UNA NUEVA SÍNTESIS EVOLUTIVA: EL REGRESO DE LA COMPETENCIA Y LA ADAPTACIÓN.

SCHLUTER, D.

The Ecology of Adaptive Radiation. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido. 288 páginas. 2000. ISBN 0-19-850523-1.

"How have all those exquisite adaptations of one part of organisation to another part, and to the conditions of life, and of one distinct organic being to another being, been perfected?"

C. R. Darwin (1859)

El que las especies existentes posean características de estructura y función "apropiadas" para persistir o invadir un ambiente específico, mismas que denominamos adaptaciones, había sido notado ya por naturalistas de los siglos XVIII y XIX. La primera explicación evolutiva ofrecida por Jean Baptiste Lamarck es históricamente de gran relevancia, aun cuando el mecanismo de origen y mantenimiento de las adaptaciones fuera incorrecto. El genio de Charles R. Darwin (1809-1882) propuso la teoría de la selección natural como el proceso *sine qua non* responsable de la evolución adaptativa de las especies. En cualquier población, en cualquier tiempo y en un ambiente específico, la selección favorece a los fenotipos que por término medio tienen un éxito reproductivo mayor. Sin embargo, el grado de ajuste de los organismos a su ambiente en términos de estructura, función y ecología pueden estar lejos del óptimo. La evolución por selección natural que *reduce la diferencia entre el óptimo ambiental y el status actual de la población es la evolución adaptativa*, y por tanto hace necesaria lo que Darwin denominó "la lucha por la existencia". La lucha por la existencia implica que las presiones selectivas

sobre los fenotipos las ejercen directamente los factores del ambiente físicos (como el clima) o bien bióticos (como los depredadores y los competidores). En este sentido, los fenotipos favorecidos serán aquellos mejor "equipados" para confrontar las condiciones físicas o bien a los depredadores, parásitos o competidores, y tener éxito reproductivo. Darwin intuyó que, directa o indirectamente, la competencia es un *fenómeno universal* en la naturaleza y que sólo los fenotipos de la población con un mejor "ajuste" al ambiente dejarán descendencia. Esto es el motor de la evolución fenotípica adaptativa.

Existe una clase especial de evolución adaptativa que se aprecia en el registro fósil y en la diversidad existente: la proliferación de especies con características fenotípicas y funcionales distintivas. Este fenómeno ha sido denominado *radiación adaptativa* (Simpson, 1953), y por primera vez ha recibido un tratamiento detallado (Schluter, 2000).

Orígenes

Simpson (1953) definió a la radiación adaptativa como "la divergencia más o menos simultánea de numerosas

líneas de un tipo adaptativo similar, a otras zonas adaptativas divergentes". Cuatro características distinguen a una radiación adaptativa: 1) *ancestría común* de las especies, 2) *correlación fenotipo-ambiente*, 3) *utilidad* de los caracteres fenotípicos involucrados, y 4) eventos de *especiación rápida*. En otras palabras, una radiación adaptativa se reconoce por el origen reciente de muchas especies a partir de un ancestro común, y porque está determinada por la adaptación. El beneficio de tales adaptaciones puede ocurrir si se invaden ambientes ausentes de competidores, como en una isla nueva, o cuando se origina una adaptación novedosa para la cual no existen otros organismos que la posean y por lo tanto no hay competencia.

La obra que aquí reseñamos es realmente muy importante por dos razones. La primera es que ésta es la primera revisión actualizada y crítica del avance en el área, que permite sintetizar las ideas centrales de la ecología de poblaciones, en particular el papel de la competencia y otras interacciones poblacionales, con la biología evolutiva, en particular con los procesos de adaptación y especiación. Así, esta obra es una piedra fundamental en el camino a la

síntesis de la ecología y la evolución. Por otra parte, en un país de “megadiversidad” como es México, estas ideas nos pueden llevar a entender en última instancia las causas de esta gran diversidad.

