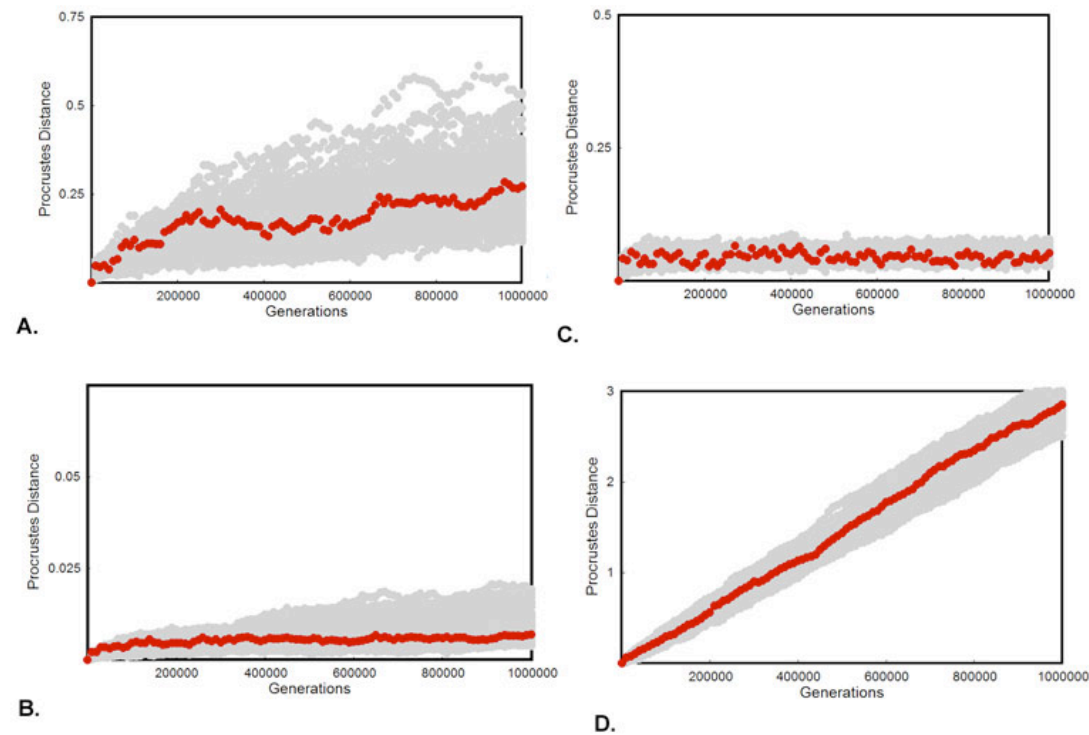
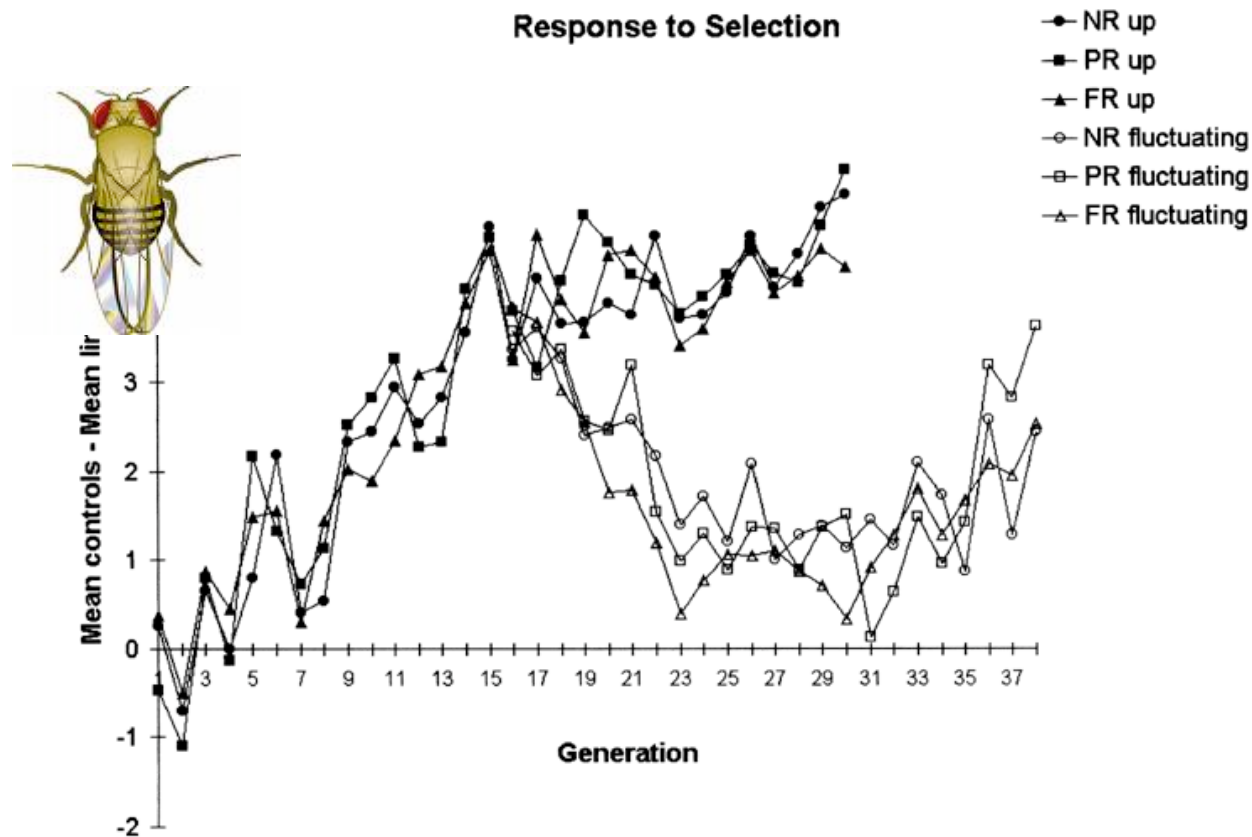


