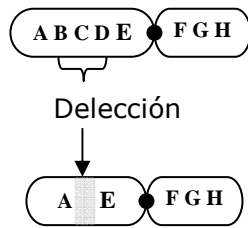


## Delecciones e Imprinting Genómico



Las delecciones son muy significativas en la medida en que los sujetos resultantes, al haber perdido un trozo de uno de los dos cromosomas homólogos, son hemigóticos (poseen una dosis génica de 1) para los genes allí ubicados (según el ejemplo, los genes B, C y D). Debido a las diferentes malformaciones y deficiencias que dichos sujetos desarrollan, queda demostrada

la necesidad de que los dos alelos de cada gen estén presentes para un desarrollo normal, **independientemente** de la característica de dominancia o recesividad de los mismos.

Imprinting genómico: Cuando a causa de una delección el modo de expresarse de un gen no se ajusta a lo establecido, puesto que los fenómenos de dominancia y recesividad no influyen, se habla de Imprinting genómico. En estos casos lo que determina el fenotipo será si el alelo escindido procede del padre o de la madre.

-**Síndrome de Prader Willy**: se da cuando el gameto que ha sufrido la delección es el masculino. Consiste en obesidad, apetito desmedido y retraso mental.

-**Síndrome de Angelman**: se da cuando la delección procede del óvulo o gameto femenino. Consiste en retraso mental grave, risa convulsiva y movimientos involuntarios.

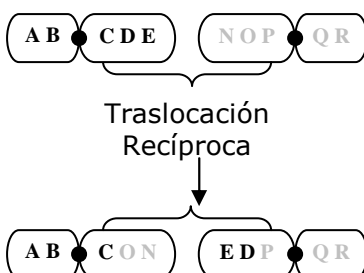
-**Mola**: se trata de una masa placentaria carente de feto, producida por la fecundación por un espermatozoide de un óvulo sin núcleo. Evidentemente en este caso todo el genoma procede del espermatozoide, el cual se duplica dando lugar a un número de cromosomas diploide normal (**46, XX**). El desarrollo de "la mola" resulta enormemente anómalo.

Estos hechos demuestran que el desarrollo normal requiere la presencia de los dos alelos de algunos genes, y que cada uno proceda de cada uno de los dos progenitores.

## Traslocaciones

Dado que las traslocaciones no suponen la pérdida o ganancia de ADN, se las considera **reordenaciones genéticas equilibradas**. Las más interesantes son:

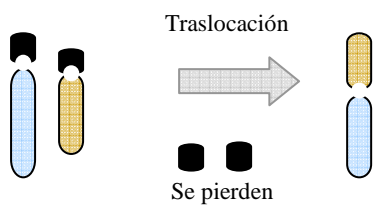
Traslocación recíproca:



Se trata de un intercambio de un trozo o fragmento de cromosoma entre dos cromosomas no homólogos. Estas variaciones en los loci de los genes involucrados no suelen producir efectos sobre el fenotipo. Sin embargo, presentan riesgos de provocar gametos desequilibrados, ya que dificultan el apareamiento de los segmentos homólogos durante la primera división meiótica, afectando a los **descendientes** si un gameto

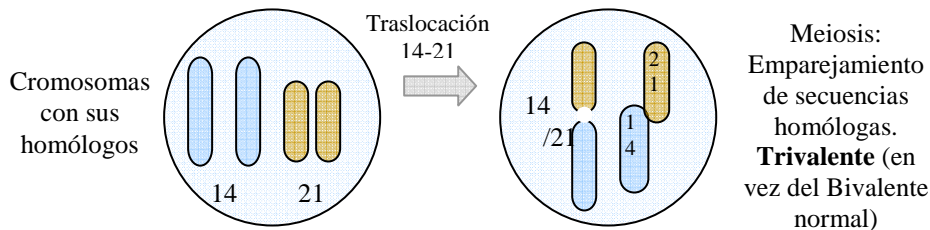
desequilibrado interviene en la fecundación.

Traslocación robertsoniana:

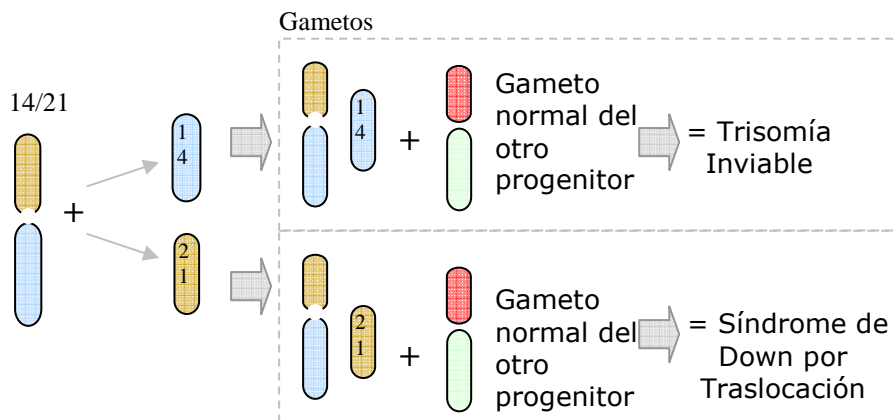


Consiste en la unión por el centrómero de los brazos largos de dos cromosomas acrocéntricos, con pérdida de los brazos cortos (los cuales portan una cantidad insignificante de ADN); Al fusionarse, en el cariotipo aparecen como uno solo.

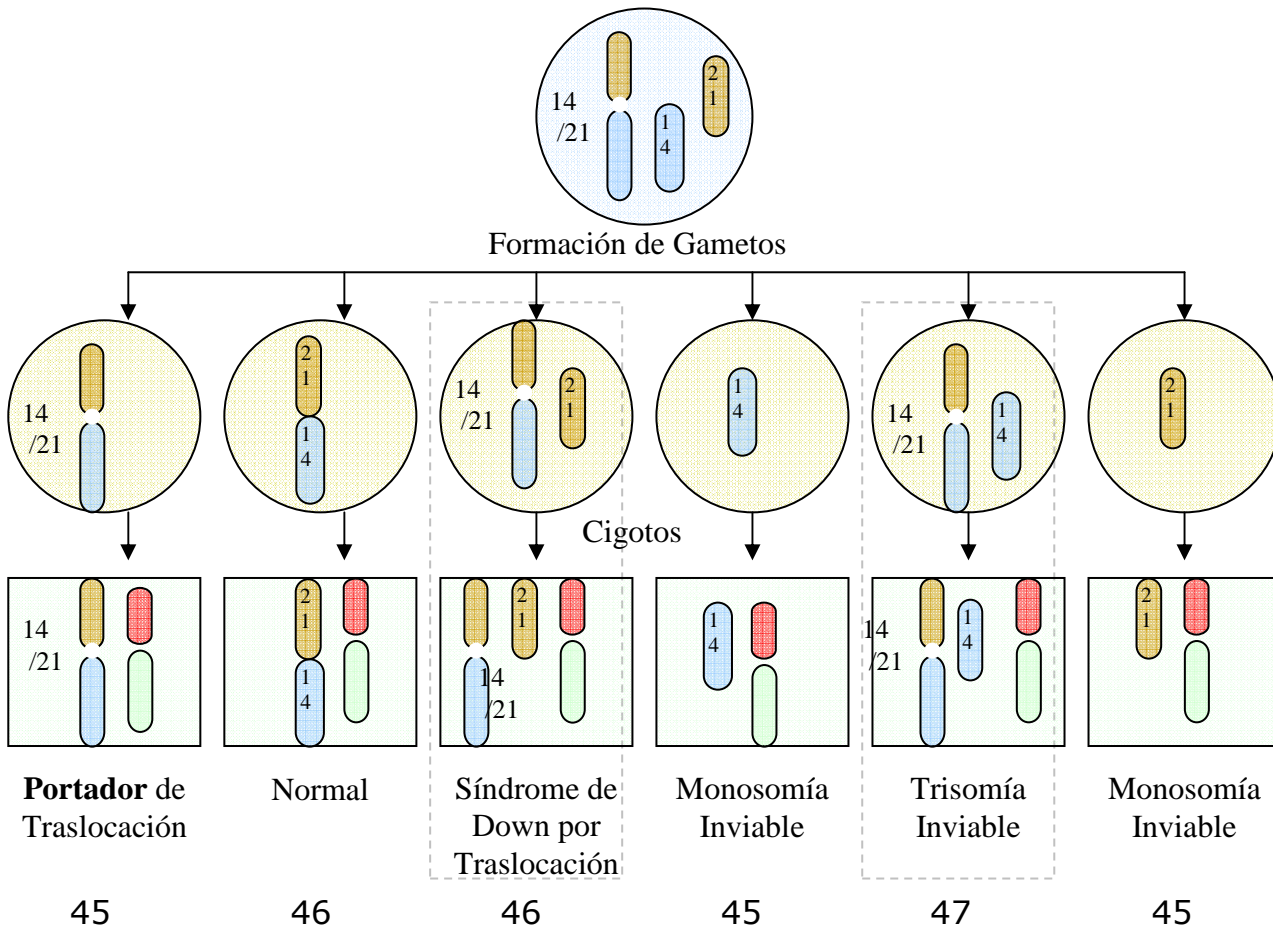
**-Traslocación robertsoniana 14-21:** En algunos casos del Síndrome de Down, el individuo no presenta la trisomía característica del cromosoma 21, sino un cariotipo normal ( $2n=46$ ).



Esto ocurre porque durante la gametogénesis (formación de gametos) de uno de sus progenitores, se produce una traslocación robertsoniana en los cromosomas 14 y 21. Cuando el gameto formado está compuesto por el cromosoma 14/21 (el que ha sufrido la traslocación), mas uno de esos dos cromosomas (el 14 o el 21), se producirá un apareamiento complejo de más de dos cromosomas. Al recibir el gameto normal del otro progenitor, el resultado será un cigoto con más material genético de lo normal. Si el cromosoma "extra" es el 14, se produciría una trisomía inviable y, si se trata del **21**, tendremos un sujeto con síndrome de Down por traslocación.



De la traslocación cromosómica 14-21 podemos obtener, además de los 2 vistos, 4 tipos de cigotos más (**6** cigotos en total -bivalente=4; **trivalente**=6- ), de los cuales:



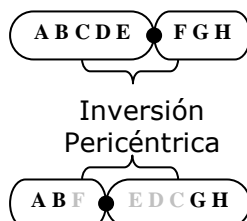
**-Importancia evolutiva:** La diferencia entre primates no humanos y la especie humana consiste en que los primeros poseen un número diploide de cromosomas igual a 48, en tanto que el número diploide humano es de 46. El estudio de los cariotipos ha demostrado que esta diferencia numérica puede deberse a la traslocación de dos cromosomas en la especie humana.

### *Inversiones*

Son un tipo de alteración cromosómica que supone un cambio en la orientación del ADN dentro del cromosoma. Las inversiones, al igual que ocurre en la traslocación, conllevan el que aparezcan dificultades en la recombinación meiótica durante el emparejamiento de homólogos. En el caso de la inversión, en vez de tratarse de emparejamientos complejos de más de dos cromosomas (traslocación), lo que ocurrirá será la aparición de bucles en aquellas zonas donde los homólogos no se complementen. Distinguimos dos tipos de Inversión:

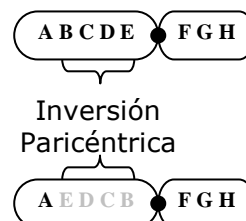
#### Inversión pericéntrica

Cuando el fragmento contiene el centrómero.

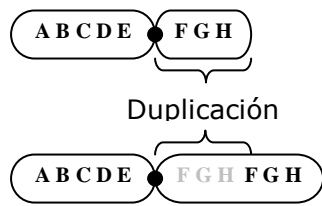


#### Inversión paricéntrica

Cuando no lo contiene



## Duplicaciones



Se Trata de la repetición de un fragmento de cromosoma. Uno de los mecanismos que pueden explicar la duplicación consiste en un apareamiento desigual entre cromosomas homólogos en la meiosis I, donde al aparearse, uno de los cromosomas "roba" un fragmento de su homólogo en lugar de

intercambiarlo.

**-Importancia evolutiva:** La duplicación es muy importante en el contexto de la evolución, ya que:

>Permite que las mutaciones en la copia duplicada no sean dañinas, puesto que el gen original permanece intacto

>Ofrece la posibilidad de que alguna mutación en la copia proporcione alguna ventaja adaptativa. Es el caso de las opsinas de los conos de la retina de los primates: mientras que la mayoría de los mamíferos son dicromáticos (ven dos colores), los primates vemos tres al poseer tres tipos de conos.

## TEMA 4

### LA EVOLUCIÓN

#### Antecedentes Históricos de la Teoría de la Evolución

Desde el eclipse de la cultura clásica hasta los siglos XVI Y XVII, la explicación bíblica del origen de las especies era la aceptada. Sin embargo, en los siglos XVI y XVII Nicolás Copérnico, Galileo Galilei e Isaac Newton revolucionaron la forma de pensar y ver el mundo de la gente de su época al poner de manifiesto que, ni la Tierra era el centro del universo, ni que éste era un lugar estático y hecho a nuestra medida. Estos hechos favorecieron el desarrollo del clima crítico necesario para la aparición de hipótesis naturales del origen de las especies.

Los naturalistas se dirimían entre:

El Transformismo radical: defendía que las especies surgían por generación espontánea.

El Creacionismo: abogaba por una concepción estática, sin cambio del mundo orgánico, acorde con la descripción bíblica.