Las ideas centrales sobre la radiación adaptativa surgen de Darwin y de los autores de la Síntesis Moderna: David Lack y su estudio de los pinzones de Darwin (1947), Dobzhansky y su síntesis sobre la genética de las poblaciones naturales usando como modelo a las moscas del género *Drosophila* (1937), Sewall Wright (1932) y su idea de la *topografía adaptativa* (la teoría del “Shifting Balance”), los conceptos de especies de Ernst Mayr (1942), las ideas sobre adaptación y macroevolución a partir de datos paleontológicos de Simpson (1953), y las diversas ideas sobre competencia y diversidad de Edward O. Wilson (1959, 1961) y de Robert MacArthur (1972).

El libro

El libro de Dolph Schluter es una síntesis muy satisfactoria de los avances en los últimos 50 años en Ecología Evolutiva y de Poblaciones. A diferencia de los tiempos en que se forjó una síntesis moderna pero que adolecía de evidencia sólida y abundante sobre evolución adaptativa (Nuñez-Farfán y Schlichting, 2001), actualmente existe una gran cantidad de datos acumulados en los últimos 30 años. Estos datos incluyen gran cantidad de experimentos, análisis cuantitativos y teoría, a la par de datos sobre “relojes moleculares” y filogenias, que permiten demostrar radiaciones adaptativas muy recientes y que la competencia y la selección natural han jugado un papel fundamental en su generación. Dolph Schluter estudió, junto con el grupo de Peter R. Grant, uno de los ejemplos de radiación adaptativa más bellos y de importancia histórica en ecología evolutiva, como lo es la evolución de

los “pinzones de Darwin”. Por ello y por su conocimiento teórico de la teoría evolutiva y su aproximación experimental al estudio de la adaptación, D. Schluter es el evolucionista idóneo para abordar el análisis de la radiación adaptativa. Esto se constata en el libro que nos ocupa.

En el capítulo primero se introducen las ideas y los conceptos que aborda la obra, usando ejemplos clásicos como el de los pinzones de Darwin, la “alianza de las silverswords” (un grupo de compuestas Hawaianas pertenecientes a tres géneros: *Dubautia*, *Wilkesia* y *Argyroxiphium*), y los peces cíclidos de los grandes lagos africanos. También se explican las supuestas tendencias esperables de una radiación adaptativa como la evolución de especies especialistas a partir de *generalistas*. Más importante aún, introduce los tres procesos principales de la llamada “teoría ecológica”: 1) que las especies o poblaciones usan distintos recursos en varios ambientes produciendo *diferencias fenotípicas*, 2) que la divergencia fenotípica es el resultado de competencia por los recursos (*oportunidad ecológica*), y 3) que la especiación ecológica produce *diferenciación de nicho*.

Las definiciones formales de radiación adaptativa y otros conceptos ecológicos-evolutivos (nicho, ambiente, etc.) son revisados en el siguiente capítulo, donde se analizan los cuatro criterios mencionados arriba para detectar una radiación. También revisa el uso de filogenias y métodos relacionados para detectar asociaciones entre caracteres y ambientes (o sea los famosos métodos comparativos), y para definir si las tasas de especiación son efectivamente rápidas. Como ejemplos se revisan los estudios recientes de adaptación en animales (pinzones de Darwin, lagartijas *Anolis* en el Caribe) y plantas, en particular sobre biología reproductiva realizados en las Américas (*Dalechampia*, *Aquilegia*, *Encelia*) y en Hawaii

(*Dubautia*, *Schideia*). El capítulo señala algunas limitaciones de estos estudios, como el definir la magnitud de la divergencia necesaria para ser considerada de significancia, o sobre la poca replicación que llegan a tener los patrones.