Figure. Comparison of morphological divergence under different evolutionary models. **A.** Randomly fluctuating selection. **B.** Random drift ($N_e = 70$). **C.** Stabilizing selection. **D.** Directionally biased selection.

Fluctuating selection



The mean response to selection in the different selected lines over generation number. The geotaxis phenotype attributed to each fly was the number of the vial into which it emerged from the maze. Thus flies arriving in the upper vial (exhibiting negative geotaxis) had a score of 1, and flies in the lowest vial (exhibiting positive geotaxis behavior) had a score of 10. For this figure, the mean geotaxis score calculated over the five replicates was subtracted from the mean of the controls. FR up, PR up, and NR up lines were selected for negative geotaxis over 30 generations. At generation 15, each selected line was used to generate new lines referred to as FR fluctuating, PR fluctuating, and NR fluctuating. These fluctuating lines were selected for positive geotaxis for 15 generations followed by selection for negative geotaxis for eight more generations.

Environmental covariance

Cualquier rasgo fenotípico es una combinación de componentes genéticos y ambientales. La selección en un rasgo heredable no resulta en evolución si la selección actúa sobre el componente ambiental no heredable. En este caso, el rasgo no se relaciona directamente con el fitness, sino a través de una variable ambiental no medida

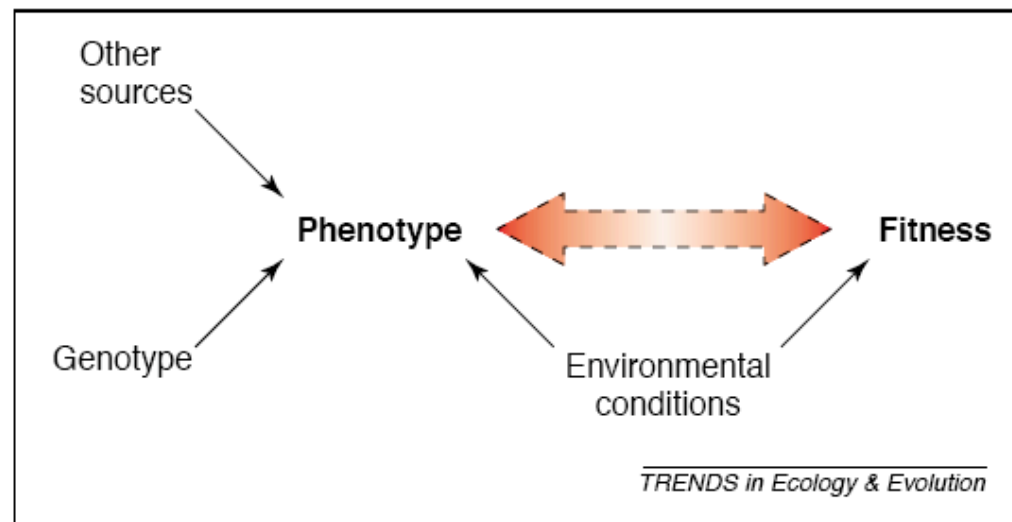
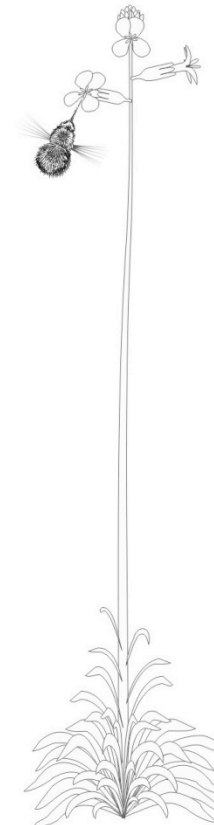
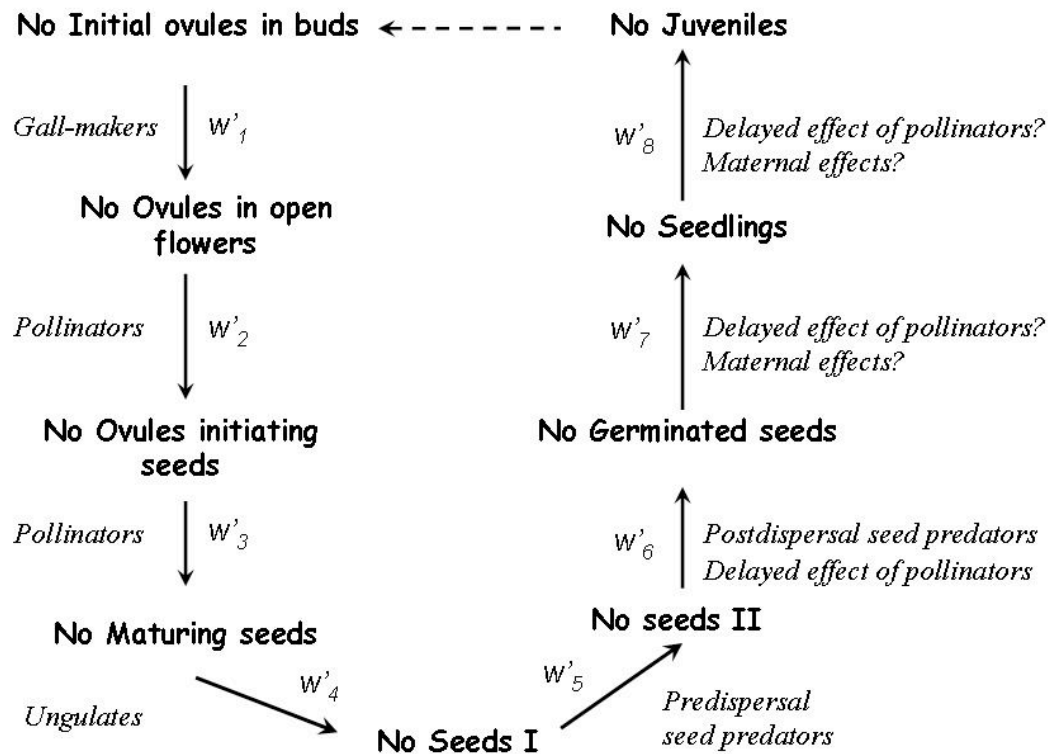


Fig. 1. How environmental covariance can generate a biased impression of selection on a phenotypic trait. The phenotype of an individual is determined by its genotype and by environmental conditions, and possibly by other factors. Environmental conditions (or an environmentally determined trait, such as nutritional state) are correlated both with the expression of the phenotypic trait and with fitness, giving the impression of selection on the trait. Single-headed arrows show causality, and the double-headed arrow shows the resulting statistical correlation between fitness and the trait.