**-Concepto tipológico de especie:** es el concepto al que se acogían los creacionistas, basado en la existencia de un diseño divino único e inteligente para cada especie. En él, la ordenación de especies atendía a la *scala naturae* de Aristóteles, en la cual se establecía una clasificación jerárquica ostentando el hombre el puesto más relevante; Nace así la

>**Taxonomía:** Ciencia que trata de catalogar, mediante una ordenación jerarquizada y sistemática, a cada especie.

Según avanzaba la Taxonomía, iban surgiendo nuevos datos que indicaban que dentro de una misma especie existían numerosas variantes que no se ceñían a ningún patrón o diseño. Además de esto, la interpretación de los fósiles como especímenes similares a las especies actuales, desmontaba los planteamientos creacionistas al demostrar una *continuidad* de la vida en la tierra (sin catástrofes bíblicas).

Todo ello, junto con las investigaciones abiertas en otras disciplinas, permitió a la ciencia natural de principios del s. XIX abandonar definitivamente los planteamientos creacionistas y contar con sólidos pilares para el desarrollo del estudio científico:

1. la estimación de la edad de la tierra en centenares de millones de años
2. la existencia en eras geológicas pasadas de seres vivos distintos de los actuales
3. la continuidad de la vida a lo largo de la historia de la Tierra
4. La evidencia de que las especies no son inmutables, sino que pueden experimentar variaciones incompatibles con la tesis del diseño previo.
5. Los seres vivos, a pesar de ser muy distintos entre sí, presentan características anatómicas y fisiológicas parecidas que permiten establecer relaciones entre ellos.

Con todos estos datos surge en 1809 la obra de:

**Lamarck**: *Philosophie zoologique*, en la que plantea la primera hipótesis de la evolución con cierto sustento científico. Lo que Lamarck propone, sin embargo:

-Se ajusta al *determinismo o finalismo materialista*

>cada organismo representa una línea evolutiva independiente cuyo origen no fue otro que la generación espontánea.

>En dicha línea independiente la evolución consistiría en la búsqueda del organismo por un estado de perfección en la que los fósiles constituyen antepasados imperfectos y no especies extintas.

-Está basado en *dos principios falsos*:

>**la función crea el órgano** (Ley del uso y desuso –el uso de una función permanece, mientras que el desuso de la misma la lleva a desaparecer): los órganos de un animal son consecuencia de sus hábitos y éstos, a su vez, resultado de la adaptación al ambiente. Es decir, es el propio organismo el que genera a voluntad los cambios necesarios para su propia adaptación.

>**la herencia de los caracteres adquiridos**: la adaptación es, por tanto, el medio, la herramienta de la evolución para la adquisición de nuevas estructuras y funciones que transmitirá a su descendencia con el fin de mejorar la especie. Por tanto, cualquier cambio que un organismo experimente como consecuencia de su experiencia vital pasará a la siguiente generación.

## Teoría de la Evolución

La teoría de la evolución representa el conjunto de leyes y principios que explican el origen de las especies, entendiendo el término evolución, no como progreso en una dirección determinada, sino como cambio en la diversidad y adaptación de las poblaciones de organismos o la transformación de unas especies en otras, sin más objetivo que el de mantenerse vivas generación tras generación.

Charles Darwin se preguntaba cuál era el mecanismo de la evolución y qué lo impulsaba. Para descubrirlo, realizó un viaje de casi 5 años en el que recopiló una ingente cantidad de muestras y observaciones geológicas, paleontológicas y biológicas. Los 25 años posteriores a su viaje trabajó sobre el material recogido, recopiló nuevas pruebas, diseñó experimentos para corroborar sus hipótesis y se nutrió de la información disponible en todos los campos relacionados, incluyendo las actividades de los criadores de ganado o la lectura de libros tales como *Principios de geología* o el *Ensayo sobre el principio de la población*, antes de dar gesta a la Teoría de la Evolución.

Viaje a bordo del Beagle: De su estancia en las Islas Galápagos Darwin observó que:

**1.** La existencia de variaciones dentro de una misma especie les permite enfrentarse a nuevas condiciones ambientales y adaptarse a nuevos hábitats, ocupando nichos ecológicos (concepto de hábitat y la utilización del mismo) que estaban vacíos.

**2.** El aislamiento geográfico propicia la consolidación de las nuevas variedades.

Por lo que, al contrario que Lamarck, concluyó que:

-El organismo no cambia para adaptarse a las nuevas condiciones, sino que, en la variabilidad natural que presenta una población, unas variedades resultarán más eficientes que otras en la utilización de los recursos.

-Ello provoca mayores posibilidades de supervivencia y la probabilidad de dejar mayor número de descendientes en la siguiente generación

-Posibilitando la diferenciación paulatina que conducirá a la aparición de una nueva especie.

Leyendo *Principios de Geología*, de Charles Lyell: En esta obra se establece que las leyes geológicas, al igual que el resto de las leyes naturales, son constantes y eternas, por lo que la mejor forma de explicar el pasado de la Tierra es recurriendo a los procesos naturales que observamos en la actualidad.

Leyendo el *Ensayo sobre el principio de la población*, de Thomas Malthus: En esta obra se pone de relieve la tendencia de las poblaciones a crecer desmesuradamente si las condiciones así lo permiten. Es decir, la explicación de que los individuos de cualquier población lleguen a la edad reproductiva en menor número de los que nacen, se halla en que éstos deben enfrentarse a:

-Recursos limitados

-Contingencias naturales:

>catástrofes ambientales

>depredadores

Con estos datos, Darwin publica al fin su obra

*El origen de las especies*: cuyos razonamientos se pueden resumir de forma sencilla:

**1.** Las poblaciones de seres vivos crecerían exponencialmente si todos los individuos que nacen pudiesen reproducirse

2. El crecimiento de las poblaciones tiene como límite la cantidad de recursos disponibles
3. Existe una gran variabilidad en todas las poblaciones no existiendo (dejando de lado los gemelos monocigóticos) dos individuos iguales
4. Gran parte de esa variabilidad es hereditaria
5. La limitación de recursos establece una lucha por la existencia en la que los individuos que porten rasgos que permitan afrontar mejor las condiciones adversas del entorno, tendrán más probabilidad de sobrevivir y reproducirse
6. Tras muchas generaciones, el proceso de la **selección natural**, que favorece la permanencia de unos rasgos y la eliminación de otros, irá produciendo un cambio gradual en las poblaciones que conducirá a la aparición de una nueva especie.

La genialidad de Darwin consistió en descubrir, junto con Wallace (codescubridor) un principio universal, simple y sencillo, como el de la selección natural. Sin embargo, dos cuestiones le quedaron pendientes a Darwin:

**La variabilidad** enfocada a aquellas diferencias que distinguen a un individuo de otro dentro de una misma especie, Darwin la atribuyó:

-Al azar

-Y, erróneamente como Lamarck, a la ley del uso y desuso, aunque no como consecuencia de un acto volitivo (a voluntad), sino como consecuencia impuesta por el cambio ambiental. Así, por ejemplo, el gran desarrollo de las ubres en las vacas era debido al ordeño continuado llevado a cabo por el hombre.

**La herencia biológica:** cuyos mecanismos desconocía, aunque sí la proponía como requisito indispensable para que una variación en la especie no muriese con el individuo que la porta.

## Teoría Sintética de la Evolución

En la primera mitad del siglo XX se suceden toda una serie de descubrimientos y aportaciones teóricas en el campo de la Genética, la Sistemática y la Paleontología que consolidan la teoría de la evolución por selección natural en la denominada Teoría Sintética de la Evolución.

La Genética: El redescubrimiento de las **Leyes de Mendel** permite afirmar que:

-las variaciones sobre las que actúa la selección natural tienen su origen en pequeños cambios producidos por mutación en el material hereditario.

-La consecuencia de estos cambios es la aparición de nuevos alelos que se heredan independientemente

-la actuación de la selección natural conduce a que unos alelos tengan mayor representación que otros en la siguiente generación

-ésta alteración continuada es una de las causas de la aparición de nuevas especies.

La Sistemática: Establece el concepto biológico de especie, la variación geográfica de la misma y la importancia del aislamiento geográfico en el origen de ellas.

-El **concepto biológico de especie** define a ésta como el conjunto de poblaciones naturales de organismos que forman una comunidad

reproductivamente aislada de otras comunidades de organismos. Siguiendo a este concepto:

>La variación geográfica: la especie se convierte en un conjunto de variedades distribuidas geográficamente que reflejan las diferentes adaptaciones a los ambientes locales por los que se distribuye.

>El aislamiento geográfico: Las barreras geográficas impedirán el intercambio de genes entre dos poblaciones de una misma especie. Si el período de tiempo del aislamiento es suficientemente largo, las posibles adaptaciones junto con el aislamiento reproductivo llevarán a la aparición de nuevas especies.

La Paleontología: La teoría de la evolución por selección natural aporta un nuevo marco para la interpretación del registro **fósil**, constatando que la evolución ocurre por la aparición de pequeñas variaciones.

## La Teoría de la Evolución y la Psicología

Las principales aportaciones que esta teoría hace al terreno del estudio del comportamiento es la siguiente:

La expresión de las emociones en el hombre y los animales, 1872: En este manual, Darwin resalta la gran importancia del estudio de la conducta a la hora de afrontar el de la evolución de los organismos:

-Describe por primera vez lo que luego se conocerá como pautas de acción fija.

-Analiza el significado biológico de la expresión involuntaria de las emociones en el hombre

-La uniformidad con que se expresan en todas las culturas los diferentes estados mentales.

-Resalta el valor que para la supervivencia tienen las emociones desde el punto de vista de sus propiedades motivadoras, llegando a la conclusión de que

>El miedo, al motivar al animal a favor de la cautela, favorece la preservación de la especie.

>La ira motiva a eliminar los obstáculos que se oponen a la supervivencia

>La actitud amistosa promueve la socialización.

Para Darwin, todos estos hechos se explican bajo la perspectiva de que las conductas tienen una lógica y subsisten las que tienen mayor valor adaptativo. Con todo ello

Contribuyó a la aparición de

-**Nuevas disciplinas psicológicas**: como la Psicología Comparada, la Etología, la Sociobiología, la Psicología Evolucionista, la Ecología del Comportamiento, el funcionalismo americano, la Genética de la Conducta, la Psicología Evolutiva o la Psicología Diferencial y los test de inteligencia.

-**El uso de modelos animales** en el estudio del comportamiento: Gracias a la Teoría de la Evolución se infiere:

>que parte del comportamiento y la mente de los animales eran equivalentes o análogos a los del hombre

>la similitud de las características anatómicas y funcionales del hombre y el resto de los animales.

## Mecanismos de la Evolución



## La Herencia a través de las Poblaciones

### Genética de Poblaciones:

-Se centra en un nuevo marco de referencia:

> **la población:** el grupo de individuos que se reproducen entre sí y viven en el mismo espacio tiempo y su

> **acervo génico:** el conjunto de todos los alelos de la totalidad de los genes de los individuos que componen esa población.

-El estudio que realiza permite analizar de forma precisa los cambios que ocurren en la variabilidad génica de las poblaciones y cuáles son los factores que los desencadenan.

-Para analizar esas variaciones estudia las modificaciones en las frecuencias genotípicas y alélicas.

### *Frecuencias Genotípicas*

Frecuencia genotípica: A la frecuencia relativa que tiene cada uno de los genotipos posibles de una población se le denomina de este modo.

Frecuencia absoluta: el número de individuos en los que está presente cada uno de los genotipos posibles.

Por ejemplo, supongamos que tenemos una población de 500 individuos en la que existe un gen con dos alelos que denominaremos  $A_1$  y  $A_2$ .

Teniendo en cuenta las leyes de Mendel, cada uno de los individuos de dicha población puede presentar uno de los siguientes genotipos:

$$A_1 A_1; A_1 A_2; A_2 A_2$$

-Consideremos que hay:

>250 individuos con el genotipo  $A_1 A_1$

>150 con el genotipo  $A_1 A_2$

>100 con el genotipo  $A_2 A_2$

-La frecuencia genotípica será:

$$\frac{250}{500} = \mathbf{0,5} \text{ para } A_1 A_1; \frac{150}{500} = \mathbf{0,3} \text{ para } A_1 A_2; \frac{100}{500} = \mathbf{0,2} \text{ para } A_2 A_2$$

En términos generales, si en una población de  $N$  individuos, existen  $d$  genotipos  $A_1 A_1$ ;  $h$  de  $A_1 A_2$ ; y  $r$   $A_2 A_2$ , La **frecuencia absoluta:**

$$d + h + r = N$$

Las frecuencias genotípicas de cada uno de los genotipos posibles de esa población serán:

$$\frac{d}{N} \text{ para } A_1 A_1; \frac{h}{N} \text{ para } A_1 A_2; \frac{r}{N} \text{ para } A_2 A_2$$

Si llamamos  $D$ ,  $H$  y  $R$  a cada una de esas **frecuencias genotípicas**, respectivamente:

$$D + H + R = 1$$

## Frecuencias Génicas o Alélicas

Frecuencia alélica o génica: denomina la representación que tiene cada alelo con respecto al conjunto de variantes de un determinado locus. Por lo tanto, es una frecuencia relativa que se puede calcular a partir de la frecuencia absoluta o de la frecuencia genotípica.