El capítulo tres discute si existen o no patrones generales en una radiación adaptativa. Por ejemplo, si es común que a partir de especies generalistas se deriven muchas de especialistas. Aunque éste parece ser el caso, existen grupos para los cuales no siempre es claro. Tanto en aves como en plantas existe ambigüedad respecto a los patrones esperados. Por ejemplo, para las aves se sugirió que primero debería ocurrir aislamiento de hábitat para posteriormente divergir en alimentos; para las plantas polinizadas por animales especialistas, se pensó que primero ocurre la divergencia en las flores y estructuras reproductivas y luego en los caracteres vegetativos; para las plantas polinizadas por viento o animales generalistas, se sugirió un patrón en el sentido inverso. También se discuten las “radiaciones replicadas”, donde radiaciones similares han tenido lugar en varios lugares. Tal es el caso de peces de lagos posglaciales, donde a partir de una especie usualmente surgen dos, una que se especializa en alimentarse de plancton en la superficie y otra del bentos en el fondo. En lagartijas del género *Anolis* en el Caribe, se ha observado la existencia de diversos “ecomorfos” en distintas islas (*v.gr.*, las que viven en ramas, en el tronco, etc.), aun cuando son distintas especies en cada isla. Por último, discute la existencia de otras supuestas correlaciones macroevolutivas entre la diversidad de especies y la diversidad morfológica en trilobites, mamíferos y aves.

En el siguiente capítulo se revisan con cuidado los aspectos ecológicos de los “*selection landscapes*” (paisajes selectivos) de Simpson, equivalentes a la topografía adaptativa de Wright, y de cómo operarían la selección y la

competencia en ellos. Se analizan algunas alternativas para “moverse” dentro de los picos adaptativos y entre ellos. Por ejemplo, está la idea teórica de que las especies podrían evolucionar a lo largo de “*adaptive ridges*” (crestas adaptativas): si el pico adaptativo fuera una cresta con igual altitud en distintas combinaciones fenotípicas (y genéticas) de las especies, la deriva podría “sacar” a las especies de su óptimo fenotípico anterior. Pero debido a que existe selección intensa en la cresta, las poblaciones regresan al mismo nivel de adaptabilidad aunque en otro punto de la cresta. De esta manera, la divergencia entre especies es promovida por deriva y selección. Otra posibilidad es que la competencia no sea lo suficientemente intensa o demasiado variable y por lo tanto no sería la presión selectiva la que guíe la evolución adaptativa. Se discute el curioso fenómeno de la “competencia aparente”: cuando dos especies (A y B) comparten un depredador, un aumento en la densidad de A puede hacer que aumente la actividad del depredador, y de manera indirecta afectar a la especie competidora B. Esto podría generar desplazamiento de caracteres entre los dos competidores y favorecer asimismo la especiación en los depredadores. Sin embargo, no es seguro que la divergencia ocurra, e inclusive podría ocurrir convergencia adaptativa si ambas especies desarrollan mecanismos defensivos similares. También discute otros mecanismos alternativos a la competencia, lo mismo que procesos de especiación no ecológica (mediada por otras razones, como el azar o la poliploidía). Para terminar el capítulo, analiza la selección sexual, que puede generar diferencias que inicialmente no aumentan la adaptación al medio, o bien, si primero se forman las especies por razones no ecológicas y luego éstas se adaptan a nichos diferentes. Éste permanece como un tópico altamente especulativo.