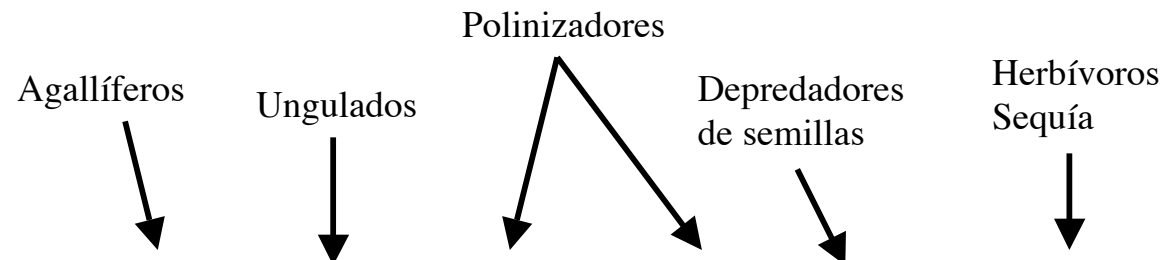
Complex selective regimes

La existencia de más de una presión selectiva actuando sobre un determinado rasgo, etc. El diseño de un organismo debe ser un compromiso entre diferentes necesidades adaptativas, y estudiarlas por separado nos dará una idea equivocada del grado de adaptación de cada rasgo. Estas diferentes presiones selectivas pueden actuar sobre diferentes componentes del fitness, lo que puede generar *conflictos selectivos*.

Fig. 1



Maladaptación



	w_1	w_2	w_3	w_4	w_5	w_6	w_7	w_{gem}
	β	β	β	β	β	β	β	
Altura escapo	0.011±0.144	0.047±0.035	0.075±0.056	0.055±0.065	-0.009±0.074	0.126±0.180	0.126±0.180	0.066±0.122
Número de escapos	0.034±0.019	0.0148±0.033	-0.064±0.054	-0.050±0.062	-0.028±0.072	-0.252±0.173	-0.252±0.173	-0.117±0.117
Diámetro de escapos	0.008±0.018	-0.059±0.038	-0.066±0.061	-0.179±0.071	-0.224±0.081	0.112±0.197	0.112±0.197	0.054±0.134
Número de flores	0.732±0.021	0.853±0.039	0.735±0.063	0.775±0.073	0.848±0.083	0.261±0.201	0.261±0.201	-0.114±0.137
Longitud de pétalo	-0.007±0.021	0.127±0.055	-0.161±0.089	-0.141±0.104	-0.135±0.118	-0.524±0.289	-0.524±0.289	-0.587±0.197
Diámetro floral	0.039±0.031	0.130±0.055	0.204±0.089	0.236±0.103	0.183±0.117	0.533±0.286	0.533±0.286	0.512±0.194
Tubo corola	-0.024±0.030	0.040±0.039	0.098±0.063	0.205±0.073	0.262±0.084	0.347±0.204	0.347±0.204	0.193±0.140
RW1	0.021±0.022	0.032±0.032	0.086±0.052	0.064±0.060	0.064±0.068	-0.009±0.166	-0.009±0.166	0.069±0.112
RW2	-0.001±0.018	0.014±0.031	0.005±0.051	-0.016±0.059	-0.006±0.067	0.446±0.163	0.439±0.163	0.299±0.112
RW3	-0.011±0.017	-0.047±0.032	-0.050±0.052	-0.016±0.060	-0.00±0.068	0.082±0.166	0.082±0.166	0.038±0.113
RW4	0.004±0.018	-0.017±0.033	-0.053±0.053	-0.109±0.062+	-0.100±0.070	-0.024±0.171	-0.024±0.171	0.021±0.118
R ²	0.909	0.794	0.526	0.506	0.504	0.462	0.06	0.06
F	173.7****	67.4****	20.1****	16.5****	14.0****	13.9****	2.18**	2.04**

Evolución críptica

Un presupuesto asumido en la mayoría de los estudios longitudinales diseñados para investigar cambios microevolutivos es que el ambiente permanece constante. Sin embargo, si el ambiente cambia al mismo ritmo que el cambio evolutivo, es posible que la respuesta genética se vea enmascarada por un cambio opuesto en el ambiente. El fenotipo no cambia, aunque sí el valor familiar. Y esto ocurre porque hay una fuerte covarianza negativa entre ambiente y genotipo. Lo que ocurre es que el componente ambiental disminuye a la misma tasa que aumenta el componente genético del rasgo, que como consecuencia no varía.