-Cálculo a partir de la **frecuencia absoluta**:

Volviendo al ejemplo anterior, en una población de 500 individuos el número total de alelos será  $2 \times 500 = 1.000$

>El alelo  $A_1$  está representado:

- Para los individuos  $A_1 A_1$  dos veces;  $2 \times 250 = 500$
- Para los individuos  $A_1 A_2$  una vez;  $1 \times 150 = 150$
- Por tanto, si llamamos  $p$  a la frecuencia del alelo  $A_1$ , tendremos:

$$p = \frac{2(250)+150}{2(500)} \Rightarrow p = \frac{500+150}{1.000} = \mathbf{0,65}$$

>El alelo  $A_2$  está representado:

- Para los individuos  $A_2 A_2$  dos veces;  $2 \times 100 = 200$
- Para los individuos  $A_1 A_2$  una vez;  $1 \times 150 = 150$
- Por tanto, si llamamos  $q$  a la frecuencia del alelo  $A_2$ , tendremos:

$$q = \frac{2(100)+150}{2(500)} \Rightarrow q = \frac{200+150}{1.000} = \mathbf{0,35}$$

-Cálculo a partir de la **frecuencia genotípica**:

Para ello, aplicaremos el mismo razonamiento que hemos seguido anteriormente, recordando que los alelos son el doble que los individuos:

>Si la frecuencia del genotipo  $A_1 A_1$  es de 0,50

>La frecuencia del  $A_1 A_2$  es de 0.30

>Y la de  $A_2 A_2$  es 0.2

- Para obtener la frecuencia de  $A_1 (p)$ :

$$p = \frac{2(0,5)+0,3}{2(0,5)+2(0,3)+2(0,2)} \Rightarrow p = \frac{2(0,5)+0,3}{2(0,5+0,3+0,2)} \Rightarrow$$

$$p = \frac{2(0,5)+0,3}{2(1)} \Rightarrow p = \frac{2(0,5)}{2} + \frac{0,3}{2} \Rightarrow$$

$$p = 0,5 + \frac{1}{2} 0,3 = 0,5 + 0,15 = \mathbf{0,65}$$

- Para obtener la frecuencia de  $A_2 (q)$ :

$$q = \frac{2(0,2)+0,3}{2(0,5)+2(0,3)+2(0,2)} \Rightarrow q = \frac{2(0,2)+0,3}{2(0,5+0,3+0,2)} \Rightarrow$$

$$q = \frac{2(0,2)+0,3}{2(1)} \Rightarrow q = \frac{2(0,2)}{2} + \frac{0,3}{2} \Rightarrow$$

$$q = 0,2 + \frac{1}{2}0,3 = 0,2 + 0,15 = \mathbf{0,35}$$

>En general, podemos expresar las ecuaciones anteriores del siguiente modo:

•Teniendo en cuenta que  $R$  y  $D$  son las frecuencias del genotipo homocigoto y  $H$  la del heterocigoto:

$$p = D + \frac{1}{2}H \quad ; \quad \text{Así como} \quad q = R + \frac{1}{2}H$$

•Dado que  $p + q = 1$ ; si conocemos la frecuencia de un alelo, con una simple resta sabremos fácilmente la del otro:

$$p = 1 - q; \quad \text{Al igual que} \quad q = 1 - p$$

### Ley del Equilibrio de Hardy-Weinberg

Esta ley establece que las frecuencias génicas y genotípicas de una población se mantendrán constantes generación tras generación siempre y cuando se cumplan las siguientes condiciones:

- Que el tamaño de la población sea lo suficientemente grande
- Los apareamientos se realicen al azar
- No haya diferencias en la capacidad reproductora de los gametos
- No se produzca mutación de un estado alélico a otro

|         |                  |                        |                        |
|---------|------------------|------------------------|------------------------|
| GAMETOS |                  | ♀                      |                        |
|         |                  | $A_1$<br>( $p$ )       | $A_2$<br>( $q$ )       |
| ♂       | $A_1$<br>( $p$ ) | $A_1 A_1$<br>( $p^2$ ) | $A_1 A_2$<br>( $pq$ )  |
|         | $A_2$<br>( $q$ ) | $A_2 A_1$<br>( $pq$ )  | $A_2 A_2$<br>( $q^2$ ) |

Supongamos una población que cumpla las condiciones apuntadas en la que exista un locus con los alelos  $A_1$  y  $A_2$ . Los individuos de uno y otro sexo podrán producir los dos tipos de gametos que vemos en el cuadro de Punnett. Cada uno de estos gametos tendrá una representación determinada por la frecuencia génica de dichos alelos. Por tanto, las frecuencias genotípicas de los distintos cigotos que se pueden formar a partir de esos gametos dependerán también

de las frecuencias génicas y serán:

- $p^2$  para los homocigotos  $A_1 A_1$
- $2pq$  para los heterocigotos
- $q^2$  para los homocigotos  $A_1 A_2$

De modo que:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

$$D = p^2 ; H = 2pq ; R = q^2$$

$$p + q = 1$$

Por lo que, para calcular la frecuencia genotípica de la siguiente generación ( $p_1$  y  $q_1$ ):

$$p_1 = p^2 + \frac{1}{2}2pq \quad q_1 = q^2 + \frac{1}{2}2pq$$

Si en la siguiente generación las frecuencias alélicas o genotípicas se desvían de lo esperado (Si  $p_1 \neq p$ ;  $q_1 \neq q$ ), supondría que la población no está en equilibrio. Esto nos indica que sólo en el caso en el que la población esté en equilibrio podremos calcular las frecuencias genotípicas a partir de las frecuencias alélicas, teniendo como único dato la frecuencia del genotipo homocigoto correspondiente. Es decir;

Para hallar la frecuencia alélica a partir de la genotípica:

-En una población equilibrada, dado que

$$>D = p^2 \text{ Bastará con } \Rightarrow p = \sqrt{D}$$

$$>R = q^2 \text{ Bastará con } \Rightarrow q = \sqrt{R}$$

-En una población no equilibrada habrá que recurrir a las fórmulas:

$$p = D + \frac{1}{2}H \quad q = R + \frac{1}{2}H$$

## Variabilidad Génica

Según la teoría darwinista clásica, en una población adaptada en la que la selección natural ya ha actuado, la variabilidad atribuible al azar o (erróneamente) al uso y desuso sería casi nula. Sin embargo, se ha comprobado que la variabilidad de las poblaciones es muy cuantiosa. Esta variabilidad persiste por la acción de:

-**La selección natural**, que mantiene una variabilidad concreta porque su presencia (que ambos alelos sean diferentes) confiere alguna ventaja reproductiva a los individuos que la portan.

-**El azar**, cuando nos referimos a la variabilidad que no tiene carácter ventajoso o perjudicial

-En otras ocasiones tal variabilidad se mantiene debido a la **recisividad** del alelo (por ejemplo, el de la fenilcetonuria).

## Origen de la Variabilidad

### *Las Mutaciones Génicas*

Como sabemos, cuando se producen errores durante el proceso de replicación decimos que se ha producido una mutación. La gran importancia de las mutaciones estriba:

1. En generar nuevos alelos (variabilidad)
2. que sean heredables

Por lo tanto, la mutación debe afectar a la formación de los gametos para que se transmita a la siguiente generación.

Carácter preadaptativo de la mutación: El hecho de que la mutación tenga carácter preadaptativo significa que ésta (al contrario de lo que creía Lamarck):

- no ha ocurrido para beneficiar al individuo en su adaptación al ambiente
- ni durante el proceso de adaptación

Efecto de la mutación sobre las frecuencias génicas y genotípicas (sobre la variabilidad)

-**De carácter restringido**=>Que afectan a uno o pocos nucleótidos de un gen. En nuestra especie, este tipo de mutación genera un proceso de cambio lento, por lo que no es considerada como un factor que produzca cambios espectaculares en las frecuencias alélicas por sí sola ya que, como veremos más adelante, necesitará la actuación de la selección natural para adquirir relevancia.

-**Que provocan variación en la Cantidad de ADN**=>como las mutaciones cromosómicas estructurales y numéricas, que afectan a proporciones importantes de material genético. Parece existir una clara relación entre la cantidad de ADN por célula y la complejidad de un organismo. Ya que las variaciones cromosómicas conllevan un cambio en la cantidad de ADN, es muy probable que en ellas esté el origen del **aumento de la cantidad de ADN** propio de los organismos complejos con respecto a los más simples. El mecanismo causante podría ser:

>Dichas alteraciones multiplican parte del material genético provocando que existan segmentos de ADN con más de dos copias. Por un lado, se preserva la función original de esa copia, mientras que la copia duplicada puede adquirir una función distinta y nueva gracias a una posible mutación posterior, incrementando la variabilidad. Este parece, pues, el origen de muchos genes.

### *Recombinación Génica*

Es un proceso que **no** provoca nuevos alelos ni modifica las frecuencias génicas ni genotípicas. Sin embargo, su resultado es la aparición de individuos que representan una combinación alélica **nueva**, única, por lo que genera una enorme cantidad de diversidad genética.

### *Migración y la Deriva Genética*

La Migración: puede producir en una población:

-Desequilibrio. Si las frecuencias alélicas de dos poblaciones son distintas, la migración al azar de individuos de una hacia otra hará que la población receptora experimente un cambio en sus frecuencias génicas desequilibrándola.

-Variabilidad genética. Los procesos de migración pueden introducir nuevos alelos en una población, aumentando así la variabilidad.

La Deriva Genética: Cuando la frecuencia génica de una población sufre un cambio que no es atribuible a la mutación, a la selección natural o a la migración, decimos que se trata de un proceso de deriva genética. Por tanto;

-Este proceso consiste

- 1) en un cambio meramente **aleatorio**, promovido por el azar,
- 2) que únicamente tendrá relevancia si la población es **pequeña**.

Por ejemplo, si una población es pequeña, la muerte accidental (azar) de un grupo de individuos que porta un determinado alelo puede hacer que la frecuencia del mismo disminuya drásticamente, condicionando las frecuencias alélicas de la siguiente generación.

-Una consecuencia extrema de la deriva genética sería el **Efecto fundador**: Ocurre cuando se establece una población a partir de muy pocos individuos. Este efecto provoca que los cambios morfológicos se produzcan con más rapidez.

-**Efecto de cuello de botella**. Si una población **grande** ve drásticamente mermados sus efectivos como consecuencia de un cambio desfavorable y brusco de las condiciones ambientales, ocurre este efecto, el cual puede favorecer:

>La extinción de la especie

>O, debido a la reducción del número de individuos, un proceso de deriva genética.

## Selección Natural

Como consecuencia de la actuación de la selección natural, no todos los alelos tienen las mismas probabilidades de pasar a la siguiente generación, o lo que es lo mismo, no todos los individuos contribuyen con el mismo número de descendientes en la siguiente generación.

### *Eficacia Biológica*

El número de descendientes que aporta un organismo a la siguiente generación se conoce como eficacia biológica (**w**).

-Se expresa mediante la relación existente entre:

>el número de descendiente medio de un grupo o individuo (**n**)

>y el del grupo o individuo que más descendientes tiene (**N**)

$$w = \frac{n}{N}$$

-Podemos analizar en qué medida un determinado rasgo heredable contribuye a ella. Por ejemplo, supongamos una población en la que existe un locus con dos alelos, A y a;

Siendo:

>n<sub>1</sub> el número medio de los descendientes de los individuos del genotipo AA

>n<sub>2</sub> el del genotipo Aa

>n<sub>3</sub> el de aa

Sabiendo que el valor de la eficacia biológica más alto será **1** y corresponderá al genotipo que más descendientes tenga de media, estando el valor del resto de genotipos entre 1 y 0

>Cuando **no** hay selección natural sobre los individuos, entonces:

$$n_1 = n_2 = n_3$$

>Cuando **sí** hay selección natural ejerciendo su efecto sobre la eficacia biológica, a dicho efecto se le denomina **coeficiente de selección** y se

representa con la letra **s**. Dado que la eficacia biológica cuando no existe selección natural es 1, cuando sí existe será:

$$w = 1 - s \Rightarrow s = 1 - w$$

-Hagamos un ejercicio explicativo para comprender los pasos a seguir:

>En una población africana nacen 6.200 individuos que no presentan el alelo de la anemia falciforme, 3.200 que son portadores y 400 que son homocigóticos para ese alelo.

>En la siguiente generación, los descendientes de estos tres grupos son, respectivamente, 5.952, 3.840 y 0. ¿Cuál será la eficacia biológica de los individuos sanos?

Bien, como sólo contamos con datos brutos, lo primero que debemos hacer es sacar la tasa de población (**la media**, ya que para hallar la eficacia biológica debemos trabajar con medias) para los tres genotipos:

>Individuos sanos (Homocigóticos)

●Primera generación: 6.200

●Segunda generación: 5.952

●Media de individuos para ese genotipo:  $\frac{5.952}{6.200} = n_1 = \mathbf{0.96}$

>Individuos portadores (Heterocigóticos)

●Primera generación: 3.200

●Segunda generación: 3.840

●Media de individuos para este genotipo:  $\frac{3.840}{3.200} = N = \mathbf{1.2}$

>Individuos enfermos (Homocigóticos para ese alelo)

●Primera generación: 400

●Segunda generación 0

●Por lo que  $n_3 = \mathbf{0}$

La eficiencia biológica para el genotipo en cuestión la obtendremos aplicando la fórmula:

$$w = \frac{n}{N} \Rightarrow \frac{0.96}{1.2} = \mathbf{0.8}$$

Si nos preguntaran sobre cómo está actuando la selección natural sobre este genotipo, deberíamos aplicar el coeficiente de selección:

$$w = 1 - s \Rightarrow s = 1 - w \Rightarrow s = 1 - 0.8 = \mathbf{0.2}$$

Por lo que habría disminuido su eficacia biológica en un 20%

### *Adaptación*

La adaptación es el proceso por el cual se consigue una interacción más eficiente con el ambiente, permitiendo a los organismos con más probabilidades de supervivencia a las tensiones medioambientales. Generalmente, aquellas mutaciones que provocan una mejora adaptativa están asociadas con una mayor eficacia biológica y por tanto, son favorecidas por la selección natural. Sin embargo, no siempre es así; por ejemplo, un depredador puede ser extremadamente eficaz para cazar a sus presas, pero esta extremada eficacia puede llevar a la extinción de las

presas y, con ello, a la suya propia. Por ello, la adaptación no resulta tan sencilla de evaluar.