El capítulo 5 contiene trabajo origi-

nal y de revisión, aunque ésta última no exhaustiva, de la selección natural divergente entre ambientes. Considera que el uso de experimentos de trasplantes recíprocos es el mejor método para analizar esta divergencia. En particular, discute cuatro ejemplos, uno en plantas, otro en caracoles, uno más en peces y otro en áfidos (*Encelia*, *Littorina*, *Gasterosteus*, *Acyrtosiphon*). Los experimentos de trasplantes recíprocos permiten evaluar cómo es la adecuación de las poblaciones en su ambiente nativo y en el foráneo. Asimismo, permiten detectar compromisos (“*trade-offs*”) en el desempeño de los organismos en distintos ambientes. Bajo el supuesto de que la adaptación por selección a un ambiente impide a una población ocupar otro ambiente donde su adaptabilidad es deficiente, los trasplantes recíprocos permiten detectar interacciones entre genotipos (o poblaciones) y el ambiente. Schluter encuentra que un número importante de los casos revisados demuestran interacciones significativas y apoyan la hipótesis de especialización y divergencia adaptativa entre ambientes. Simultáneamente, un número menor de casos demuestran selección natural divergente, debido principalmente a que los métodos de análisis de la selección en caracteres cuantitativos en poblaciones contemporáneas se desarrolló en 1983 (Lande y Arnold, 1983; Núñez-Farfán, 1993). Por último, discute el problema clásico de cómo, a partir de un pico adaptativo, se puede llegar a otros, ya que la selección natural lo impediría como demostró hace tiempo Wright. La conclusión, a partir de la evidencia, es que existen picos adaptativos múltiples y que la selección natural divergente es responsable de la diferenciación fenotípica entre poblaciones. En este sentido, los experimentos de perturbación han sido de gran ayuda y constituyen hoy día un método idóneo en ecología evolutiva.

Las interacciones entre especies y su influencia en la divergencia se tratan en otro capítulo. Para esto hace una breve revisión de la competencia y de los métodos empíricos para su análisis y la evidencia, lo que incluye una revisión de estudios que cumplen con uno de seis criterios. Es notable que la revisión abarca más de 200 especies. A pesar de una larga controversia, la evidencia señala que la competencia es una fuerza que no sólo está presente, sino que es determinante en la ecología y evolución de las comunidades biológicas. En este sentido, la idea de Darwin de que la competencia es el “motor” de la divergencia de caracteres es sustentada. Por último, revisa evidencias experimentales de otras interacciones, como la competencia aparente o mutualismos que degeneran en explotación.

Un análisis sobre la “oportunidad ecológica” es de lo que trata el capítulo 7. La expresión oportunidad ecológica hace referencia a las circunstancias en las que la competencia no existe por diversas causas, y por lo tanto quedan disponibles muchos tipos de recursos. Esto constituye el primer paso para el surgimiento de una radiación adaptativa. Analiza la evidencia empírica de “divergencia de caracteres” entre especies que habitan un ambiente, y los patrones de evolución que se producen. Ejemplos de esto se ofrece para el caso de peces en lagos depauperados, la convergencia a tamaños intermedios (supuestamente óptimos) de mamíferos en islas, y la tendencia evolutiva de las plantas a ser leñosas también en las islas. Posteriormente se revisan las ideas sobre especiación en islas. El capítulo termina con el análisis de cómo las “innovaciones clave” fomentan las radiaciones adaptativas cuando las especies competidoras no poseen dicha innovación. Un caso clásico lo constituyen los herbívoros una vez que han evolucionado un nuevo mecanismo de contra-defensa (eliminación, neutralización o desintoxicación de defensas de las

plantas) que les permite el libre acceso a huéspedes antes “intocables”.

Otro de los supuestos importantes de estas ideas es que la especiación es “ecológica”. Así, el capítulo 8 revisa ideas y evidencias sobre la especiación. Las ideas son: 1) que las poblaciones divergen por competencia y de estas divergencias surgen las diferencias que en última instancia conducen a la especiación; 2) que los genotipos intermedios están en desventaja y la selección termina reforzando esta especiación incipiente; o 3) que diferencias iniciales son ayudadas por la selección sexual. Sin embargo, las evidencias son vagas y confusas en este frente, y Schluter concede que toda esta área sigue siendo una de las partes menos entendidas de la radiación adaptativa.