El tamaño de puesta en el ánsar nival es heredable y bajo selección direccional positiva. Pero este rasgo no cambia porque un incremento en tamaño de puesta aumenta el tamaño poblacional y dispara procesos denso-dependientes. Como los fenotipos hijos comparten el mismo rasgo que los padres, sufren más este factor ambiental.

La conclusión es muy interesante. *“Muchas transiciones evolutivas pueden consistir en cambios no visibles al nivel del fenotipo”*.

Cryptic evolution in a wild bird population

J. Merilä^{*}, L. E. B. Kruuk[†] & B. C. Sheldon^{‡§}

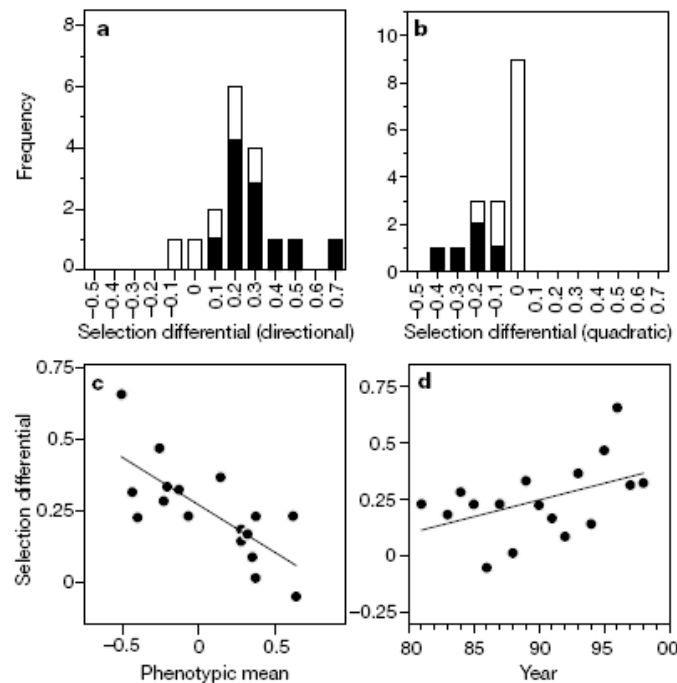


Figure 1 Patterns of natural selection on condition index of nesting collared flycatchers from 1981 to 1998. **a**, Distribution of directional standardized selection coefficients observed in each year. **b**, Distribution of quadratic standardized selection coefficients, with negative values indicating stabilizing selection. **c**, Relationship between mean condition index and intensity of directional survival selection across different study years. **d**, Intensity of directional survival selection on body condition index as a function of time. In **a** and **b**, the shaded proportions of bars indicate selection coefficients significantly ($P < 0.05$) different from zero.

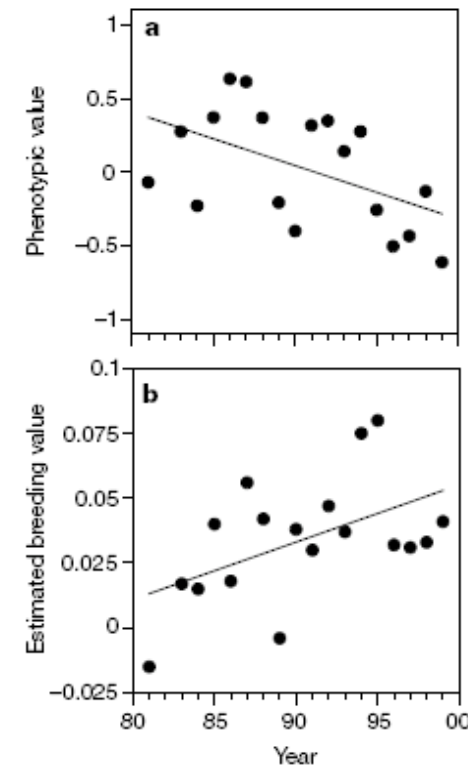


Figure 2 Changes in condition index over time in the collared flycatcher population from 1981 to 1999. **a**, Mean phenotypic value of condition index. **b**, Mean estimated breeding value of condition index. See text for statistical tests.

Limitaciones filogenéticas