### *Tipos de Selección Natural*

Cuando analizamos el efecto que la selección natural ejerce sobre la distribución fenotípica de una población, se distinguen tres tipos de selección natural:

#### **1. Selección Natural Direccional:**

-Este tipo de selección natural actúa eliminando a los individuos de una población que presentan una característica situada en uno de los extremos de su distribución fenotípica

-Provoca que la media se desplace hacia el extremo opuesto al eliminado.

-Se da en aquellas situaciones en las que la interacción entre la población y el medio ambiente cambia de forma constante en una dirección. Es el caso del:

>Melanismo industrial: Se trata de un proceso de aparición de variantes de pigmentación oscura en diversas especies de mariposas, asociado a la contaminación ambiental.

-Un ejemplo claro de selección natural direccional sería la mariposa *Biston betulatia*. Existían dos variedades de esta mariposa; una de pigmentación clara moteada y otra de pigmentación oscura. La primera se camuflaba perfectamente al posarse sobre la corteza clara de los abedules; la segunda era rápidamente avistada por los depredadores y devorada. De modo que la eficacia biológica de la mariposa clara era notablemente superior. Sin embargo, la contaminación del ambiente oscureció los troncos de dichos árboles provocando que la selección natural "cambiara de dirección" favoreciendo ahora a la mariposa cuya pigmentación era oscura.

#### **2. Selección Natural Estabilizadora:**

-Este tipo de selección actúa en contra de los individuos de ambos extremos de la distribución fenotípica de una población.

-Es, pues, la responsable de que una población permanezca sin cambios favoreciendo el mantenimiento de las características más comunes de ésta.

-Algunos ejemplos serían:

>Los llamados fósiles vivientes; organismos que mantienen muchas características semejantes a las que tenían sus antepasados hace millones de años.

>Nuestro peso al nacer. Los recién nacidos cuyo peso se encuentra dentro de la media presentan menos mortalidad de los que se alejan, bien por encima o bien por debajo, de ese valor.

#### **3. Selección Natural Disruptiva:**

-Actúa a favor de los individuos de los extremos de la distribución fenotípica de una población y en contra de los individuos con fenotipo intermedio.

-Por tanto, permite a las especies responder a la heterogeneidad ambiental provocando la adaptación a diferentes subambientes y contribuyendo a la diversificación de éstas y, con ello, a la variabilidad.

-Un ejemplo sería la mosca de la fruta. En una población existen moscas que presentan una variante enzimática más resistente al calor, las cuales son más habituales en ambientes cálidos, y moscas cuya variante enzimática



resiste mejor las bajas temperaturas, encontrándose éstas con mayor frecuencia en ambientes fríos. De esta forma, las moscas que porten la enzima que funciona a temperatura intermedia tendrán desventaja tanto en ambientes fríos como cálidos, por lo que su frecuencia disminuirá en la población.

### **Selección Sexual:**

-Es un caso de selección natural ya que se traduce, al igual que los otros tipos de selección natural, en un aumento o disminución de la eficacia biológica.

-Su efecto sería, en este caso, seleccionar aquellas características que confirieran alguna ventaja con respecto al apareamiento.

-Podemos definirla, en sentido amplio, como cualquier desviación del apareamiento aleatorio entre los individuos de una población.

-Es la causante del **dimorfismo sexual** encontrado en un buen número de especies animales. Se entiende por dimorfismo sexual a cualquier diferencia fenotípica entre machos y hembras de la misma especie.

>En muchos casos, ese dimorfismo sexual a la vez que aumenta las probabilidades de encontrar pareja también lleva asociado una menor probabilidad de supervivencia, como por ejemplo, en el pavo real. Las características morfológicas de la hembra están más adaptadas a la supervivencia por ser menos visibles a los depredadores, mientras que en el macho son mucho más vistosas por sus "adornos", los cuales forman parte del cortejo. De este modo está más expuesto a los depredadores.

### *Polimorfismos*

Cuando en una población un determinado locus presenta dos o más alelos, cada uno con una frecuencia mayor de la que podría mantenerse sólo por mutación (superior al 2-5%), se dice que existe polimorfismo para ese locus. Los polimorfismos pueden ser:

Transitorios: como por ejemplo cuando aparece por mutación un alelo en una población que aumenta la eficacia biológica de sus portadores. Hasta que ese nuevo alelo se implante en la población, ésta será polimórfica, coexistirán en el tiempo el nuevo y el antiguo alelo.

Permanentes: como es el caso de los **polimorfismos equilibrados**, los cuales se mantienen a lo largo del tiempo debido a una acción directa de la selección natural. Los ejemplos de esta acción los tenemos en:

### **-La Superioridad del Heterocigoto:**

>Ocurre cuando la selección natural actúa contra ambos homocigotos aumentando la eficacia biológica de los heterocigotos.

>Como consecuencia de ello, la población será polimórfica para ese locus en cuestión, ya que los heterocigotos aportarán en cada generación un 50% de sus gametos con cada alelo.

>Un ejemplo sería la *anemia falciforme*. Esta enfermedad es una forma grave de anemia que generalmente conduce a la muerte antes de alcanzar la edad reproductora. Dada la letalidad que ocasiona el alelo de la anemia falciforme cabría esperar que su frecuencia fuese muy baja; sin embargo ésta es de más del 12,5% en algunas regiones. El motivo es que el hecho de

ser heterocigótico para dicho alelo confiere al individuo resistencia hacia otra enfermedad, la malaria. De modo que:

- El individuo homocigótico para ese alelo: morirá antes de alcanzar la edad reproductora

- El individuo heterocigótico para ese alelo: sufrirá la manifestación menos severa de la enfermedad y será resistente a la malaria

- El individuo homocigótico: no sufrirá esa enfermedad pero probablemente morirá debido a la malaria.

De esta manera la eficacia biológica de los heterocigotos es superior a la de ambos homocigotos en las regiones afectadas por la malaria.

### -La **Selección Natural Dependiente de Frecuencia**

>Ocurre cuando la eficacia biológica de un genotipo cambia de manera inversamente proporcional a su frecuencia. Es decir, a mayor frecuencia menor eficacia biológica y viceversa.

>Un ejemplo sería una especie de la mosca de la fruta. Existen dos variedades que se diferencian por el color de sus ojos, que pueden ser naranjas o púrpuras. Los machos de ambas variedades, los menos comunes, tienen una frecuencia de apareamiento mayor que la de los más comunes, por lo que dejan más descendientes con sus características "raras" en las sucesivas generaciones. Esto hace que con el tiempo estas variedades sean más comunes y, como consecuencia, estos machos resulten "menos atractivos" que los otros, a los que "pasarán el testigo" hasta que el proceso vuelva a invertirse.

## Microevolución y Macroevolución

Microevolución: Respondería al tipo de evolución producida por los agentes que hasta ahora hemos estudiado: la mutación, la selección natural, la deriva genética y la migración que, como sabemos, alteran las frecuencias génicas de las poblaciones, haciendo que cambien gradualmente. Sin embargo estos procesos no explican por sí mismos y de forma completa la aparición de las especies.

Macroevolución: Engloba procesos que afectan a las poblaciones a un nivel superior, explicando la aparición de las especies mediante la especiación.

## Especiación

Se conoce como especiación al proceso que da como resultado la aparición de nuevas especies a partir de otras ya existentes, causando la macroevolución.

### Definición de Especie

-Concepto tipológico de especie: En el que la especie era un mero concepto clasificatorio del mundo vivo, un conjunto de animales que presentaban el mismo aspecto, el cual había permanecido inmutable desde su creación.

-Concepto biológico de especie: Define la especie como una comunidad de organismos reproductivamente aislada cuyos miembros pueden cruzarse entre sí y obtener descendencia fértil.

### *Mecanismos que Originan la Especiación*

La transformación de una especie en otra se denomina especiación, la cual puede ocurrir a través de dos mecanismos:

1. **Anagénesis** o evolución filética: Se da en aquellas poblaciones que han ido experimentando una transformación paulatina y tan grande a lo largo del tiempo que ya no pueden considerarse pertenecientes a la misma especie de la población original

-Provoca, mediante la transformación de una línea evolutiva, una nueva especie.

-Se explica por la selección natural direccional

-La especie resultante no coexistirá con la original debido al tiempo transcurrido.

2. **Cladogénesis**: Sucede cuando en una población se produce una divergencia (separación) genética que origina varias ramas o **clados**, representados por poblaciones diferentes y reproductivamente aisladas=>las nuevas especies

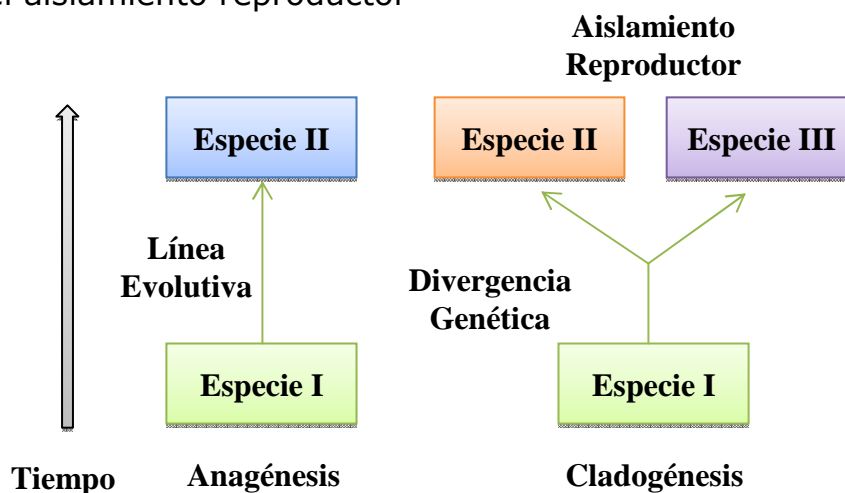
-Se explica por la acción de la selección disruptiva.

-La especie resultante puede coexistir con la original

-Para que las dos nuevas especies se produzcan, deben darse por tanto dos efectos:

>La divergencia genética

>y el aislamiento reproductor



### *Tipos de Especiación por Cladogénesis*

1. Especiación Alopátrica o Geográfica: Es el tipo de especiación más común y se produce por

-**Aislamiento geográfico**: Consiste en la aparición de barreras geográficas que impiden el contacto entre los individuos de dos poblaciones separando el flujo genético.

>**Divergencia genética**: Debido a esta separación ambas poblaciones experimentan diferentes alteraciones en las frecuencias génicas al enfrentarse de modos distintos a los agentes de la microevolución y, como consecuencia, una divergencia genética.

>**Aislamiento reproductor**: Con el tiempo cada población constituirá un acervo genético distinto y, finalmente gracias al aislamiento reproductor, una especie distinta.

2. Especiación Simpátrica: Ocurre sin separación física y es más habitual en plantas que en animales. El hecho de que se produzcan las dos condiciones para la especiación sin que intervengan barreras puede deberse a los cambios en la dotación cromosómica. Por ejemplo;

-**La poliploidía**: Cuando es consecuencia de una duplicación en los cromosomas de las células que forman los gametos, éstas pasan de ser diploides a tetraploides ( $4n$ ), por lo que los gametos en vez de haploides serán diploides.

>**Divergencia genética**: Si se diera una autofecundación, es probable que los gametos se unan formando un individuo tetraploide que habrá sufrido divergencia genética debido a su tetraploidía.

>**Aislamiento reproductivo**: A causa de su variación en el número de cromosomas, quedará aislado reproductivamente de la especie de procedencia.

Se cumplirán, por tanto, las dos condiciones para la especiación.

No se produciría especiación Alopátrica cuando

-**El aislamiento geográfico** no ha sido duradero en el tiempo y se da la circunstancia de que ambas poblaciones coinciden de nuevo. Ya que puede ocurrir que:

-**No se dé aislamiento reproductor** si se llevan a cabo cruces entre ellas. Los descendientes de dichos cruces se denominan híbridos y su eficacia biológica dependerá de cuánto haya actuado la:

-**La divergencia genética.**

>Si ésta no ha sido importante, la eficiencia biológica de dichos híbridos no será menor que la de los descendientes de cruces "normales" entre individuos de la misma población, lo que significa que no ha habido especiación.

>Si ha sido importante pero no suficiente, la eficiencia biológica en este caso será menor o nula que la de dichos descendientes, por la aparición de los denominados **mecanismos de aislamiento postcigóticos**. Estos mecanismos, desencadenados por la divergencia genética, llevan a que las probabilidades de que exista armonía entre los genes de dos poblaciones sean bajas o nulas, lo que provoca anomalías en el desarrollo del híbrido que se concretará en alguno de estos tres efectos:

1) Inviabilidad del cigoto híbrido: Sucede cuando el cigoto muere antes de nacer.

2) Esterilidad del híbrido: debida a que éste es incapaz de producir gametos

3) Reducción de la viabilidad del híbrido: En este caso el híbrido nace fuerte y vigoroso pero no logra dejar descendencia o ésta muere al poco de nacer.

Mecanismos del aislamiento reproductor. Aunque los mecanismos postcigóticos cumplen su función, suponen un derroche de recursos para las poblaciones que los experimentan, tanto en el desperdicio de gametos por parte de los individuos no híbridos como en el consumo de recursos llevado a cabo por los híbridos. Por ello, la selección natural ha favorecido en función de la eficacia biológica la aparición de los denominados:

**Mecanismos de aislamiento reproductivo precigóticos** que impiden los cruces entre especies distintas y favorecen los llevados a cabo con individuos genéticamente equivalentes. Existen varios tipos:

1) Aislamiento etológico: Es consecuencia del despliegue de un repertorio conductual específico cuyo objetivo es promover en el otro sexo una respuesta reproductiva. Esta conducta puede ir acompañada de:

- señales acústicas; el canto de los pájaros,
- señales visuales; los destellos luminosos de las luciérnagas, o
- señales químicas; las feromonas.