La parte más técnica del libro se trata en el capítulo 9, donde se analiza formalmente la idea de Simpson de que la radiación adaptativa y la evolución en general siguen las “línea de menor resistencia”. Esta idea no se podía cuantificar ni entender en los tiempos de Simpson, pero Schluter ha desarrollado una serie de métodos basados en la selección natural en caracteres cuantitativos para analizarla, comparando la diferencia entre la dirección de la mayor varianza genética, g_{max} , y la dirección de la selección. En esencia, la idea es que la evolución fenotípica seguirá la ruta marcada por la covarianza genética entre caracteres y la selección, de tal manera que si se espera que la selección “suba” la población hasta el pico adaptativo más cercano, la covarianza genética entre el carácter bajo selección y otros con alta varianza genética impedirá que ocurra esto. Por lo tanto, la selección llevará a la población a otro pico adaptativo, o bien al mismo pero siguiendo otra ruta en la topografía adaptativa. Estas hipótesis son susceptibles de ser puestas a prueba y sería deseable, en el futuro, poner mayor atención al análisis no sólo del efecto de la selección natural sobre caracteres

individuales, sino también a la covariación entre caracteres. Análisis con datos de pinzones de Darwin y otros vertebrados, junto con algunos de *Brassica rapa*, sugieren que es una idea válida e interesante.

El último capítulo se llama “La ecología de la radiación adaptativa” y en él se resumen las ideas más importantes del libro, los avances recientes y los puntos que quedan sin entender. Estos se pueden condensar en: 1) necesitamos comprender mejor a la especiación, especialmente si generalmente es ecológica o no y cuándo, y 2) entender las bases de la adaptación y especiación con las nuevas herramientas genéticas: cuántos genes, cuáles y por qué son importantes.

Conclusiones

La obra de Schluter representa una exitosa síntesis de teoría y datos ecológicos y evolutivos sobre diferentes especies de plantas y animales, y por estas razones aporta más que lo que se podría esperar de su título. Consideramos que debiera ser una lectura obligada de estudiantes e investigadores interesados en la ecología y evolución. Sería deseable, por lo tanto, traducirlo y publicarlo en español. El único problema que le vemos al libro es el énfasis en enfocarse solamente en estudiar si un caso es radiación adaptativa, lo cual nos parece miope. Una radiación no-adaptativa podría ser igual o más interesante ¿cómo será posible tener muchas especies sin el “motor” de la competencia? Los estudios de la competencia y el desplazamiento de caracteres también son importantes por sí mismos, aunque en última instancia no conduzcan a radiaciones adaptativas.

Así, podemos concluir con las palabras de Schluter: “*La teoría ecológica ha sido una fértil guía para el estudio de la radiación adaptativa... Existen pocas dudas de que la teoría continuará funcionando como un punto*

de partida para nuevas investigaciones en los dramáticos episodios de especiación y diferenciación que han generado mucha de la diversidad ecológica de la tierra”.

Literatura citada

- Dobzhansky T. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, Nueva York.
- Lack D. 1947. *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lande R. y Arnold S. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* **37**:1210-1226.
- Mayr E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, Nueva York.
- MacArthur R.W. 1972. *Geographical Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Núñez-Farfán J. 1993. Selección en el campo: una revisión de la evidencia reciente. En: Núñez-Farfán J. y Cordero C. Eds. *Tópicos de Biología Evolutiva. Diversidad y Adaptación*. pp. 19-59. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Simpson G.G. 1953. *The Major Features in Evolution*. Columbia University Press, Nueva York.
- Wilson E.O. 1959. Adaptive shifts and dispersal in a tropical ant fauna. *Evolution* **13**:122-144.
- Wilson E.O. 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *American Naturalist* **95**:169-193.
- Wright S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proceedings of the 6th International Congress of Genetics* **1**: 356-366.

Luis E. Eguiarte y Juan Núñez-Farfán
Departamento de Ecología Evolutiva,
Instituto de Ecología,
Universidad Nacional Autónoma de México.
Apartado Postal 70-275, C.P. 04510,
México D.F., México.
fruns@servidor.unam.mx;
farfan@servidor.unam.mx