2) Aislamiento estacional: Se debe a que los períodos de fertilidad o maduración sexual de los organismos no coinciden en el tiempo.

3) Aislamiento mecánico: Se da cuando las características de los genitales de una y otra especie impiden la cópula.

4) Aislamiento ecológico: Ocurre cuando dos especies muy relacionadas explotan nichos ecológicos diferentes. Por ejemplo, existen dos especies de mosquitos estrechamente relacionadas en las que no aparecen híbridos ya que una se cría en agua salada y la otra en agua dulce.

5) Aislamiento gamético: Este aislamiento hace que los gametos de distintas especies no se atraigan o resulten inviables en el tacto reproductor femenino. Por ejemplo, en algunas especies de la mosca de la fruta, la hembra sufre una tumefacción (hinchazón) en la vagina cuando ésta entra en contacto con el semen de otra especie e impide que los espermatozoides extraños fecunden el óvulo

## El Hecho de la Evolución

A partir del s. XIX buena parte de los evolucionistas han ido recogiendo pruebas acerca de la filogenia de las especies para establecer su grado de parentesco.

### *Pautas de la Evolución*

A la hora de analizar los parecidos entre especies hay que diferenciar claramente estos dos conceptos:

-**Homologías**: Son las semejanzas entre organismos por la herencia compartida de un antepasado común

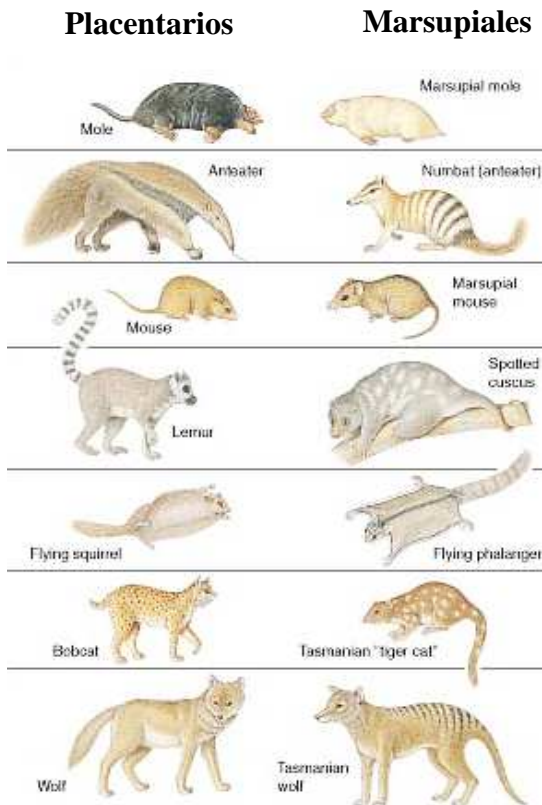
-**Analogías**: Son los parecidos que se deben a una similitud funcional y no son causados por la herencia compartida.

Las diferentes pautas que sigue la evolución ponen de manifiesto el hecho de que ésta no es una cuestión de mero azar, sino de azar (variabilidad) y necesidad (selección natural).

**Evolución Convergente**: Es el conjunto de procesos que conducen a cambios adaptativos que solucionan de una forma similar e independiente problemas semejantes. Un ejemplo serían el tiburón y el delfín. Aunque no comparten herencia común, ambos se adaptaron de forma independiente a la vida acuática, obteniendo como consecuencia una serie de cambios similares (aletas, cola...) para solucionar un mismo problema (sobrevivir en el agua).

>Evolución paralela: es un proceso de la evolución convergente que conlleva una serie de cambios adaptativos globales, los cuales dan

soluciones muy parecidas a los múltiples problemas que representa la utilización de un nicho ecológico determinado. Encontramos un claro ejemplo en los marsupiales y placentarios. Hace 200 millones de años, Australia y Sudamérica se separaron del resto de continentes.



Los mamíferos acababan de aparecer y su aspecto era similar al de una musaraña. Un grupo de ellos, los marsupiales, quedó aislado en Australia y Sudamérica, mientras que el otro grupo permaneció en el resto de continentes, en aquel momento aún unidos. Aunque desde su separación ambos grupos evolucionaron independientemente, en la imagen observamos enormes similitudes entre las especies de placentarios y marsupiales que ocupan el mismo nicho ecológico.

**Coevolución:** Es consecuencia de las presiones selectivas recíprocas que se establecen entre dos o más especies. Por ejemplo:

-la relación depredador-presa; los depredadores más veloces tendrán más probabilidades de alcanzar a sus presas del mismo modo que las presas más rápidas las tendrán de escapar. En ambos casos los más veloces sobrevivirán más y su eficacia biológica será mayor.

-La relación especie-especie a la que imitan: Como, por ejemplo;

>la relación existente entre algunas flores y los insectos polinizadores: Una especie de orquídea engaña mediante su aspecto, forma y color a los machos de algunas especies de abejas que tratan de copular con ella confundíéndola con una hembra de su especie. Así, la abeja transportará su polen a otra flor.

>la relación que existe entre algunos insectos con su entorno: sería el caso del insecto palo y el insecto hoja, los cuales se confunden con su entorno (ramas secas y hojas, respectivamente) para preservarse de los depredadores.

### Ritmo Evolutivo

Aunque la evolución suele ser un proceso gradual y lento, no siempre es así.

**Radiación adaptativa:** Sucede cuando, por determinadas circunstancias, se produce una diversificación rápida que conduce a la diversificación de una especie concreta como consecuencia de la ocupación de nichos vacíos. Es lo que ocurrió, por ejemplo, con los mamíferos al ocupar los nichos que la extinción de los dinosaurios dejó vacíos.

**Hipótesis del equilibrio puntuado:** Esta hipótesis se basa en el registro fósil al apuntar que el ritmo normal de la evolución no sería gradual, sino que existirían dos períodos:

-Período de cambios: espacios cortos de tiempo en los que habría una diversificación rápida

-Período de estasis: seguidos por largas etapas en las que no ocurriría ningún cambio.

-Extinción de la especie: Tras su extinción, el nicho vacío sería ocupado por una especie nueva y el ciclo volvería a comenzar

Esta hipótesis, como tal, no está demostrada.

### *Extinción*

Aunque la selección natural es oportunista y hace que la evolución tome el camino que las circunstancias impongan en cada momento, parecen existir ciertos factores que favorecen la extinción de una especie.

-Que la variabilidad genética de una especie se vea mermada

-Que la disposición geográfica impida las migraciones de una especie cuando las condiciones climáticas son adversas.

-La actuación del hombre también está provocando la extinción de muchas especies, poniendo incluso en peligro su propia supervivencia.

## **TEMA 5**

### **ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO**

#### **Una Breve Historia**

Se denomina ecología del comportamiento a la estrategia evolucionista del estudio de la conducta, siendo su función adaptativa el primer objetivo de esta disciplina. Es el resultado de la confluencia entre:

-La Psicología Comparada: pone de manifiesto que no sólo el aprendizaje es resultado de la evolución, sino también sus procesos.

-La Etología.

#### **El Concepto de Instinto y la Etología Clásica**

Origen de la Etología Clásica: La Etología basa su estudio en la observación del animal en su medio natural. De este modo los etólogos han comprobado que muchas conductas son:

-**Innatas:** puesto que la experiencia y la práctica no son determinantes del grado de eficacia. El redescubrimiento del instinto, alejado de la antigua concepción filosófica, constituye en la década de 1930 lo que se conoce hoy como etología clásica. Así, una conducta instintiva pasa a ser, según **Konrad Lorenz:**

>Un despliegue coordinado de reflejos ordenados secuencialmente provocados por estímulos biológicamente significativos. La alimentación de las gaviotas es un claro ejemplo; La cría de la gaviota picotea el pico del

adulto (estímulo biológico) y éste regurgita la comida (despliegue del reflejo).

>Patrones conductuales típicos de especie, los cuales constituyen una vía para establecer la continuidad filogenética entre especies próximas.

-**El organismo**: especialmente el sistema nervioso, revelaría cuándo y cómo se despliegan estos patrones de conducta. Así, los etólogos explican tal despliegue en procesos como; impulso instintivo, motivación, etc.

>*Neuroetología*: Es el resultado de la síntesis de la etología y la neurociencia para indagar en estos hechos.

>*Endocrinología Conductual*: comparte su campo de estudio con la etología en la medida en que los procesos fisiológicos que subyacen a la motivación se ven enormemente influidos por los procesos endocrinos.

-**Predisposición biológica del aprendizaje**: Aunque los patrones típicos de especie sean innatos, pueden verse afectados por la experiencia. El proceso de **impronta** constituye un ejemplo; Los recién nacidos de las especies precoces (cuyas crías gozan de movilidad prácticamente completa desde su nacimiento) deben aprender a reconocer a su madre inmediatamente después de nacer, pues deberán seguirla si quieren sobrevivir. En este caso, la etología comparte su campo de estudio con:

>*Psicología Comparada*.

De hecho, ambas visiones se han entrelazado de tal modo que hoy en día comparten sus principios y estrategias.

### *Tinbergen y las 4 Preguntas*

El otro gran nombre de la etología clásica ha sido **Tinbergen** ya que su propuesta de las 4 preguntas a las que la etología debe responder, constituye la piedra angular de ésta. Como hemos visto, las disciplinas mencionadas abordan cada una de las cuestiones:

**1.** ¿Cuáles son los mecanismos objetivos que explican la conducta?

>La **causación** de la conducta=>El organismo, estudiado por:

•*Neuroetología*

•*Endocrinología Conductual*

**2.** ¿Cómo se desarrolla una conducta concreta en el individuo?

>La **ontología** de la conducta=>ante la estimulación ambiental estudiada por:

•*Psicología Comparada*

**3.** ¿Cómo la conducta favorece la supervivencia y reproducción de un individuo y/o la de sus descendientes?

>La **funcionalidad**=> adaptativa, estudiada por:

•*Ecología del Comportamiento*

**4.** ¿Cuál es la historia filogenética de un patrón conductual?

>La **evolución**=>Selección natural, estudiada por:

•*Ecología del Comportamiento*

### *La Conducta: Las Pautas de Acción Fija*

La etología comparte con el conductismo el postulado básico de que la conducta ha de ser objetivamente observable y cuantificable. Sin embargo no basta con describirla tal y como aparece, ya que ésta debe darse en el



contexto natural del animal. Por ello, los etólogos recrean el entorno "normal" a la hora de experimentar con animales.

**Causas próximas del comportamiento:** Las pautas de acción fija (PAF) (o conducta instintiva). Para que una conducta sea considerada como pauta de acción fija debe ser:

-Estereotipada=>*refleja*

-Compleja=>secuencia ordenada de reflejos

-Exhibida por todos los miembros de la especie=>*típica de la especie*

-Provocada por un estímulo muy específico=>*Estímulo Desencadenador Innato*

-Autoinhibida=>el hecho de que se despliegue una vez hace que sea más difícil provocarla una segunda vez (por ejemplo, alimentarse o copular)

-Autorregulada=>una vez que se inicia la secuencia de reflejos llega a su fin, independientemente de las circunstancias

-Independiente de la experiencia=>*Innata*

-Que suele tener un carácter *consumatorio* =>Ya que su emisión suele satisfacer alguna necesidad, impulso o motivación.

Un ejemplo de PAF sería la recuperación del huevo en el ganso salvaje. La visión del huevo fuera del nido *desencadena* un conjunto de movimientos *estereotipados* del cuello y el pico para hacer rodar el huevo hacia atrás. Si el huevo se "escapara", la *secuencia* motora no se interrumpiría y el animal proseguiría sus movimientos característicos hasta llegar al nido. Esto demuestra que dicha secuencia es *autorregulada* y, el hecho de que se dé en los demás miembros de su especie, que es *típica* de los mismos.

Es fácil relacionar una PAF con una función adaptativa, puesto que suele tratarse de conductas asociadas a procesos biológicos esenciales para la supervivencia y la reproducción: apareamiento, cuidado de la prole, alimentación...

## Las Causas Próximas de la Conducta

La mayoría de los estudios etológicos clásicos de la causación de la conducta se centran en el análisis de los **estímulos** que la provocan y la relación entre esos estímulos y el estado actual del **organismo** que la emite.

### El Estímulo

Un concepto central de la etología es el:

-**Estímulo Desencadenador Innato (EDI) o estímulo signo:** estímulo sumamente específico que desencadena una pauta de acción fija. Los estudios experimentales, mediante la utilización de modelos animales artificiales y la recreación de su entorno natural, han tratado de averiguar en qué consiste tal estímulo para así verificar su existencia. Algunos ejemplos serían:

>Los petirrojos machos y su conducta territorial. Si se coloca dentro de su territorio un petirrojo disecado joven (pechuga de color pardo oscuro) uno adulto (pechuga de color rojo) y un simulacro nada realista con plumas rojas, el petirrojo atacará con la misma intensidad al adulto disecado y al

simulacro. Esto parece indicar que el parecido del modelo con el original no es relevante ya que no constituye el EDI en sí. En este caso sería el color del plumaje en la pechuga.

>Algo parecido ocurre con el pez espinoso. Cuando entra en su territorio otro macho adulto con la parte ventral de su cuerpo de color rojo y un simulacro cuya parte inferior esté coloreada de rojo, atacará a ambos por igual sin importar demasiado el grado de parecido que dicho simulacro tenga con respecto al original.

**-Estímulo supernormal:** constituye la prueba más irrefutable de la existencia de los EDI del siguiente modo; Como hemos visto, el parecido del simulacro con el original no resulta relevante a la hora de desencadenar una PAF. De modo que explotando las características del estímulo que provocan mayores reacciones, puede crearse artificialmente un modelo que resulte más eficaz que el original. Un ejemplo sería:

>Las crías de la gaviota arenquera. Cuando salen del cascarón empiezan a picotear en la punta del pico de sus padres "solicitando" comida. Tras varios experimentos, se ha comprobado cuáles son las características que debe reunir el estímulo para desencadenar una PAF con mayor intensidad. La visión del pico parece ser el desencadenante de la conducta de picoteo y ésta resulta más intensa cuando el pico:

- Es más largo y fino
- el color de la mancha que hay en su extremo es rojo
- el contraste de dicha mancha con el color del pico es mayor

Así, el modelo artificial creado con estas características (el estímulo supernormal) que poco o nada tiene que ver con el original será más eficaz que el mismo.

>La respuesta a estímulos supernormales no es adaptativa en ningún caso, puesto que en ningún caso favorecerá el éxito reproductivo de quien responde a ellos. Si no, veamos un ejemplo de estímulo supernormal que se da en la naturaleza.

●El cuco pone sus huevos en nidos de otras especies y consigue que los "huéspedes" alimenten una cría diferente de las propias. Esto ocurre porque las crías de cuco tienen un pico desmesuradamente grande que constituye un estímulo supernormal para los huéspedes que se ven "obligados" a poner dentro comida (FAC). Evidentemente alimentar a otra especie en nada favorecerá al huésped que ha respondido a este estímulo supernormal.

## El Organismo

**Mecanismo Desencadenador Innato (MDI):** Es el mecanismo que explica la conexión entre EDI y PAF. Se trata de un circuito neural específico capaz de poner en marcha un programa de movimientos cada vez que se ve afectado por el EDI correspondiente. Cada PAF y su EDI tienen su propio circuito neural o MDI.

### *La Neuroetología*

Es la disciplina científica que trata de averiguar cuáles son y cómo funcionan los circuitos neurales (**MDI**) que subyacen a las PAF y al efecto de la conducta de los estímulos-signo. Para ello, los neuroetólogos analizan los siguientes aspectos:

1. La sensibilidad al estímulo: las vías a través de las cuales los organismos llegan a ser sensibles a los estímulos-clave.
2. El procesamiento del estímulo: los mecanismos a través de los cuales los estímulos-clave llegan y se procesan en el sistema nervioso
3. Los cambios fisiológicos producidos: los efectos de este procesamiento sobre el estado interno del organismo
4. La influencia de dichos cambios sobre la conducta: cómo esos cambios fisiológicos del medio interno influyen sobre la manera de reaccionar frente a los diferentes estímulos del entorno.

Tomemos como ejemplo de PAF la **lordosis** de la rata hembra. Se trata de una conducta copulatoria y consiste en la adquisición de una postura receptiva mediante el arqueado del lomo, la elevación de los cuartos traseros y la desviación de la cola para permitir al macho la intromisión de su pene. Para que la rata adopte la conducta de lordosis (PAF) no sólo es necesario el cortejo de un macho adulto (EDI), también la presencia en el organismo de la rata de niveles apropiados de hormonas; Cuando la cantidad hormonal es la adecuada, la rata será sensible o estará motivada para recibir el estímulo evocado por el macho.

Así, los mecanismos nerviosos que regulan la respuesta de lordosis y los factores hormonales que influyen sobre ella constituyen el **MDI** de esta PAF.

### *La Motivación y las Emociones*

Como hemos visto en el caso de la lordosis, el estado interno del organismo es un factor sumamente influyente en las relaciones estímulo-respuesta. Cuando una misma estimulación no provoca en un animal la misma respuesta en dos momentos diferentes (variabilidad de la respuesta) significa que algo ha cambiado en su estado interno. Si estos cambios son **temporales** y **reversibles** constituyen la base biológica de lo que comúnmente se conoce como motivación: el hambre, la sed, la fatiga, el sueño, el deseo sexual, la crianza, la afiliación (búsqueda y mantenimiento de contacto con congéneres)...

**La Motivación**: Es, por tanto, el conjunto de factores internos que modulan la influencia del ambiente sobre el individuo, facilitando unas conductas e inhibiendo otras.

-Pueden ser;

>Hormonales

>Fisiológicos

-Por lo que estarán sujetos a la presencia, escasez o ausencia de determinados elementos: nutrientes, agua, toxinas, hormonas...

**Procesos Emocionales**; Su manifestación conductual está mediada por un MDI determinado, del mismo modo que son el resultado de un EDI concreto. Por tanto, constituyen procesos fisiológicos y conductuales que acompañan a la ejecución de conductas consumatorias o a su bloqueo.

### Ontogenia de la Conducta

La polémica **naturaleza-ambiente** consiste en la creencia de unos de que el ambiente es el único factor explicativo de la conducta, mientras que otros

sostienen que el comportamiento está sujeto únicamente a la herencia genética. La etología media entre ambas posturas afirmando que la conducta es el resultado de la interacción entre estos dos conceptos.

**Imprinting, troquelado o impronta:** Es el proceso (o procesos) por el cual un miembro de una especie dada adquiere preferencia por interactuar social o sexualmente con determinado tipo de individuos como consecuencia de la experiencia "biológicamente preparada". Explica el aprendizaje de aspectos tan importantes como la especie a la que se pertenece, el reconocimiento materno, el tipo de individuos con los que tratar de procrear y también algún tipo de conductas de cortejo.

>Tiene lugar durante el período crítico: se trata de un período de tiempo limitado perteneciente al desarrollo temprano, durante el cual un organismo es más sensible a ciertos estímulos, internos o externos, adquiriendo ciertos patrones de conducta como respuesta a los mismos.

>Es irreversible

-**Impronta filial:** El caso más conocido es el de los polluelos de pato recién salidos del cascarón que siguen a cualquier cosa, animal o persona, que encuentren moviéndose a su alrededor. Este tipo de impronta:

-**Impronta sexual:** determina con qué tipo de individuos va a tratar de aparearse cuando alcance la madurez sexual. Se produce en un momento muy temprano por lo que está relacionado con los responsables de su crianza; del mismo modo que otorga preferencia a los miembros de su especie, si el individuo ha sido criado por una especie "adoptiva" puede inclinarse por ellos e ignorar a sus congéneres.

>Es uno de los mecanismos del aislamiento reproductivo: ya que normalmente ayuda a identificar a los individuos de su especie.

>Apareamiento selectivo: el troquelado sexual puede determinar una preferencia por aparearse con individuos de la propia especie pero con un fenotipo particular:

- Prefiriendo parejas semejantes a los padres
- Incliniéndose por las que sean diferentes

-**La impronta en el cortejo:** Como por ejemplo el canto de algunas aves que precisan un tipo específico de estimulación temprana para desarrollarse correctamente. Curiosamente esto mismo sucede en el lenguaje humano.

## La Sociobiología, la Psicología Evolucionista y el Adaptacionismo

En este apartado nos centraremos en las demás subdisciplinas que tratan de responder a la tercera pregunta de Tinbergen, es decir, a la función **adaptativa** de la conducta. Como la conducta es fruto de la evolución por selección natural, es posible relacionarla con la adaptación biológica:

-La conducta es un factor esencial de la **aptitud biológica**, entendiendo aptitud como una medida de la cantidad de genes que un individuo trasmite a la siguiente generación. Podrá ser de forma:

>Directa (darwiniana): a través de los propios hijos

>O Indirecta: ayudando a familiares diferentes de los propios hijos

-El acervo conductual de cada especie forma parte del conjunto de adaptaciones de esa especie

**La adaptación en biología** tiene dos acepciones:

1. Se mide por el grado de aptitud inclusiva, que es la suma de
  - >Aptitud Directa
  - >Aptitud Indirecta
2. Se trata de órganos o sistemas que aparentemente están diseñados para desempeñar una tarea específica la cual realizan con notable eficacia.

## La Sociobiología

Es el resultado de la síntesis entre la Teoría Sintética de la Evolución y la Sociología para el estudio sistemático de las bases biológicas de todas las conductas sociales. Para ello, la Sociobiología hace hincapié en aspectos intraespecíficos en su intento de explicar la **aptitud**. Los conceptos que vamos a ver a continuación son su mayor aportación.

**Altruismo reproductivo:** es cualquier conducta que favorece la reproducción de un congénere en detrimento de la propia reproducción. Esta paradoja evolutiva en la que además el gen altruista tendría menos representación en cada generación tiene una explicación; que está

-Basado en el parentesco: permitiendo así lograr aptitud biológica ya que, aunque el altruista no se reproduzca, favorece que los genes altruistas pasen a la siguiente generación en el familiar al que han facilitado la reproducción.

-Aptitud Inclusiva (AD+AI) Se mide por el número de copias de alelos propios que se logra pasar a la nueva generación.

-Selección por parentesco: Sería el tipo de selección natural que afectaría al altruismo reproductivo ya que en él, diferentes individuos contribuyen de modo desigual a la supervivencia y reproducción de familiares genéticos hijos o no, lo que ocasiona diferencias en la aptitud inclusiva.

## La Psicología Evolucionista

Se trata de la síntesis entre Psicología cognitiva moderna y Adaptacionismo biológico. Mientras que la Sociobiología estudia la adaptación en términos de aptitud biológica, los Psicólogos Evolucionistas se centran en los **sistemas** que ejecutan dicha adaptación, es decir, en la mente; entendida ésta como el conjunto de procesos cerebrales que controlan la conducta.

**Teoría Modular de la Mente:** La mente está formada por un conjunto de programas o módulos funcionales que son resultado de la adaptación (módulos adaptativos), cada uno de ellos especializado en un tipo de respuestas biológicamente significativas. A diferencia de otras teorías que hablan de un factor general de inteligencia que afecta a diversos tipos de tareas, la teoría modular de la mente asume que cada módulo adaptativo es independiente de los demás y específico para cada tipo de actividad.

**Los procesos cognitivos:** son también estudiados por los Psicólogos Evolucionistas los cuales afirman que, al igual que los módulos, son independientes unos de otros y fruto de la selección.

**Ambiente de Adaptación Evolutiva:** trata de conectar la historia evolutiva de la especie humana con el momento actual, analizando aquellas conductas que a pesar de proceder de módulos adaptativos, no resultan en beneficio del emisor. El ejemplo más obvio es el de las fobias. Lo que los Psicólogos

Evolucionistas proponen para explicarlas es que dichas conductas fueron adaptativas en un contexto original, pero ya no lo son porque el ecosistema ha cambiado mucho más deprisa de lo que lo hacen los módulos psicológicos.

## La Ecología Del Comportamiento

La Ecología del Comportamiento abarca toda la visión evolucionista del comportamiento, no sólo del comportamiento social, o cognitivo, sino también la conducta individual encaminada a afrontar las exigencias del ambiente y del propio organismo.

**Objetivo:** Trata de demostrar la relación entre conducta y aptitud inclusiva.

**La Conducta:** Al igual que la Psicología Evolucionista asume que el comportamiento es un conjunto de rasgos fenotípicos logrados por selección. De modo que son un resultado adaptativo que, sin embargo, se ve influenciado en mayor o menor medida por las circunstancias ambientales.

**Las causas próximas de la conducta y aptitud:** La aptitud es el resultado a largo plazo de la conducta que se ejecuta de forma inmediata. Por ello es de especial interés hallar la relación entre las causas próximas de la conducta y su función biológica.

## Estrategias Conductuales y Toma de Decisiones

Como la Ecología del Comportamiento asume la influencia del ambiente sobre la conducta, supone que los animales tienen cierta capacidad de adecuar y modificar su estrategia en función de las circunstancias.

## Teoría de la Optimización

Esta teoría supone la existencia de estrategias adecuadas para resolver los conflictos vitales a los que se enfrenta el animal de manera constante; qué comer, dónde buscarlo... La optimización constituye el conjunto de estrategias encaminadas a la obtención del máximo beneficio con el mínimo coste, lo que podríamos llamar maximizar el **rendimiento** de la inversión (energía). Por tanto, la forma de saber si el animal ha escogido la mejor estrategia es medir dicho rendimiento mediante el

-Modelo de Optimización; Teoría del Forrajeo Óptimo: Éste modelo valora el rendimiento o beneficio neto=> la diferencia entre la energía obtenida y la gastada en obtenerla, evaluada en calorías/unidad de tiempo. Por tanto, una estrategia es óptima cuando permite lograr que la diferencia entre coste y beneficio sea máxima.

De este modo la EC parece presuponer que los animales se comportan, aun sin saberlo, de modo **racional**, en la medida en que su conducta se adecua a los parámetros previstos por la teoría. Algunos ejemplos de este supuesto "raciocinio" podemos encontrarlos en el comportamiento de forrajeo de:

>Los Estorninos. Estos animales alimentan a sus polluelos con larvas de insecto, las cuales han de buscar e introducir en su pico para volar seguidamente de vuelta al nido. Un comportamiento racional, el llamado:

● **Teorema de los rendimientos decrecientes** consistiría en que, cuanto más largo sea el viaje de ida y vuelta, mayor será el número de larvas para cada viaje, y esto es precisamente lo que hacen los estorninos.

> La dieta del alce: Como herbívoro, una de sus necesidades esenciales es el sodio, que no abunda precisamente en los vegetales terrestres, sino en los acuáticos. Sin embargo, los vegetales acuáticos son muy bajos en calorías por lo que alimentarse de ellos supone un gasto de energía que no recuperarán si comen demasiado. Por ello, los alces dedican a esto el tiempo justo para alcanzar los niveles de sodio necesarios, optimizando así su dieta.

## Teoría de Juegos









Cuando la aptitud no depende sólo de lo que uno haga sino de qué es lo que hacen otros hablamos de interacciones sociales. Esta teoría trata de analizar las estrategias que se despliegan en un ambiente social, centrándose en las interacciones competitivas: Los Juegos. Un presupuesto básico de esta teoría es que **los jugadores son egoístas racionales**, es decir, a partir de la información que posea, un jugador seguirá la estrategia que le proporcione la máxima utilidad. Las interacciones sociales en un contexto biológico quedan ilustradas en el:

- Juego del Conflicto con Halcones y Palomas: En este juego intervienen dos tipos de individuos, los Halcones y las Palomas que:

> Compiten por un recurso de un valor fijado (**V**). El valor de ese recurso se contabiliza en aptitud darwiniana (Directa).

> Los Halcones aplican la estrategia del Halcón (**H**): una conducta agresiva que no se detiene hasta que sufre un daño importante (**C**) o el contrincante abandona el combate.

> Las Palomas aplican la estrategia de la Paloma (**P**): Inicia pequeños escarceos de amenaza para que el contrario abandone, pero si éste reacciona de forma agresiva, la paloma se retirará antes de sufrir un daño importante (**C**)

| Pagos...  | ...En la lucha contra   |  |
|---|---|--|
|   | <br>Halcón   | <br>Paloma  |
| <br>Halcón | Halcón vence el 50%<br>sale herido el 50%<br>$E(H,H) = \frac{1}{2}(V-C)$<br> | Halcón siempre<br>vence; la paloma huye<br>$E(H,P) = V$<br>  |
| <br>Paloma | Paloma nunca vence;<br>nunca es herida<br>$E(P,H) = 0$<br>                   | Paloma vence el 50%<br>Nunca es herida<br>$E(P,P) = V/2$<br> |

"E" Representa encuentro, interacción...

- Cada vez que un Halcón compite con una Paloma
  - a) El Halcón obtiene **V**
  - b) La paloma no obtiene nada **O**
- Cada vez que una Paloma se enfrenta con otra Paloma:
  - a) Cada una de ellas tiene la misma probabilidad de conseguir V, por tanto, obtienen el promedio  $\frac{1}{2} V$
- Cuando dos Halcones compiten también cuentan con las mismas probabilidades de vencer, por lo que  $\frac{1}{2} V$ , pero el que pierde sufre daños importantes, por lo que  $\frac{1}{2} C$

La teoría de juegos propone como mejor estrategia la:

-Estrategia Evolutivamente Estable: es aquella que, si es adoptada por una población, no puede ser invadida por ninguna otra estrategia alternativa ya que la selección natural evita que los jugadores utilicen estrategias que lleven a recompensas menores. Cualquier estrategia para ser evolutivamente estable, tiene que cumplir lo siguiente:

**1.**  $E(K1,K1) > E(K2,K1)$ : Esto quiere decir que desplegar la estrategia K1 contra sí misma da mejores resultados en términos de aptitud que desplegar K2 contra K1. O bien:

**2.**  $E(K1,K1) = E(K2,K1)$  y  $E(K1,K2) > E(K2,K2)$ : Esto significa que aunque desplegar K2 contra K1 dé los mismos resultados que desplegar K1 contra K1, K1 seguirá siendo la estrategia mejor si desplegarla contra K2 da mejores resultados que desplegar K2 contra K2.

•Halcones y Palomas: Siguiendo este ejemplo y sustituyendo K1 por H de Halcón y K2 por P de Paloma, veamos si alguna de las dos estrategias es evolutivamente estable:

→Estrategia Halcón:  $E(H,H) = \frac{1}{2} (V-C)$  y  $E(P,H) = O$ ; **Siempre que V sea mayor que C**, la estrategia H es evolutivamente estable porque se cumple el primer requisito.

→Estrategia Paloma:  $E(P,P) = \frac{1}{2} V$  y  $E(H,P) = V$ ; No es evolutivamente estable porque obviamente  $\frac{1}{2} V < V$

Por tanto;

>Cuando V es mayor que C: Según la definición de estrategia evolutivamente estable; si una paloma se introdujera en una población de halcones ésta nunca ganaría una contienda ya que su estrategia conlleva un "pago" que ante un halcón siempre será O. Por el contrario en una población de palomas donde el pago entre ellas es  $\frac{1}{2} V$ , un halcón siempre prosperará ya que su pago ante una paloma es V.

>Cuando C es mayor que V: Una población mixta de halcones y palomas podrá perdurar de modo estable donde la proporción de halcones será  $V/C$  (cuanto mayor sea C menor porcentaje de halcones habrá en la población).

-Dilema del Prisionero: El juego consiste en lo siguiente:

>Joe y Bill son capturados por la policía después de atracar un banco y se les interroga por separado ofreciéndoles un trato:

- Si uno de los dos confiesa y el otro no, el primero sale libre y el segundo tendrá una pena de 20 años

- Si ambos confiesan, la pena será de 5 años para cada uno

- Si ninguno confiesa, la pena sería la mínima: 1 año.



|                 |                 | Conducta de Bill |                 |
|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|
|                 |                 | CONFIESA (D)     | NO CONFIESA (C) |
| Conducta de Joe | CONFIESA (D)    | D,D:15,15        | D,C:20,0        |
|                 | NO CONFIESA (C) | C,D:0,20         | C,C:19,19       |

Puesto que menos años de cárcel es mejor que más años, invertiremos los valores para que los pagos resulten positivos.

>Si uno confiesa y defrauda (**D**) al otro, el que no confiesa habrá cooperado (**C**) con su compañero para salvarse ambos. Sin embargo se llevará la pena máxima: 20 años => **0** y su compañero saldrá ileso 0 años => **20**

>Si ambos confiesan (D,D) pasarán entre rejas 5 años => **15**

>Si ambos cooperan (C,C) no confesando, cada uno obtendrá una pena de 1 año => **19**

>**Según la Teoría de Juegos:** Como la teoría de juegos predice, los jugadores son egoístas racionales: si quieren obtener el mayor pago ambos confesarían con la esperanza de ser los primeros en hacerlo ( $20 > 19$ ). Sin embargo, la solución que más favorece en promedio a la población, en este caso de presos, sería no confesar ( $19+19 > 0+20$  ó  $20+0$ ). Para salir de este dilema, veamos cuál es:

- La estrategia evolutivamente estable. Dado que:

$E(D,D) = 15$ ;  $E(C,D) = 0$  Entonces  $E(D,D) > E(C,D)$  Por lo que la estrategia D "confesar" sería evolutivamente estable.

- La selección natural: En la medida en que las estrategias "confesar" y "no confesar" tengan una base genética, la selección natural haría que la primera se implantara en la población haciendo que la segunda se extinguiera, lo que demuestra que la selección natural no siempre da la mejor solución para la población.

## La Reproducción: el Apareamiento y el Esfuerzo Parental

Según lo visto, la Ecología del Comportamiento propone como relación entre la conducta inmediata y la aptitud a las diferentes estrategias que los animales aplican para maximizarla. Si bien el **esfuerzo reproductivo** (emparejamiento y procreación) involucra la mayor parte de la energía, no debemos olvidar que la **historia vital** (crecimiento, desarrollo, esfuerzo reproductivo...) es al final la que da cuenta del total de aptitud.

### Sistemas de Apareamiento y Elección de Pareja

Existen dos teorías, no contradictorias entre sí, que explican la ventaja de la reproducción sexual sobre la asexual.

#### *Teoría de la Reparación Genética*

En la medida en que la mayoría de las mutaciones tienen efectos negativos sobre la aptitud, las especies con reproducción asexual tienen dificultades

para perdurar en el tiempo debido a que una vez que aparece mutación, todo el clon será portador de la misma.

### *Teoría de la Reina Roja*

Ante la frecuencia de mutación de los agentes infecciosos, la única forma de que los organismos pluricelulares tengan una oportunidad es la variabilidad genética que supone una reproducción sexual, ya que hace más probable la existencia de una combinación de alelos del sistema inmune que le permita sobrevivir y reproducirse.

### *Sistemas de Apareamiento*

Los tres factores que vamos a ver a continuación permiten dar cuenta de los sistemas de apareamiento y de sus variantes mixtas:

1. **Anisogamia:** Significa que los gametos sexuales que van a unirse mediante la reproducción sexual son morfológicamente diferentes:

-Los óvulos son grandes, costosos de producir y escasos

-Los espermatozoides son pequeños, baratos y abundantes.

>**Ley de Bateman:** Esta diferencia anisogámica entre machos y hembras determina el dimorfismo esencial: mientras que los machos pueden tener tantos descendientes como hembras puedan fecundar, las hembras sólo pueden tener tantos como puedan gestar. Esto es especialmente importante para las especies vivíparas (mayor tiempo de gestación).

2. **Fecundación interna o externa:** Este hecho es importante para explicar que en algunas especies de peces sea el macho el que realiza el cuidado de las crías. Si la fecundación es externa, tanto machos como hembras vierten sus gametos en el agua; cuando esto ocurre en el territorio que el macho defiende, es probable que se dé dicho comportamiento.

3. **Mamíferos u ovíparos:** según donde se desarrolle el embrión, cabe esperar que las crías reciban cuidados

-Monoparentales=>Mamíferos

-Biparentales=>Aves

Los sistemas de apareamiento son cuatro:

1. **Poliginia.** En este sistema un macho fertiliza a varias hembras en cada estación reproductiva. La gran mayoría de los mamíferos son poligínicos.

-El Dimorfismo sexual es indicio de poliginia. Esto ocurre por las diferencias morfológicas que se observan entre estos machos y hembras debidas a:

>La competencia entre machos (los machos son bastante más grandes y fuertes que las hembras), como es el caso del elefante marino. Esta especie se aparea en la tierra por lo que durante la breve época de apareamiento ocupa las escasas playas accesibles. Cuando las hembras se agrupan, el macho alfa debe ser capaz de acapararlas e impedir el acceso a los machos competidores.

>La elección de las hembras (los machos son bastante más vistosos que las hembras). El hecho de que las hembras puedan elegir a su pareja genera un tipo de competencia entre los machos que nada tiene que ver con la lucha; El cortejo, será la clave en este caso, ya sea mediante

- rasgos anatómicos: como por ejemplo el pavo real con su exuberante cola de 100 ojos

- rasgos conductuales: como podrían ser los pájaros enramadores, de por sí poco vistosos, pero con la capacidad de construir complejos y coloridos arcos que llaman la atención de la hembra interesada.

-El Umbral de la poliginia: A veces, en especies supuestamente monógamas, se da poliginia; cuando un macho acapara los recursos que la hembra necesita para la crianza o bien existe escasez de los mismos, ésta puede preferir ser la segunda hembra en un territorio bien abastecido que la primera en uno pobre.

2. **Promiscuidad/Poliginandria**: La Poliginandria es un tipo de comportamiento sexual en el que dos o más machos se relacionan de forma exclusiva con dos o más hembras, formando un mismo grupo. Se usa como sinónimo de promiscuidad en tanto que es un grupo de machos y no uno sólo el que tiene acceso a las hembras del grupo; podría decirse que se trata de **promiscuidad condicionada**. Es, por ejemplo, el caso de los:

>Leones: Las hembras de león forman comunidades relativamente grandes en las que cazan, defienden el área y crían. Pequeñas coaliciones de dos machos o más deben colaborar en la defensa ante otros machos si quieren tener acceso a las hembras. Si los machos fueran derrotados por un grupo invasor, las crías serían eliminadas por éstos (infanticidio) para asegurar y acelerar su paternidad.

>Chimpancés: Las hembras tienen un celo muy prolongado por lo que promueven activamente la atención de los machos sin que ninguno pueda acaparar en exclusiva a ninguna hembra. Al hacer a muchos machos candidatos a la paternidad, se bloquea el infanticidio ya que un macho no atacará a las crías de una hembra con la que se ha apareado.

-El umbral de la Poliginandria. A veces, según la riqueza del territorio, una especie puede ser monógama o promiscua. Es el caso de

>El acentor común: Se trata de un pájaro cuyos machos y hembras ocupan territorios independientes que sin embargo pueden solaparse. Cuando el territorio de un macho es abundante en recursos es capaz de monopolizar a una hembra; en el caso de que fuera pobre, las hembras amplían su área de forrajeo al territorio de otros machos con los que copularían activamente.

La promiscuidad promueve un tipo de competencia entre machos que tiene lugar en el cuerpo de la hembra, es la competencia entre los espermatozoides por conseguir fecundar el óvulo.

3. **Poliandria**: Se trata de un sistema de apareamiento en el que varios machos cubren a la misma hembra en cada estación reproductiva. Entre las aves, aunque en su mayoría son monógamas, puede darse el caso de poliandria cuando una hembra es capaz de poner sucesivas nidadas y dejar cada una de ellas a cargo del padre (que un solo adulto pueda incubar los huevos). En este sistema serán las hembras, de mayor tamaño que los machos, las que compitan por ellos llegando incluso al infanticidio; una hembra destruye la nidada que está empollando un macho con el fin de que copule con ella y críe su puesta.

Además de la competencia entre hembras, también habrá competencia espermática dado que la hembra copula con varios machos sucesivamente.

4. **Monogamia:** supone el acceso sexual exclusivo y permanente entre un macho y una hembra. Según la ley de Bateman, parece obvio que un macho sale beneficiado si se aparea con más de una hembra, por lo que el hecho de que "elijan" la monogamia puede deberse a:

-Que las hembras no estén agrupadas, sino repartidas en territorios mostrando incluso agresividad hacia otra hembra que trate de acercarse al suyo.

-Que la cría de esa especie necesite el cuidado de dos adultos, ya que los machos monógamos participan activamente en la crianza.

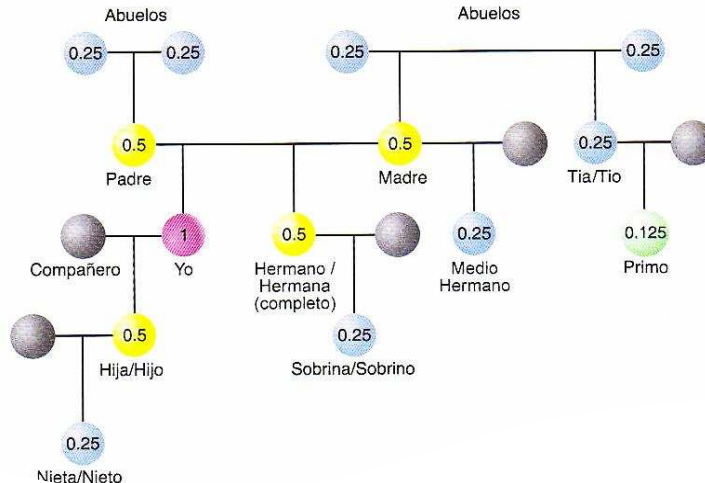
## Monogamia, Familia, Altruismo Reproductivo y Selección por Parentesco

### Altruismo Reproductivo

Puesto que se define como el esfuerzo que un individuo realiza en beneficio de otro a costa de renunciar a tener más descendientes directos, los padres que cuidan de sus hijos pueden ser definidos como altruistas.

**La familia; el grado de parentesco:** Los familiares tienden a ayudarse y a favorecerse en la medida de lo posible siendo ayudados unos familiares más que otros y ayudando a unos más que otros.

Esto ocurre por el grado de parentesco que comparten entre ellos; a mayor grado, mayor será el altruismo.



**Ley de Hamilton:** Establece una relación matemática entre el coste reproductivo que invierte el altruista y el beneficio reproductivo que el receptor obtiene multiplicado por el grado de parentesco entre ellos; El resultado de multiplicar beneficio (**B**) por parentesco (**r**) tiene que ser mayor (o igual) que el coste (**C**) =>  $Br \geq C$  Supongamos un altruista que interviene para la supervivencia de 2 hijos  $B=2$ ; Mirando el esquema,  $r=0,5$ ; y el coste sería su muerte, por lo que según el esquema  $C=1$ ;  $Br = 2 \times 0,5 = 1 = C$

### *Altruismo Reproductivo en el Reino Animal*

Como hemos visto, para que ocurra altruismo reproductivo debe existir un grado de parentesco que garantice al altruista el aumento de su

representación genética en la población. Debido a las limitaciones cognitivas en los animales que les impiden medir su grado de parentesco, a excepción de una madre y su cría, el altruismo es poco frecuente en la naturaleza. Sin embargo se ha observado en:

**Especies eusociales:** Son aquellas que viven en colonias con un máximo nivel de organización social, como las ratas topo o los himenópteros (abejas, hormigas...) donde la hembra dominante es la única que cría y donde las castas, a pesar de no reproducirse, dedican su vida al cuidado de sus hermanos. La explicación de este altruismo aparentemente infructuoso está en que se da:

**-Monogamia:** pues la hembra dominante se aparea con el mismo macho, garantizando un grado de parentesco entre hermanos mucho mayor que el que se da cuando la hembra se aparea con más de un macho.

**-Selección por parentesco:** Si los individuos que no se reproducen contribuyen a que sus familiares lo hagan en mayor medida, están logrando aptitud indirecta. El hecho de que no pueda ser inclusiva ( $AD+AI$ ) porque las castas no reproductivas no logran aptitud directa, nos hace preguntarnos cómo es posible que sea suficiente para compensar la renuncia a los descendientes propios;

#### El Altruismo en Himenópteros

**Haplodiploidía:** En las especies Himenópteras (abejas, hormigas...) las hembras son diploides, mientras que los machos son haploides, que es en lo que consiste la haplodiploidía. De esta forma, las hembras descendientes de una pareja de himenópteros comparten entre sí el 75% de sus genes, bastante más que el 50% de una pareja monógama diploide. Así, las obreras logran que haya mayor número de copias de sus genes criando hermanas que si ellas mismas tuvieran hijas, con las que sólo compartirían el 50%.

-Si aplicamos la fórmula de Hamilton: siguiendo el ejemplo anterior, 2 hermanas  $B=2$ ;  $r=0,75$  el coste seguiría siendo la vida  $C=1$ , vemos que se cumple  $Br = 2 \times 0,75 = 1,5 > C$

#### El Altruismo entre Diploides

**Endogamia:** Como sabemos, en biología significa el cruzamiento de una raza, comunidad o población aislada genéticamente. Las ratas topo viven en colonias familiares donde la endogamia prolongada hace que el parentesco genético sea mucho mayor que el que se da entre hermanos completos de parejas monógamas exogámicas. Así, el valor de  $r$  observado entre los miembros de una colonia tiene un promedio de 0,8; más incluso que entre los himenópteros.

#### *El Conflicto Reproductivo y la Historia Vital*

**El Conflicto Padres/Hijos:** Asumiremos que el progenitor es el altruista porque cuidar de una cría le supone un coste. Dicho coste evidentemente no siempre es la propia vida, sino el esfuerzo que invierta en la cría, que cuanto más sea, menos reservas guardará para otros descendientes. Sabiendo que un individuo siempre tiene consigo un parentesco de 1, que es el doble del que tiene con su progenitor, cualquier individuo estará el doble de interesado en sí mismo que su padre o que su madre. Esto significa que en la medida en que una cría pueda, intentará conseguir que sus padres

inviertan en ella el doble de lo que ellos están dispuestos a invertir espontáneamente. El mismo proceder explica el conflicto entre hermanos, ya que el grado de parentesco de un individuo consigo mismo sigue siendo el doble que el comparte con éstos. Por tanto, cada hermano tratará de acaparar el doble de recursos que los demás.

**Conflicto Prenatal Madre/Hijo:** Un ejemplo dramático es el que se produce en el útero materno tras la fecundación; entre el feto y la madre sólo hay un parentesco de 0,5 que es la mitad de la relación genética que cada uno mantiene consigo mismo. De este modo, el feto está interesado en sí mismo el doble de lo que lo está en su madre y a la madre le pasa lo mismo pero a la inversa.

-Diabetes gestacional: Cuando una mujer está gestando, los niveles de glucosa óptimos en el torrente sanguíneo deben ser bajos, mientras que en el feto las exigencias de glucosa son altas. Si los niveles de glucosa son demasiado elevados, la madre segrega insulina para extraer su exceso en la sangre. Sin embargo, la placenta posee numerosos receptores de insulina con el fin de degradarla y mantener el nivel en beneficio del feto. Si la madre no es capaz de contrarrestar el ataque placentario, aparece la llamada *diabetes gestacional*.

-Preeclampsia: Como la nutrición y la oxigenación del feto dependen también de la circulación sanguínea materna, está en el interés del feto aumentar el flujo sanguíneo, cosa que hace destruyendo la musculatura lisa de estas arterias aumentando así la presión sanguínea de la madre. Esto da como resultado la Preeclampsia.

-Impresión genómica: Recordemos que se trata de una serie de genes que se comportan de modo diferente si proceden del padre o de la madre. En el feto, el gen que codifica el factor de crecimiento sólo se expresa el procedente del padre, mientras que el de la madre queda inactivado. Puesto que el padre no invierte nada en el embarazo y no tiene relación de parentesco con la madre está interesado en que sus genes tengan el máximo de recursos. Por su parte, la madre tiene que conservar energías para los siguientes embarazos, con lo que su interés es optimizar los recursos que aporta al feto actual: suficientes pero sin despilfarrar.

-El aborto espontáneo: Puesto que el embarazo se mantiene las primeras semanas gracias a la progesterona materna, las mujeres que son capaces de abortar embriones genéticamente deformes tienen una enorme ventaja selectiva. Por su parte, el feto comienza muy pronto a estimular la secreción materna de progesterona con el fin de sobrevivir. Así pues, los abortos espontáneos son una forma de elección materna ya que la calidad biológica de lo engendrado determina la decisión inconsciente; cuando aumenta la edad de la madre aumenta también el riesgo de que nazcan niños con defectos genéticos ya que, según se acaba la vida reproductiva de una mujer, más difícil resulta reponer un hijo perdido, por lo que la madre "acepta" una calidad inferior.

**Conflictos Postnatales e Infanticidio:** El infanticidio humano es cometido principalmente por la madre biológica. Puesto que criar y sacar adelante un nuevo ser es para cualquier hembra de mamífero un gasto enorme en términos de expectativas reproductivas, la decisión de criar o abandonar cuando aún no se ha invertido demasiado puede ser una estrategia adaptativa. La clave está en:

- La edad de la madre: cuanto mayor es, se reduce el número de infanticidios debido al poco tiempo que le queda para probar una nueva oportunidad
- La edad de la cría: cuanto más pequeña es, mayor es la probabilidad de que se cometa infanticidio con ella. Para explicar este hecho se recurre al:
  - >Valor reproductivo: que es la probabilidad de que una cría llegue a ser capaz de proporcionar nietos a sus padres; puesto que esta probabilidad es mayor cuanto más próxima se halle a la madurez sexual, el valor reproductivo es mayor cuanto más edad tenga.

## TEMA 6

### **ORGANIZACIÓN GENERAL DEL SISTEMA NERVIOSO**

El supuesto fundamental en el que se basa la Psicobiología es que el comportamiento que observamos y los procesos mentales que intervienen decisivamente en la aparición del comportamiento (las emociones, el aprendizaje, la memoria...) son fruto del funcionamiento del SN.

El SN de cada individuo es el resultado de:

- El desarrollo filogenético de su especie
- La herencia genética propia
- La influencia de los factores epigenéticos, procedentes del ambiente tanto:
  - >Externo (p.ej. estimulación sensorial)
  - >Interno (p.ej. hormonas)

El SN está constituido por:

- SNC**: formado por el encéfalo (cerebro) y la médula espinal. Está conectado en constante comunicación con el resto de nuestro cuerpo a través del:
- SNP**: constituido por los ganglios (conjunto de neuronas) y nervios que permiten recibir información al SNC del ambiente interno y externo, ejecutar respuestas motoras y coordinar los demás órganos para mantener las funciones vitales.

### Células del Sistema Nervioso

La estructura más compleja que existe, el SN, está compuesta esencialmente de dos tipos de células; las **neuronas** y las células gliales o **glía**.

#### La Neurona

Las neuronas son los componentes fundamentales y las unidades básicas de procesamiento del SN. La comunicación que se establece entre ellas constituye los complejísimos:

**Circuitos neuronales**: En este entramado, la función principal de cada neurona es recibir información, procesarla, y transmitirla a la célula que proceda. Dicha función integradora que realiza cada neurona constituye la base del funcionamiento neuronal.

**Trasmisión sináptica**: Para llevar a cabo el procesamiento de la información, las neuronas poseen una característica que la diferencian de las

demás células; tienen la capacidad de transmitir información no sólo entre ellas, sino también a otras células de nuestro organismo.

**-Sinapsis:** La neurona es una entidad discreta y bien definida, separada una de otra y no una parte de una red continua como se creía. Estas células individuales se comunican entre ellas con células concretas a través de sinapsis, que es la relación funcional de contacto entre sus terminaciones.

**Plasticidad neural:** El término neural hace referencia al SN e incluye tanto a las neuronas como a la glía. No debemos olvidar este concepto que determina la capacidad de nuestro SN para cambiar y reorganizarse en función de las situaciones que se van produciendo a lo largo de la vida. De hecho, aunque dichos cambios son mayores durante el desarrollo de los circuitos neurales, en la madurez se siguen modificando nuestros contactos sinápticos a medida que aprendemos, establecemos memorias nuevas, nuestro SN sufre lesiones...

### *Características Estructurales y Funcionales de la Neurona*

La variedad que presentan las neuronas en cuanto a forma y tamaño es tan amplia como las funciones que realizan. Sin embargo, todas ellas presentan unas características estructurales comunes.

**Membrana Neuronal:** Es la membrana que envuelve a la neurona constituyendo el límite entre el interior celular y el medio que la rodea. Gracias a ella esta célula puede:

-funcionar como una unidad independiente.

-integrar la información que recibe a través de los contactos sinápticos

Además, las propiedades de la membrana permiten que se genere, conduzca y transmita el

-impulso nervioso: elemento básico de la comunicación neuronal que soluciona el problema de conducir la información tanto de un lugar a otro del SN, como entre éste y otras partes de nuestro organismo.

**Citoesqueleto:** El interior de la neurona está constituido por una sustancia gelatinosa denominada citoplasma. Ahí, entre otras, se localizan las proteínas que constituyen el citoesqueleto. La organización de estas proteínas es fundamental para formar una matriz intracelular que determina la forma de la neurona y proporciona un mecanismo de transporte de moléculas en su interior.

>Microtúbulos: son los componentes más grandes del citoesqueleto y están directamente implicados en el transporte de sustancias en el interior celular.

>Neurofilamentos o Neurofibras: son los componentes del citoesqueleto que más abundan. Se encuentran entrelazados entre sí o con los microtúbulos, siendo esta organización determinante en algunas enfermedades neurodegenerativas, como el Alzheimer.

Además, en las neuronas se distinguen **tres zonas** de suma importancia donde la información se recoge, se procesa y se transmite. Estas zonas se denominan, respectivamente: