

Evo - Devo



Early Oligocene
(most forms with large horns)

Megacerops

Brontotherium

Late Eocene
(small horns arising in several different groups)

Dolichorhinus

Protitanotherium

Early Eocene
(no horns)

Eotitanops

Algunas consideraciones generales sobre el desarrollo y la evolución.

La “ley de Haeckel” y la “ley de Von Baer”

Developmental repatterning

Violaciones a la ley de Dollo

Macromutaciones

Modularidad

Miscelánea (Homología profunda)

Cambios homeóticos y frame shift

Generalidades

Paleontología



Teoría
Sintética
de la
Evolución

Biología del desarrollo

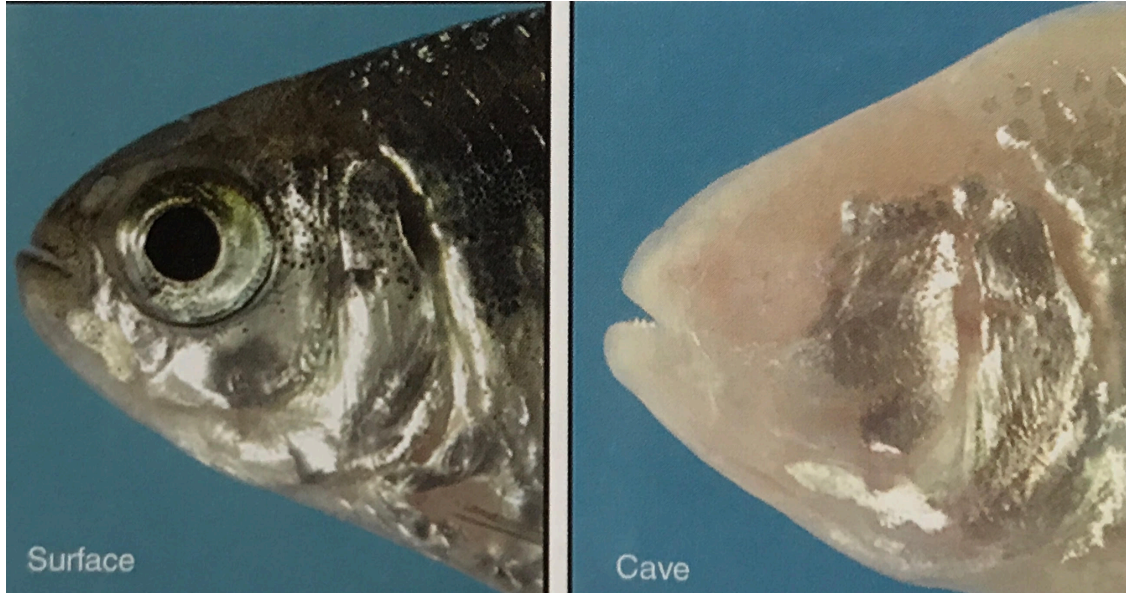
- 1) Gradualismo.
- 2) Selección Natural (de las variantes generadas por Mutación).
- 3) Comunidad de descendencia.
- 4) Extrapolacionismo.
- 5) Herencia particulada (genética de poblaciones)
- 6) Mecanismo de especiación (alopátrica)

1984 – Descubrimiento de las secuencias homeobox (180 pb que codifican una cadena de 60 aa, el “homeodomain”, que tiene afinidad por el ADN y que está presente en diferentes genes de en una gran diversidad de organismos). → Regulación de la expresión génica y a través de ella la regulación del proceso de desarrollo.

Eco - Evo – Devo (Ecological evolutionary developmental biology)

Es una rama de la biología que estudia cuáles son los efectos de las señales ambientales en la generación de los fenotipos durante el desarrollo de un organismo y cómo esto afecta al proceso evolutivo de las especies. De acuerdo con la teoría de la evolución por selección natural el ambiente juega un papel de filtro que determina el fitness de los individuos dependiendo de su fenotipo. Sin embargo, el ambiente, como un conjunto de factores bióticos y abióticos que interactúan con los organismos, también puede ser una fuente de variación fenotípica. En efecto, algunas diferencias entre fenotipos son parte de las respuestas que los organismos expresan en el ambiente en el que viven. (recordar conceptos tales como: plasticidad fenotípica, cambios epigenéticos, etc.). Sin la capacidad de integrar la información del ambiente y de las interacciones ecológicas, los organismos no tendrían manera de responder a los cambios en estos aspectos. Esto significa que no toda la información necesaria para la generación de un organismo está contenida en el embrión, o dicho de otra forma, “los genes no son la única explicación para la diversidad biológica”.

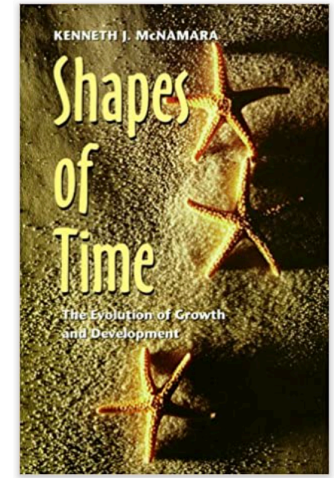
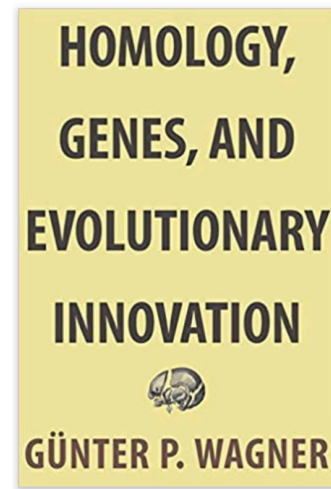
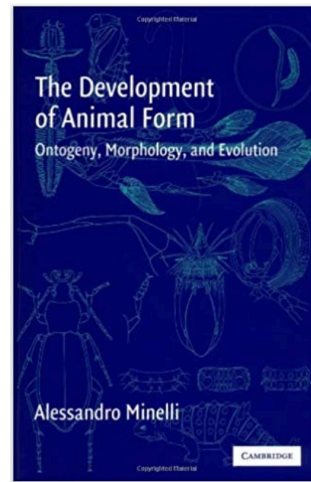
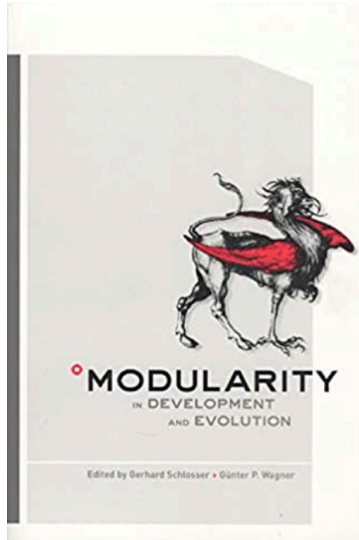
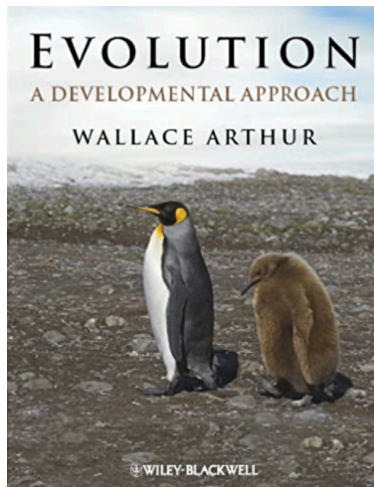
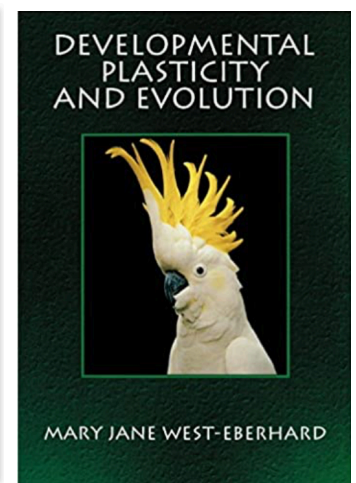
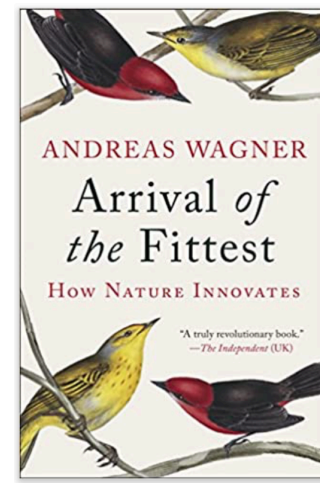
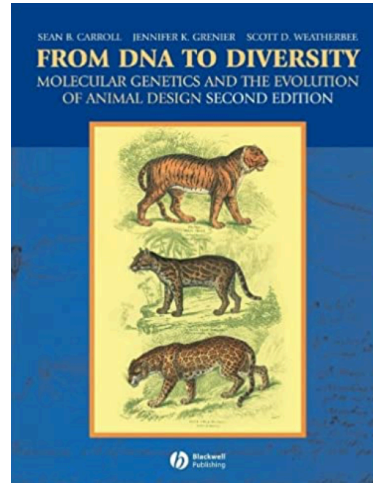
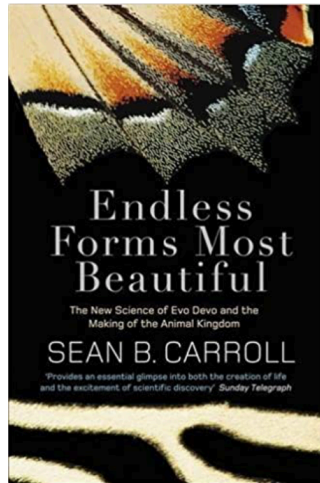
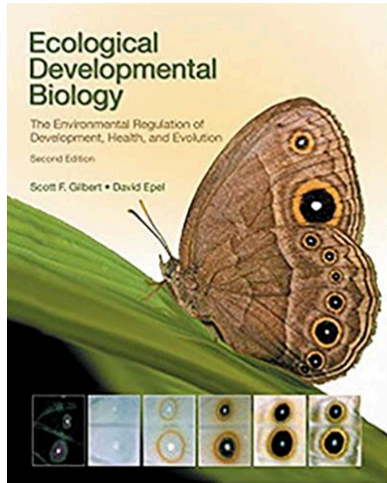
Un ejemplo de Eco-Evo-Devo



En *Astyanax mexicana* existe una forma de superficie y varias cavernícolas con ojos reducidos y poca pigmentación, que han evolucionado de manera independiente. Todas estas poblaciones pertenecen a la misma especie y se pueden cruzar entre sí.

HSP 90 (heat shock protein 90) es una chaperona que actúa como un “capacitor” evolutivo, enmascarando mutaciones en la población, que se “liberan” cuando el ambiente cambia (salinidad).

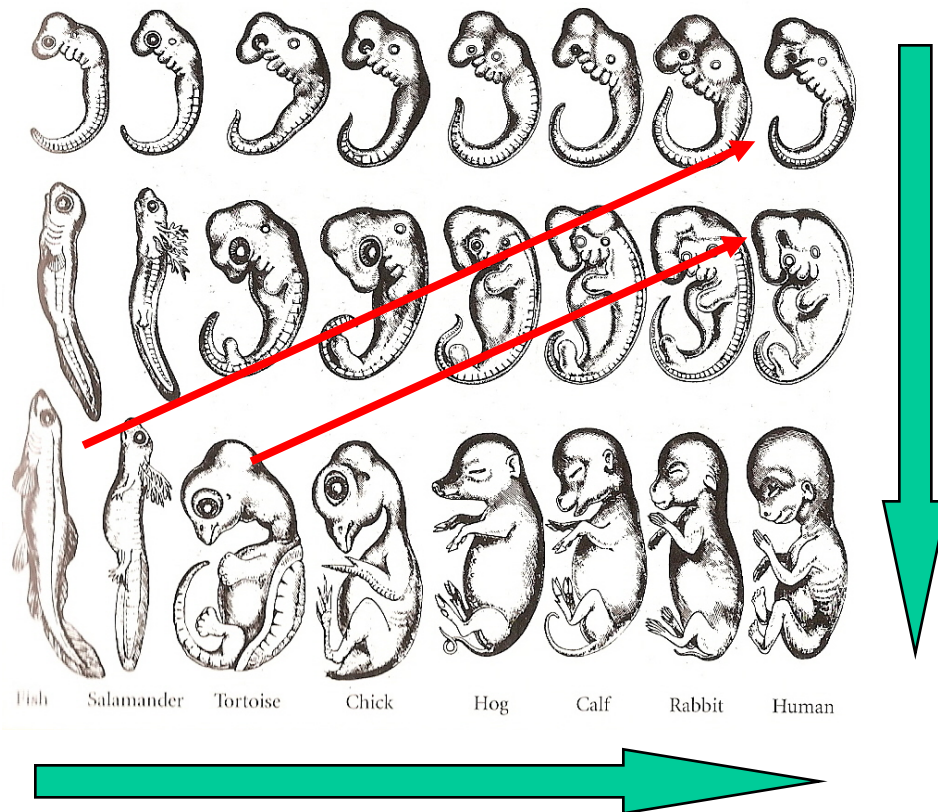
La evolución regresiva y convergente se facilitaría a partir de la variación críptica acumulada en la población (standing genetic variation), que se mantiene enmascarada por la HSP 90 hasta que el ambiente cambia. O sea que el ambiente no solo selecciona la variación sino que ayuda a producirla. Contraponer esto con el relativamente lento proceso de adaptación a partir de mutaciones “de novo”.



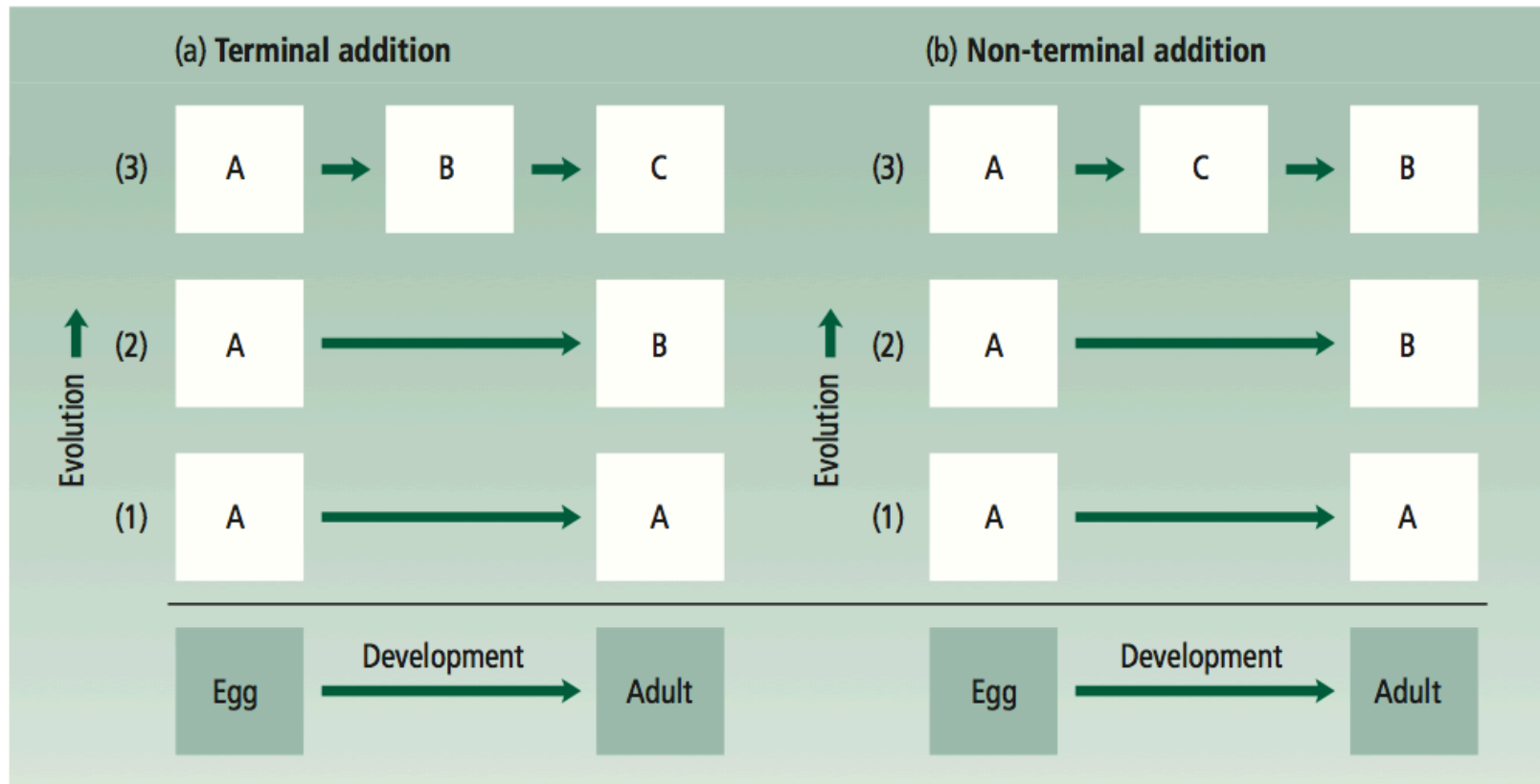
Las estructuras morfológicas son producto de un proceso de desarrollo que puede cambiar a lo largo de la evolución. En consecuencia, las transformaciones morfológicas que se producen a lo largo de la evolución son producto de cambios en el proceso de desarrollo.

Recapitulación o Ley Biogenética (Haeckel)

“La ontogenia recapitula la filogenia”

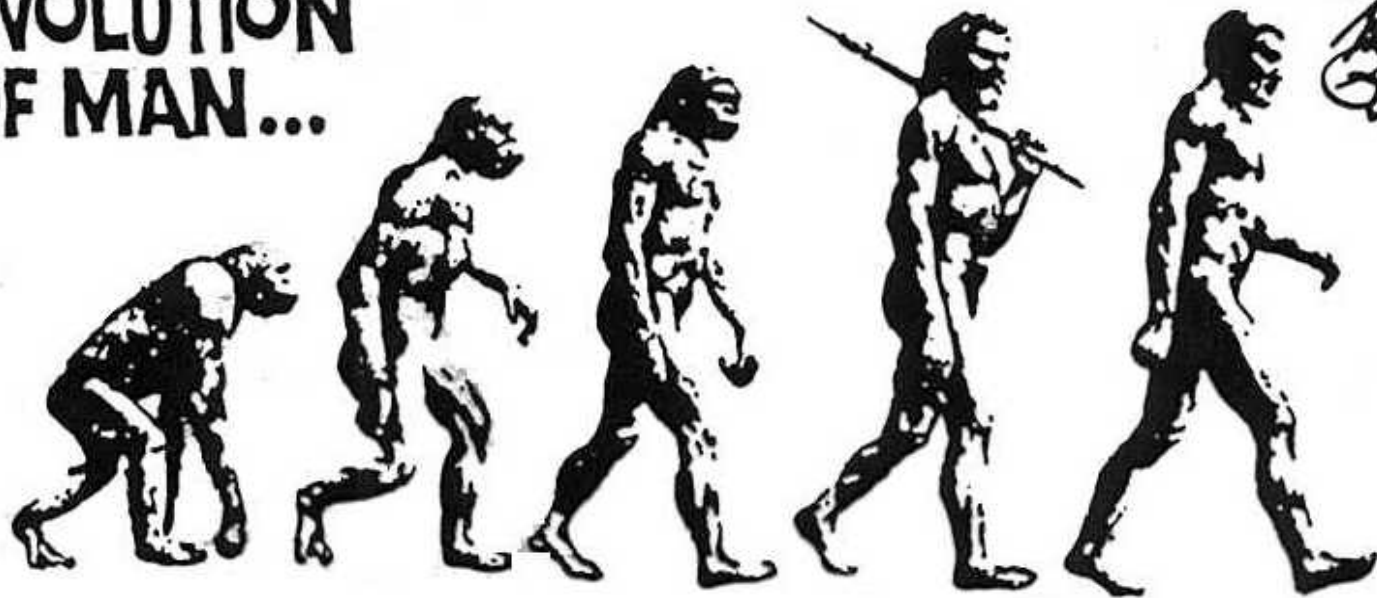


La recapitulación se produciría a través de la adición terminal.



La adición no terminal, o el truncamiento violarían el principio de recapitulación.

EVOLUTION OF MAN...



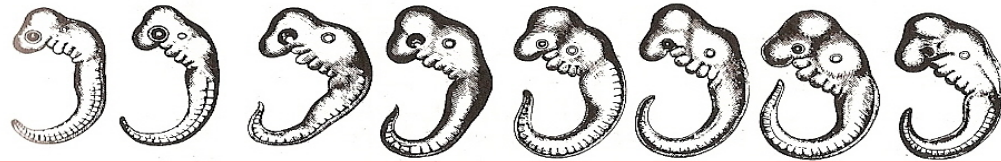
© 1910 PANTON PRESS/AGUS

Handwritten signature

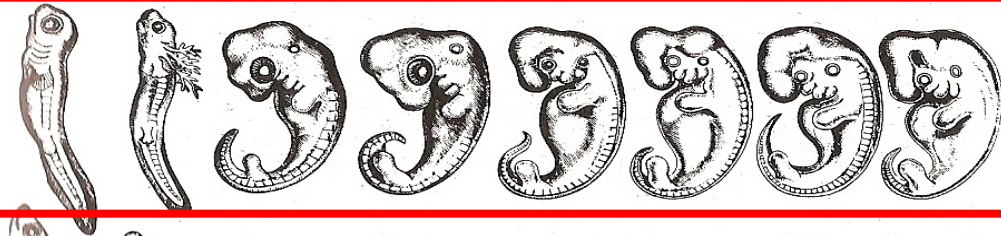
La Ley de von Baer:

Las características comunes de un grupo grande de especies aparecen tempranamente en el desarrollo embrionario en comparación a las características particulares. Los organismos se parecen más en los estadios iniciales del desarrollo que en los estados posteriores.

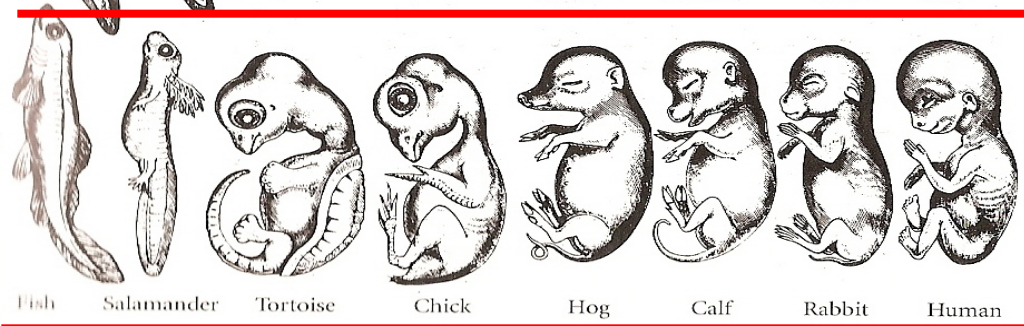
Carateres de cordado y vertebrado



Caracteres de gnatostomado



Caracteres de cada "Clase"



La ley de von Baer es más general que el principio de Recapitulación (y compatible con la paedomorfosis).

Developmental Repatterning

Wallace Arthur (2004) propone que existen 4 tipos de cambios que pueden producir variación durante el desarrollo

Heterocronía (en el tiempo o la tasa de desarrollo)

Heterotopy (en el lugar en que se expresa)

Heterometry (en la cantidad que se expresa)

Heterotypy (en el producto que se expresa)

Cambios Heterocrónicos

Son aquellos que cambios que afectan la tasa o el momento en el cual diferentes partes del cuerpo se desarrollan. (puede referirse a líneas somáticas vs. germinales o somáticas vs. somáticas). Siempre tiene que estar referido a la condición ancestral.

Table 20.1

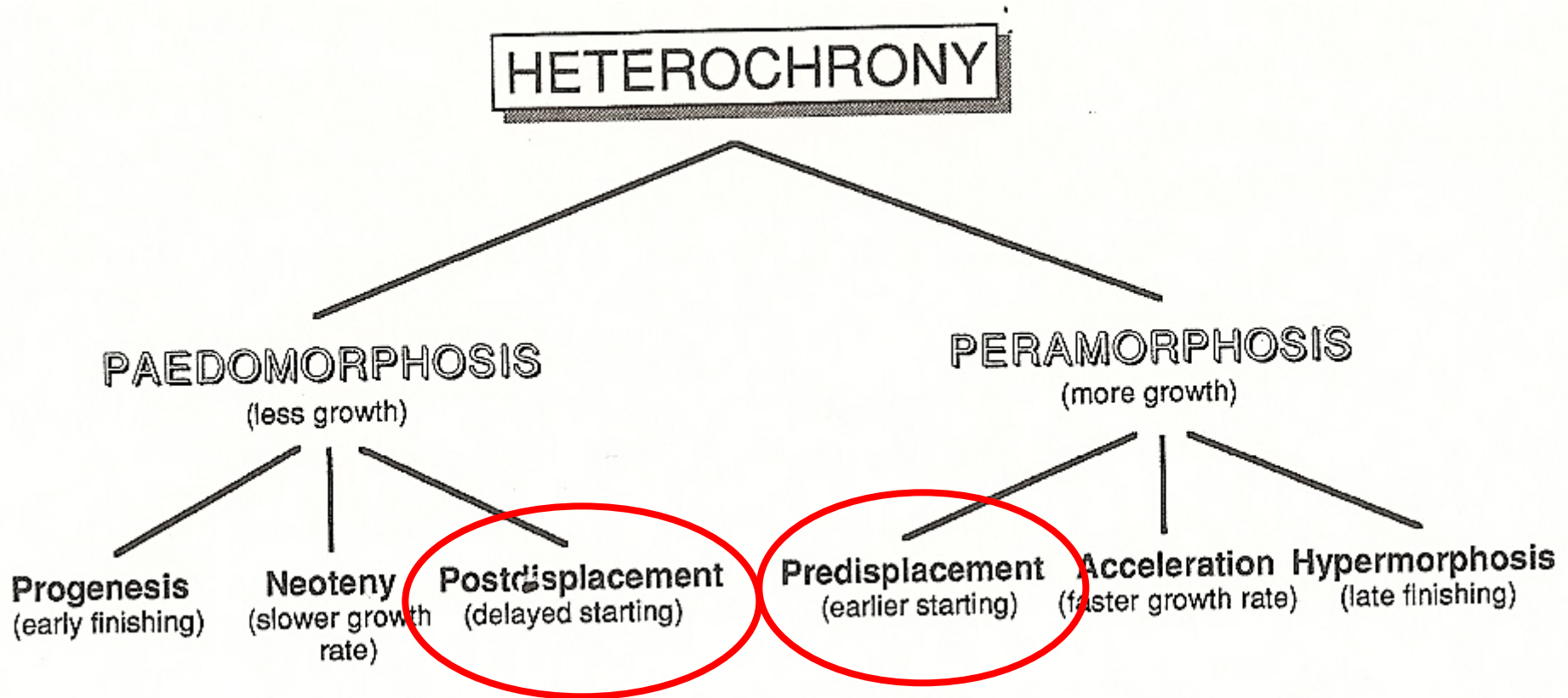
Categories of heterochrony. In modern work, the term pedomorphosis is sometimes substituted for recapitulation. From Gould (1977a). © 1977 President and Fellows of Harvard College.

Developmental timing

Somatic features	Reproductive organs	Name of evolutionary result	Morphological process
Accelerated	Unchanged	Acceleration	Recapitulation (by acceleration)
Unchanged	Accelerated	Progenesis	Pedomorphosis (by truncation)
Retarded	Unchanged	Neoteny	Pedomorphosis (by retardation)
Unchanged	Retarded	Hypermorphosis	Recapitulation (by prolongation)

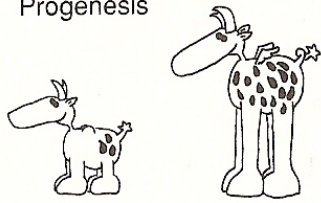
La paedomorfosis puede resultar en un escape a la especialización.

Sensu McKinney & McNamara (1991)

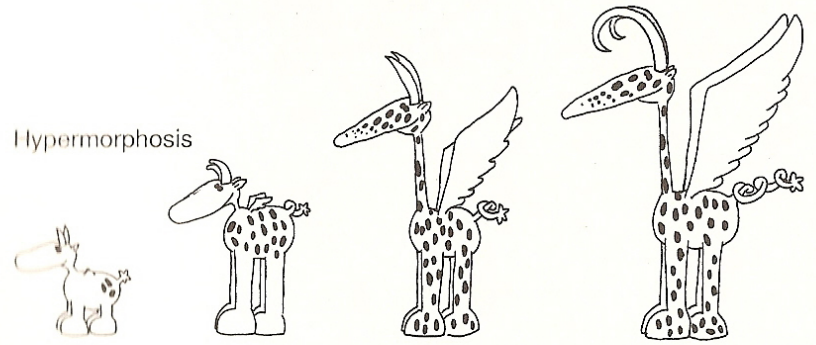


Los cambios heterocrónicos pueden afectar sólo a una parte del cuerpo. En esos casos se habla de heterocronía disociada.

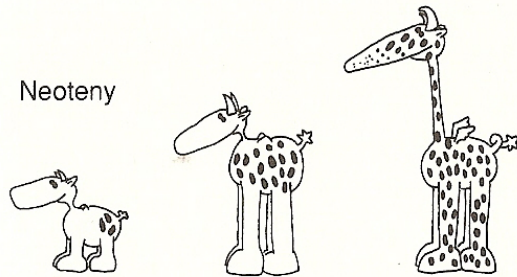
Progenesis



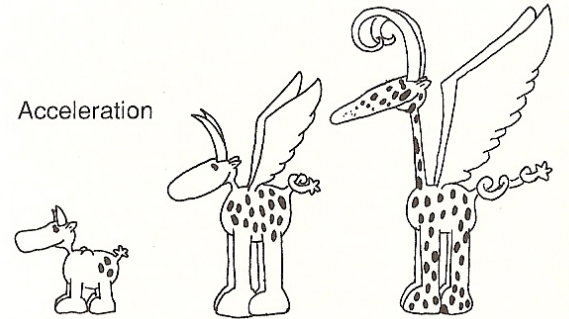
Hypermorphosis



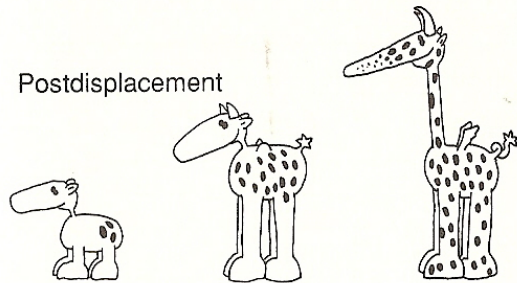
Neoteny



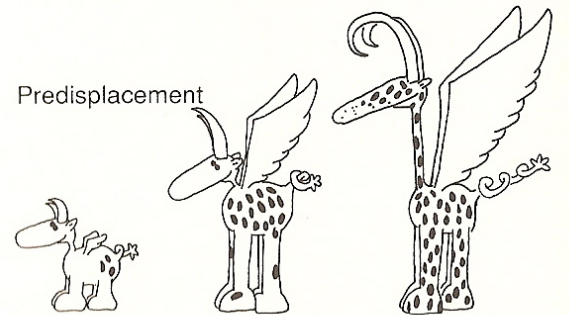
Acceleration



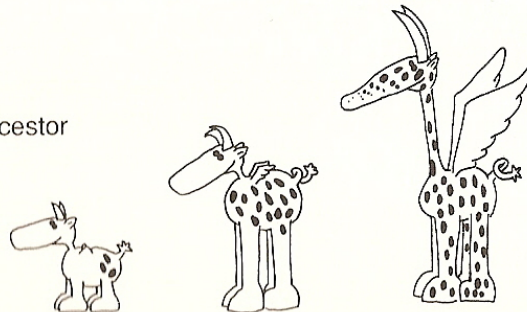
Postdisplacement



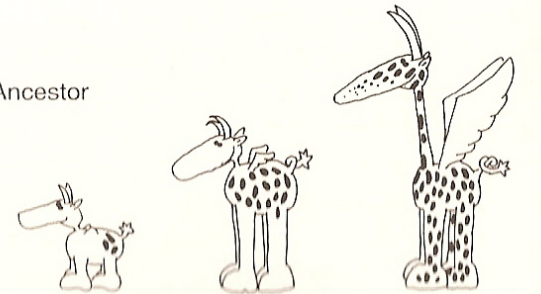
Predisplacement



Ancestor



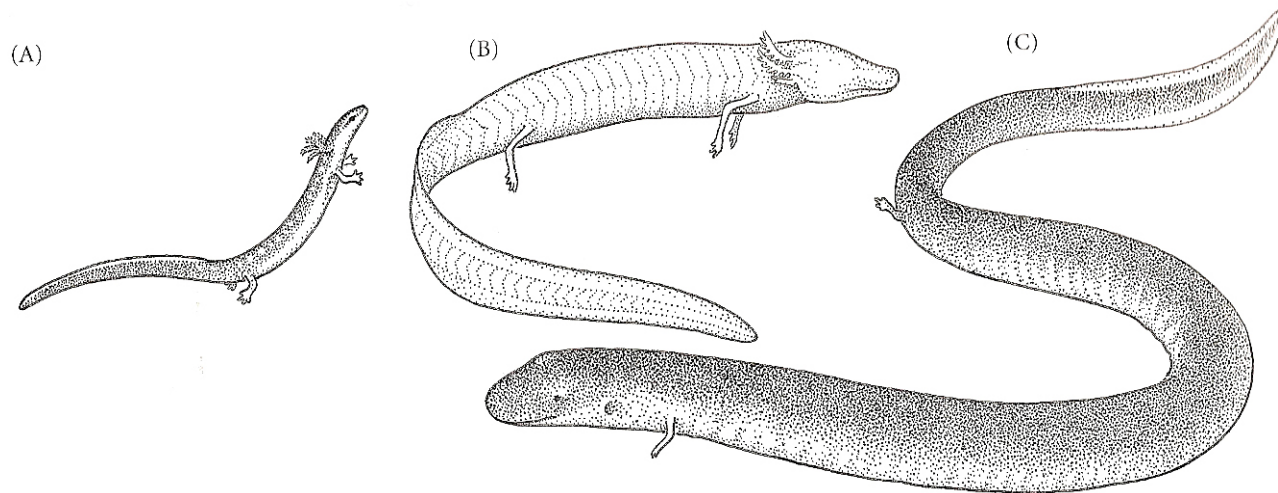
Ancestor



PAEDOMORPHOSIS

PERAMORPHOSIS

Ej. 1. Axolote Paedomorfosis



Cuando se trabaja con fósiles, no es posible medir directamente el tiempo, en consecuencia se utiliza al tamaño como una medida surrogante.

Ejemplo 2. *Cardium fittoni* (paedomorfosis)

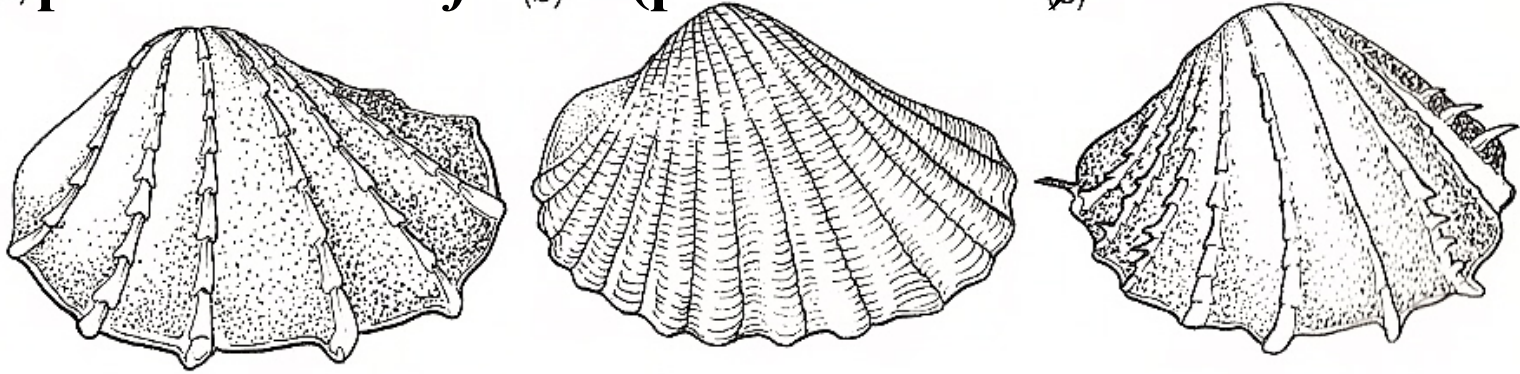


Figure 20.6 Neoteny in fossil cockles. (a) *Cardium plicatum* juvenile, 5 mm in length; (b) same species, adult 17 mm long; (c) *C. fittoni*, 35 mm long, and descended from *C. plicatum*.

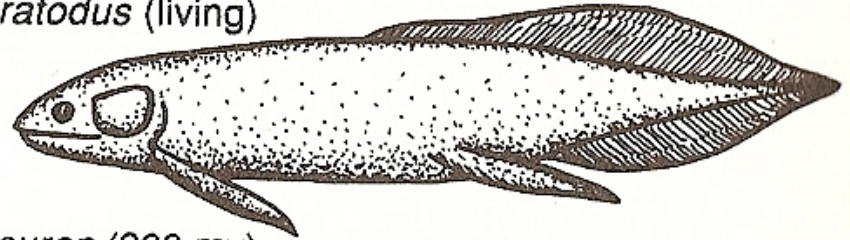
Si el descendiente adulto se parece a un ancestro juvenil (**paedomorfosis**), y el descendiente es por lo menos tan grande como el ancestro (adulto) se trataría de un caso de **neotenia**, mientras que si fuera de la talla de un ancestro juvenil se podría atribuir a un caso de **progénesis**.

Ejemplo 3. Dipnoos (paedomorfosis)

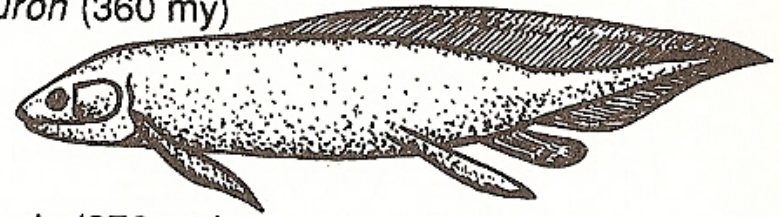
La mayoría de los cambios (ej. reducción en el número de aletas independientes) ocurrieron durante el Devónico.

Por eso a las formas actuales se las considera “fósiles vivientes”.

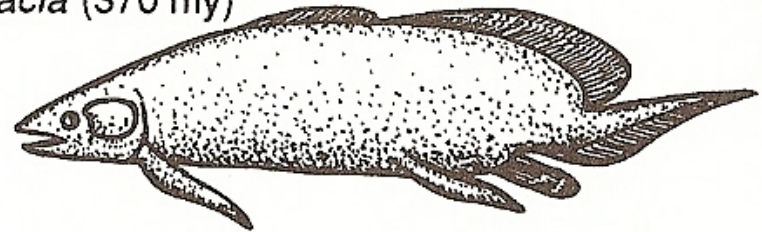
Neoceratodus (living)



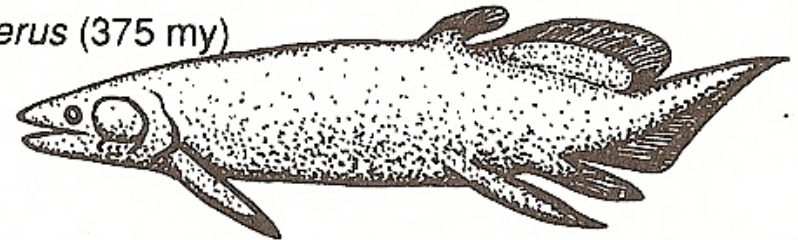
Phaneropteron (360 my)



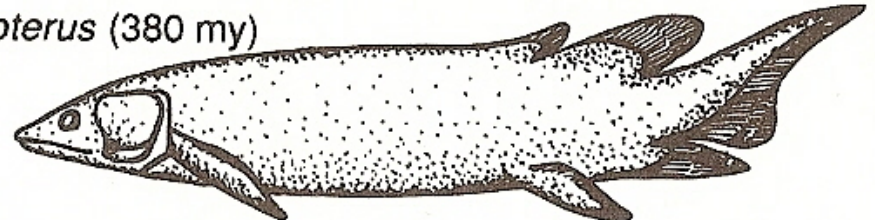
Scaumenacia (370 my)



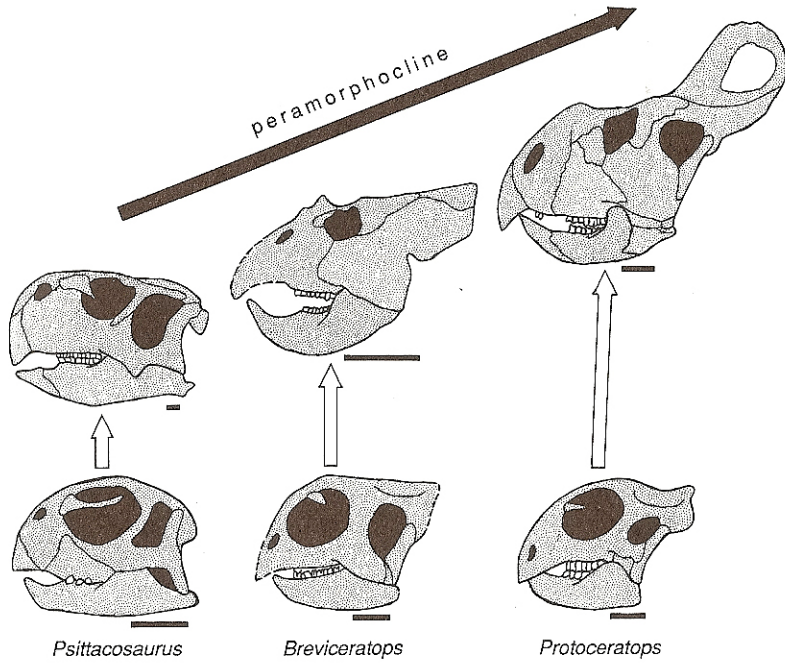
Howidipterus (375 my)



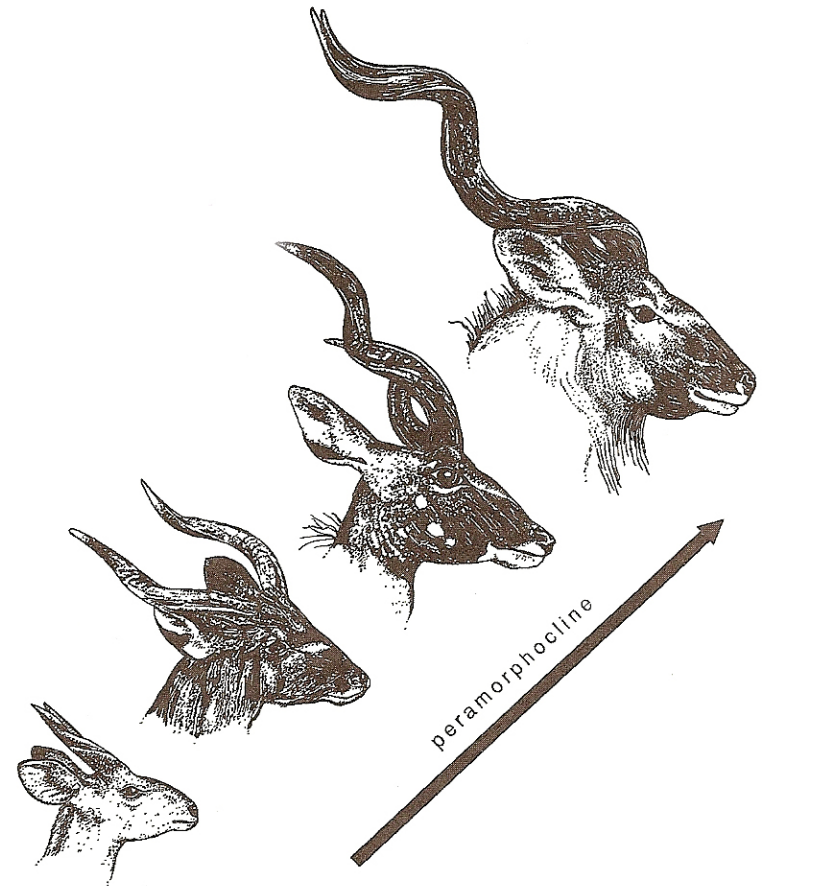
Dipterus (380 my)



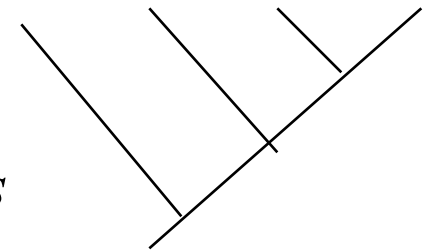
Ejemplos 4 y 5. Peramorfosis



Dinosaurios
Protoceratopsidos



Tragelaphus



Heterotopía

Chick
hindlimb



Duck
hindlimb



BMP

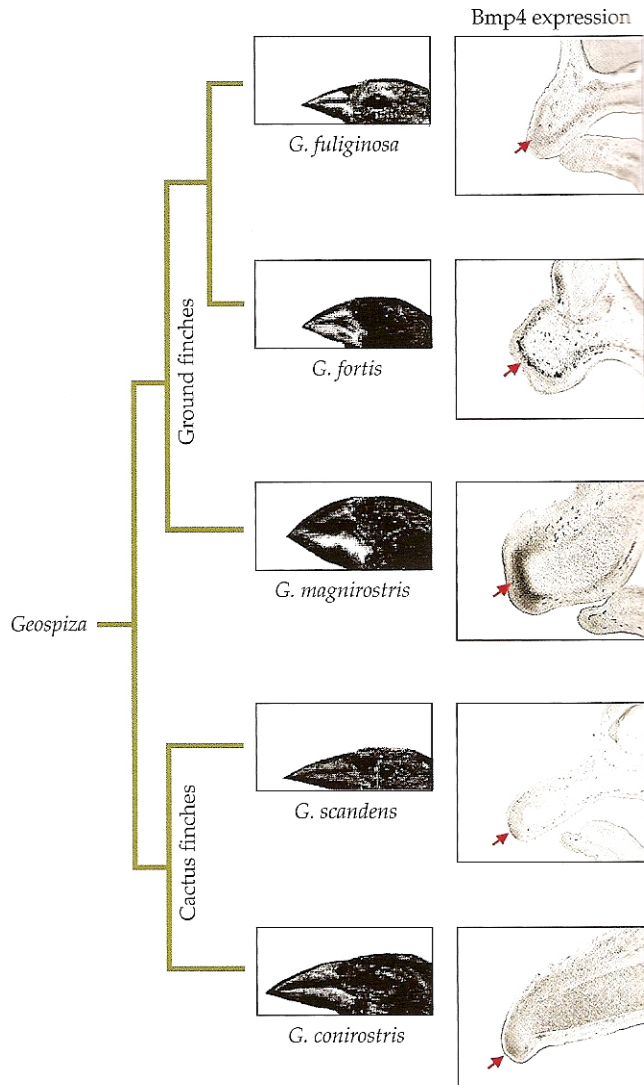
Gremlin

Apoptosis

Newborn

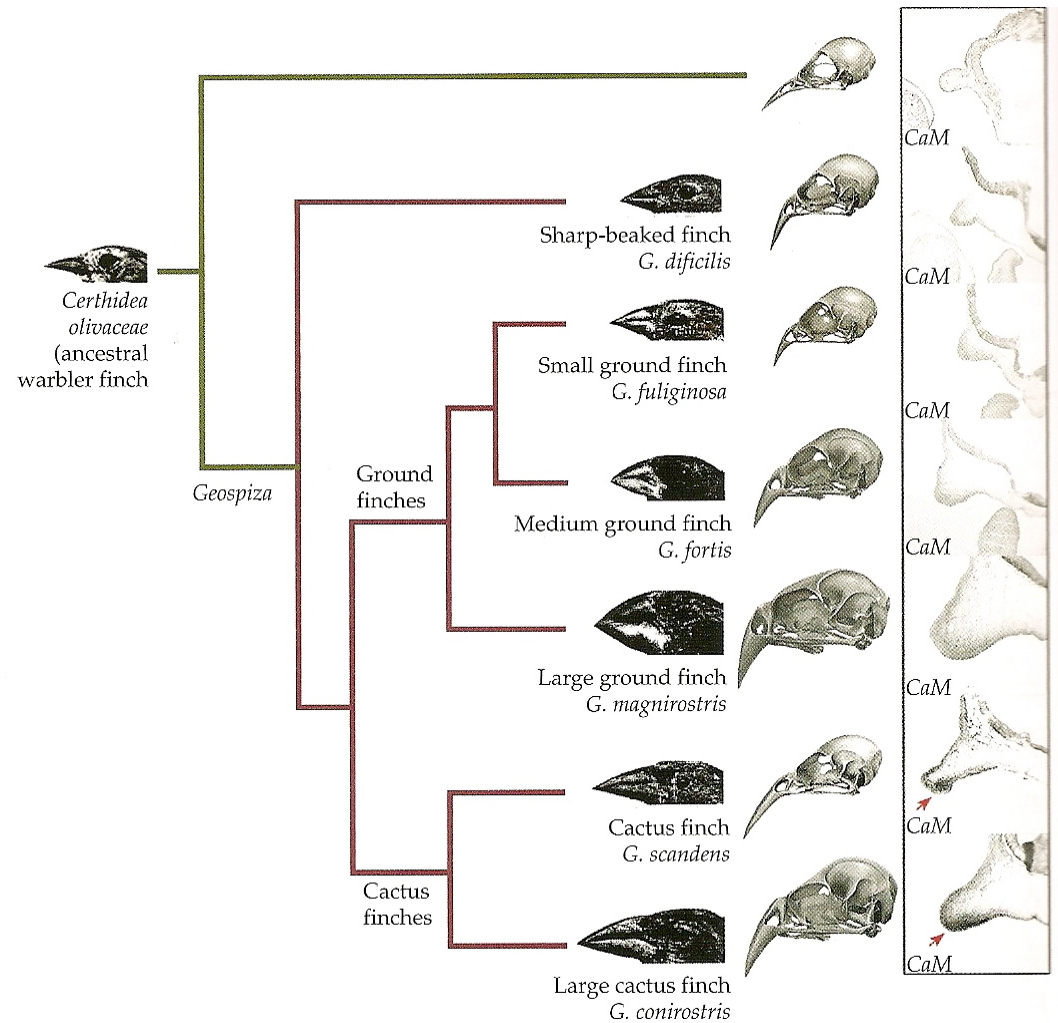
Expresión del BMP causa apoptosis. En ambas especies se expresa BMP pero en patos hay también expresión de la proteína Gremlin que inhibe al BMP. De esta manera se determina el patrón de membranas interdigitales del autopodio.

BMP4



Heterometría

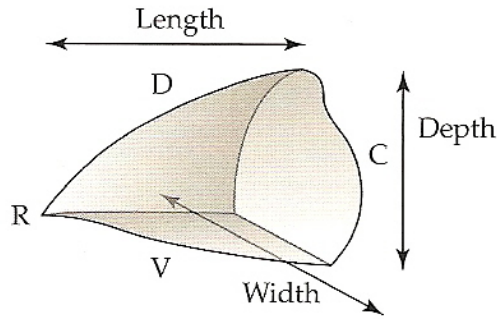
Calmodulin



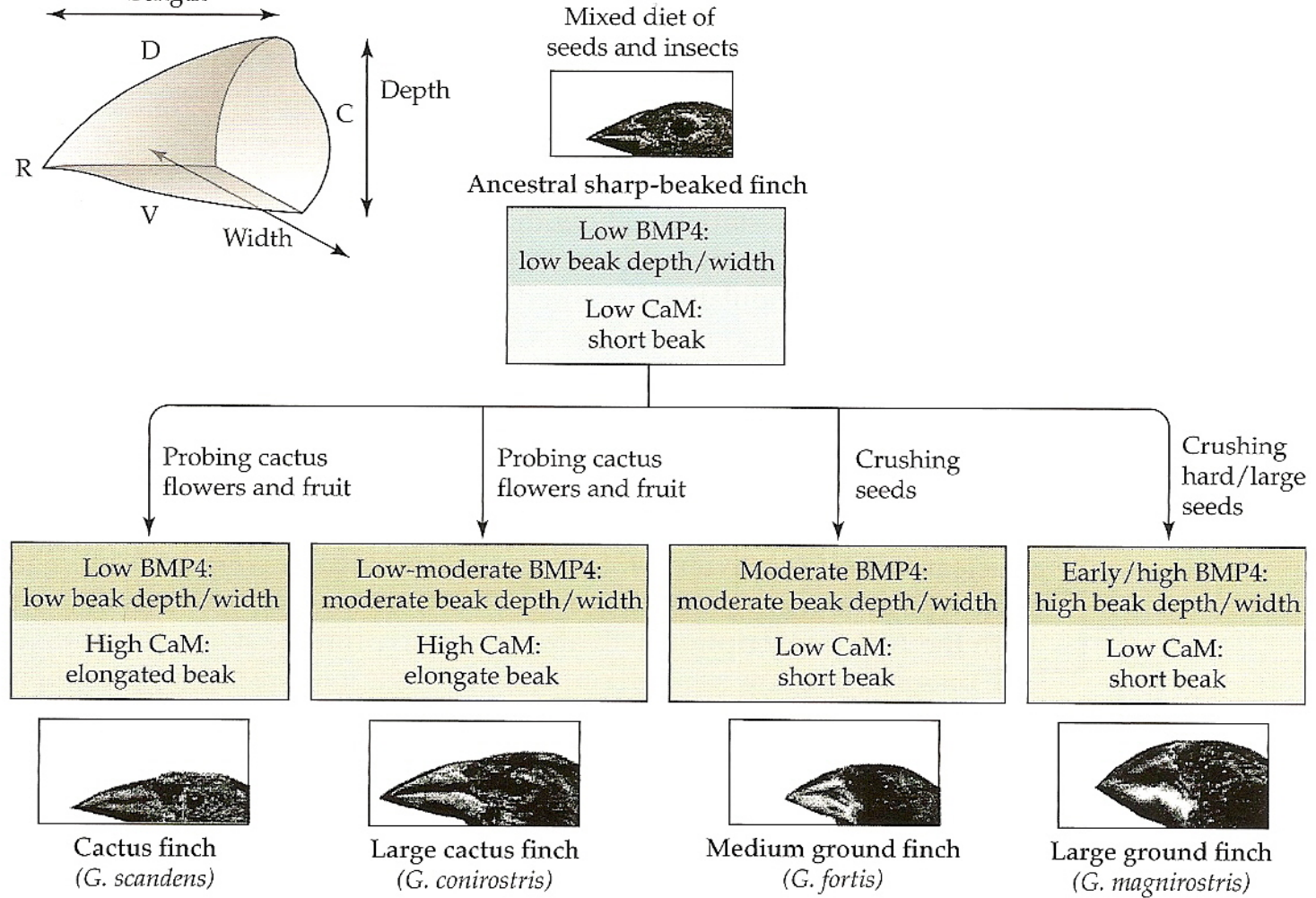
BMP es expresada antes y en mayor nivel en los que comen semillas

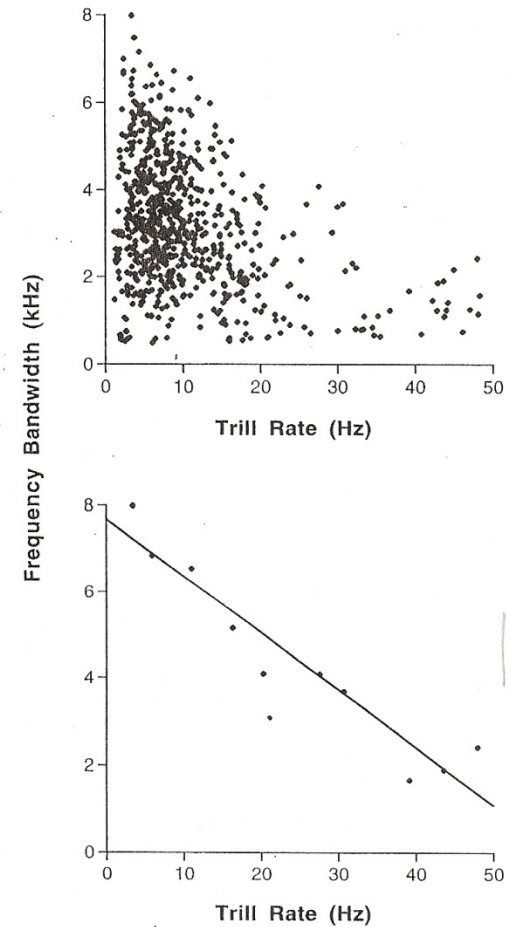
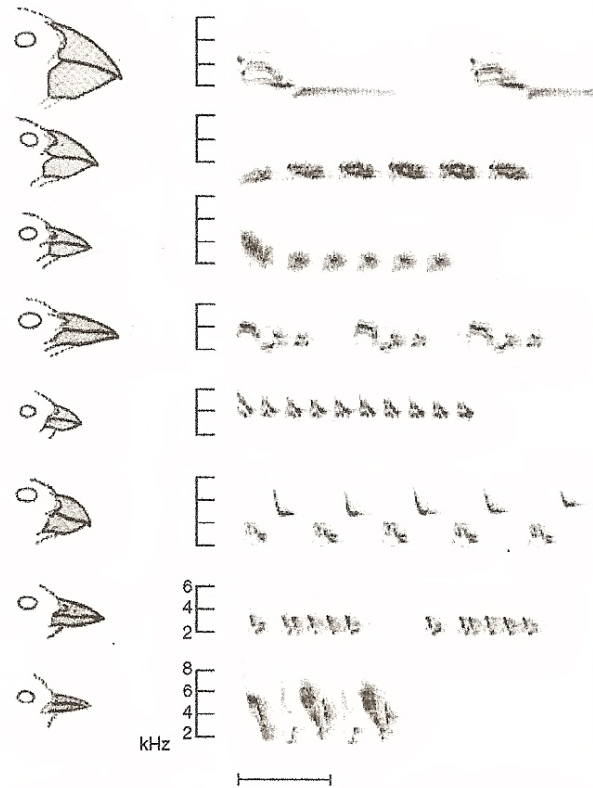
Los enhancers que controlan la expresión de BMP4 pueden ser muy importantes en la evolución de los picos.

(A)



(B)

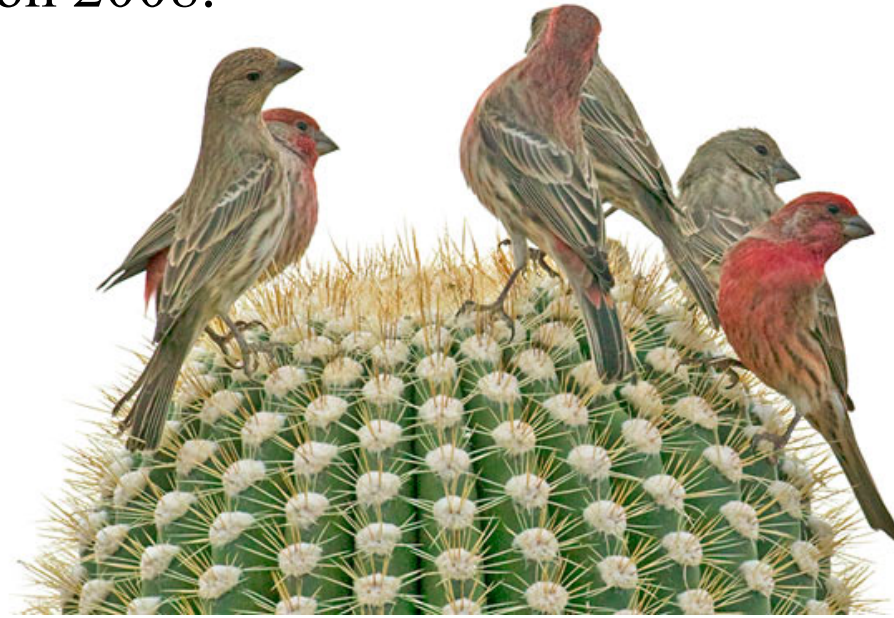




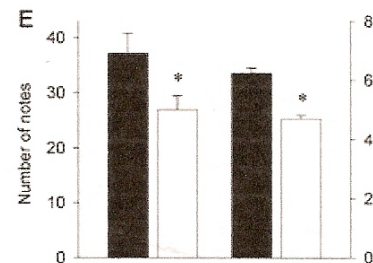
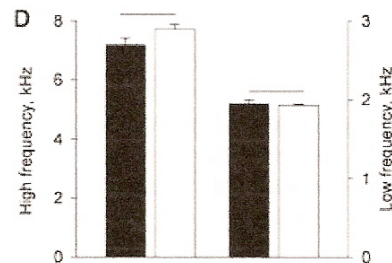
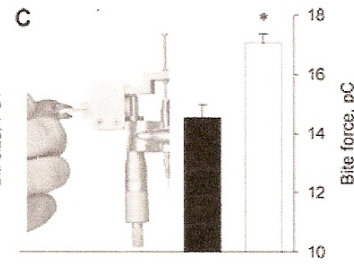
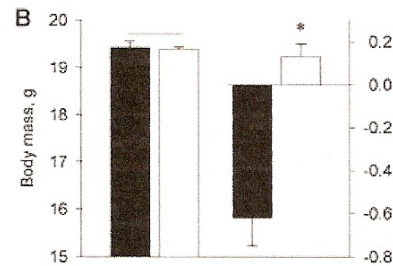
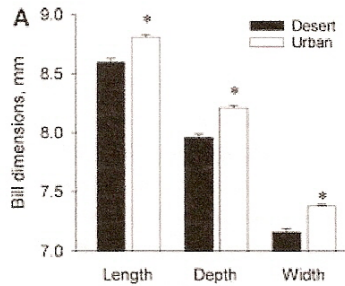
Las variables de modulación están relacionadas con el tamaño del pico (y su forma). Los picos más altos, adaptados a la alimentación sobre semillas más grandes y duras están asociados a tasas de modulación más lentas de frecuencia y menores cambios en la dirección de modulación (Hoese et al. 2000, Podos 2001, Podos et al. 2004, Huber & Podos 2006).

Badayev et al. Evolution 2008.

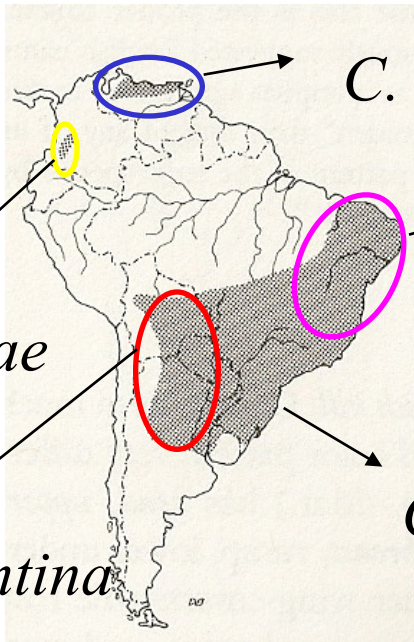
Cambios en el tamaño del pico debido a diferencias en los recursos alimentarios disponibles puede producir aún a escala local variaciones interpoblacionales.



Evolution of adaptation
Science 295: 316-318



Estas variaciones en el pico afectan el tipo de canto y en consecuencia podrían contribuir a reforzar el aislamiento reproductivo y promover la especiación (adaptativa).



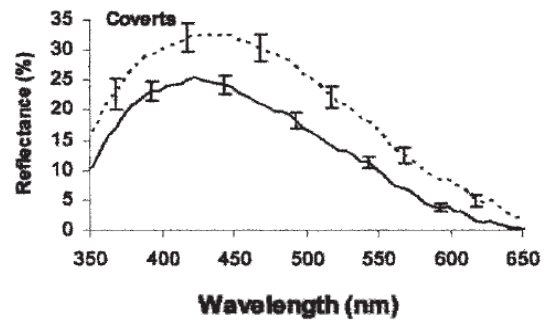
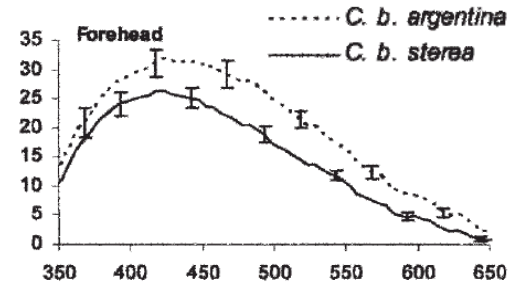
C. b. minor

C. b. brissonii

C. b. sterea

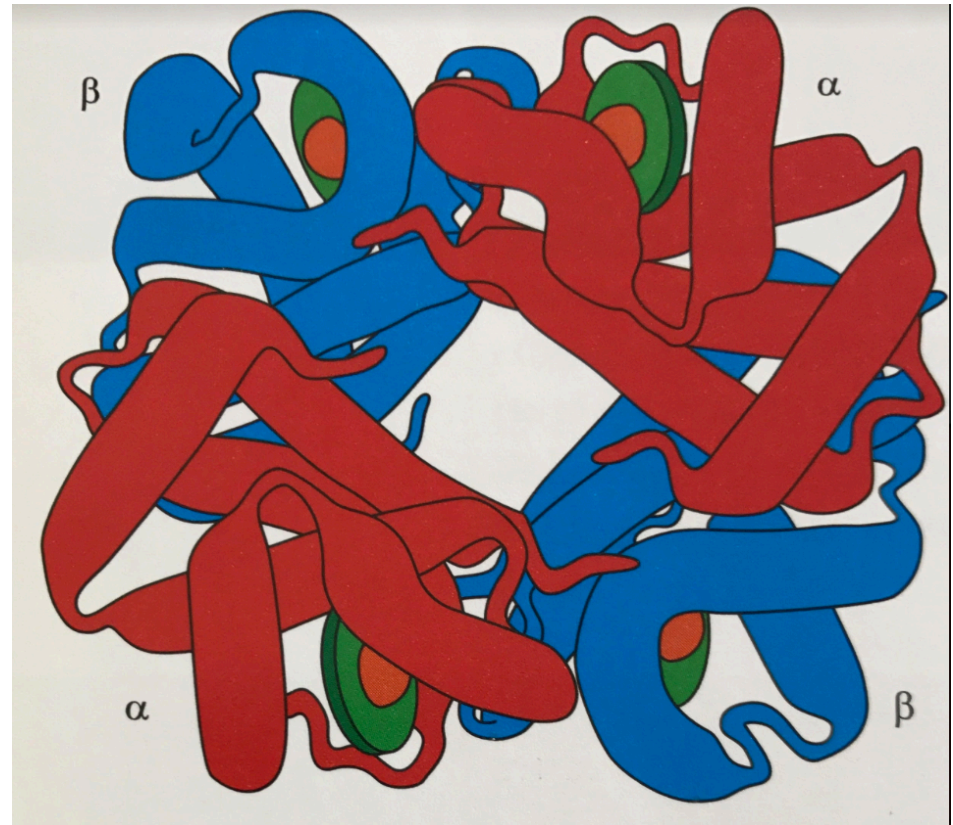
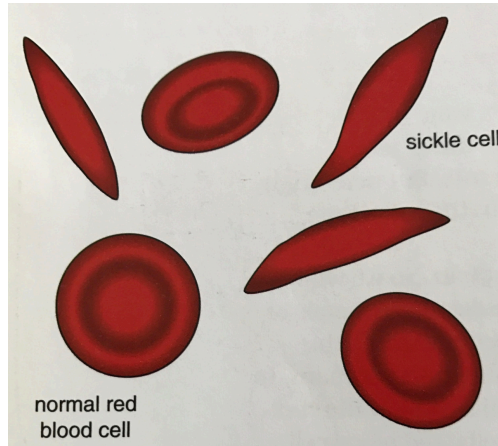
C. b. caucuae

C. b. argentina



Heterotipia

Ej. Hemoglobina mutante - Anemia falsiforme y malaria (enfermedad producida por el *Plasmodium falciparum*).



La anemia de células falciformes es una enfermedad genética autosómica recesiva resultado de la sustitución de timina por adenina en el gen de la globina beta, ubicado en el cromosoma 11, lo que conduce a una mutación de ácido glutámico por valina en la posición 6 de la cadena polipeptídica de globina beta y a la producción de una hemoglobina funcionalmente defectuosa, la hemoglobina S. El ácido glutámico tiene carga negativa y la valina es hidrófoba, entonces se forman contactos con alanina, fenilalanina y leucina, lo que promueve polímeros cruzados que deforman el glóbulo rojo. La transformación del eritrocito se produce cuando no transporta oxígeno, pues con oxihemoglobina el glóbulo tiene la forma clásica bicóncava.

La Ley de Dollo

Cuando un órgano complejo se pierde no puede volver a evolucionar.

Explicación: La evolución de caracteres complejos requiere de un proceso largo y gradual que involucra múltiples cambios en un contexto histórico en el cual intervienen factores estocásticos (mutación, deriva) y selectivos que no pueden repetirse exactamente de la misma manera.

Loss and recovery of wings in stick insects

Michael F. Whiting*, Sven Bradler† & Taylor Maxwell‡

* Department of Integrative Biology, Brigham Young University, Provo, Utah 84602, USA

† Institut für Zoologie und Anthropologie, Georg August Universität Göttingen, Germany

‡ Washington University, Department of Biology, St Louis, Missouri 63130, USA

The evolution of wings was the central adaptation allowing insects to escape predators, exploit scattered resources, and disperse into new niches, resulting in radiations into vast numbers of species¹. Despite the presumed evolutionary advantages associated with full-sized wings (macroptery), nearly all pterygote (winged) orders have many partially winged (brachypterous) or wingless (apterous) lineages, and some entire orders are secondarily wingless (for example, fleas, lice, grylloblattids and mantophasmatids), with about 5% of extant pterygote species being flightless^{2,3}. Thousands of independent transitions from a winged form to winglessness have occurred during the course of insect evolution; however, an evolutionary reversal from a flightless to a volant form has never been demonstrated clearly for any pterygote lineage. Such a reversal is considered highly unlikely because complex interactions between nerves, muscles, sclerites and wing foils are required to accommodate flight⁴. Here we show that stick insects (order Phasmatodea) diversified as wingless insects and that wings were derived secondarily, perhaps on many occasions. These results suggest that wing developmental pathways are conserved in wingless phasmids, and that 're-evolution' of wings has had an unrecognized role in insect diversification.

Stick insects are large terrestrial insects that exhibit extreme forms

Nature 421:264-267. 2003

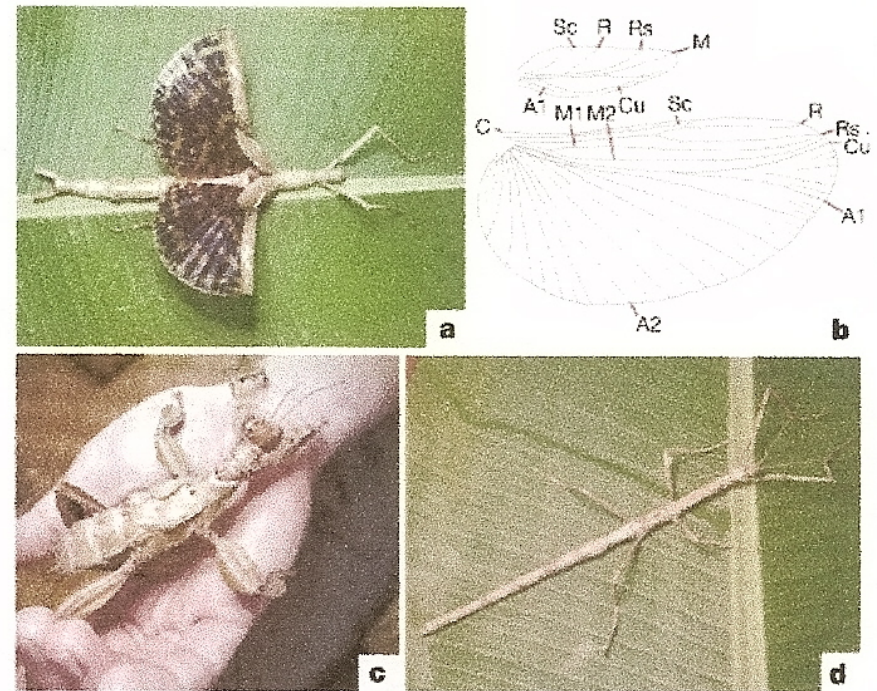
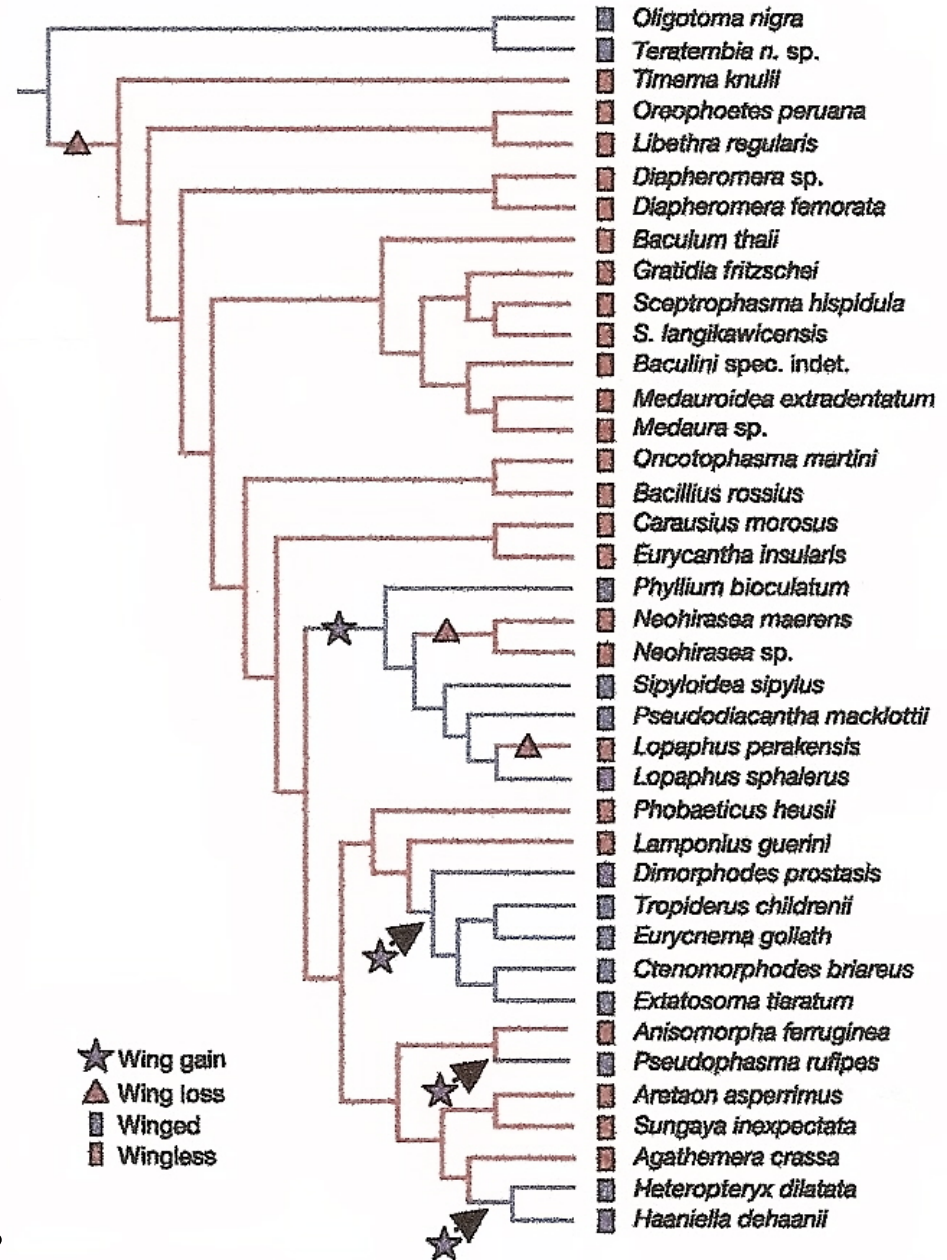


Figure 1 Examples of wing features in stick insects, **a**, Example of a fully winged (macropterous) female phasmid (*Phasma gigas*) with enlarged hindwings and thickened forewings. **b**, Wing venation of male *Phyllium celebicum* with major veins labelled, demonstrating homology with other insect wing veins. A, anal vein; C, costa vein; Cu, cubitus vein; M, medial vein; R, radius vein; Rs, radial sector vein; Sc, subcosta vein. **c**, Example of a partially winged (brachypterous) female phasmid (*Extatosoma popa*) with reduced hindwings. **d**, Example of a wingless (apterous) female phasmid (*Leprocaulinus* sp.) with wings entirely absent.

Phásmidos:

- 1) Aprox. 3000 especies, 40% voladoras.
- 2) En insectos la pérdida de alas está asociada a aumento de fecundidad.
- 3) La reaparición de alas ocurre en al menos 4 oportunidades independientes.
- 4) La detallada similitud (homología) de las características de las alas compartida entre phásmidos y otros insectos voladores sugiere que sus alas no son re-evoluciones de novo, sino la re-expresión del ala básica de insectos que se perdió en el origen de la familia.
- 5) Cuestiona el principio de Dollo.
- 6) Una posibilidad es que los bloques fundamentales para la construcción de un carácter complejo no se pierdan pues son utilizados en otros módulos.



Dollo's law and the re-evolution of shell coiling

Rachel Collin^{1*} and Roberto Cipriani²

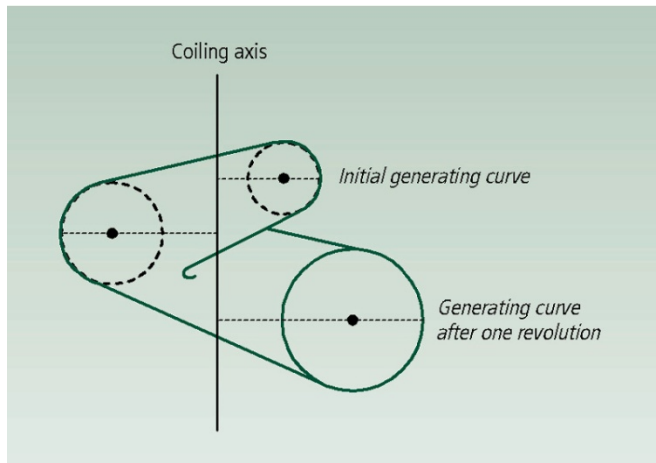
¹*Smithsonian Tropical Research Institute, Unit 0948, APO AA 43002, USA*

²*Departamento de Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar, A. P. 89000, Caracas 1080, Venezuela*

Gastropods have lost the quintessential snail feature, the coiled shell, numerous times in evolution. In many cases these animals have developed a limpet morphology with a cap-shaped shell and a large foot. Limpets thrive in marginal habitats such as hydrothermal vents, the high-energy rocky intertidal areas and fresh water, but they are considered to be evolutionary dead-ends, unable to re-evolve a coiled shell and therefore unable to give rise to the diversity seen among coiled snails. The re-evolution of a coiled shell, or any complex character, is considered unlikely or impossible (Dollo's law) because the loss of the character is followed by the loss of the genetic architecture and developmental mechanisms that underlie that character. Here, we quantify the level of coiling in calyptraeids, a family of mostly uncoiled limpets, and show that coiled shells have re-evolved at least once within this family. These results are the first demonstration, to our knowledge, of the re-evolution of coiling in a gastropod, and show that the developmental features underlying coiling have not been lost during 20–100 Myr of uncoiled evolutionary history. This is the first example of the re-evolution of a complex character via a change in developmental timing (heterochrony) rather than a change in location of gene expression (heterotopy).

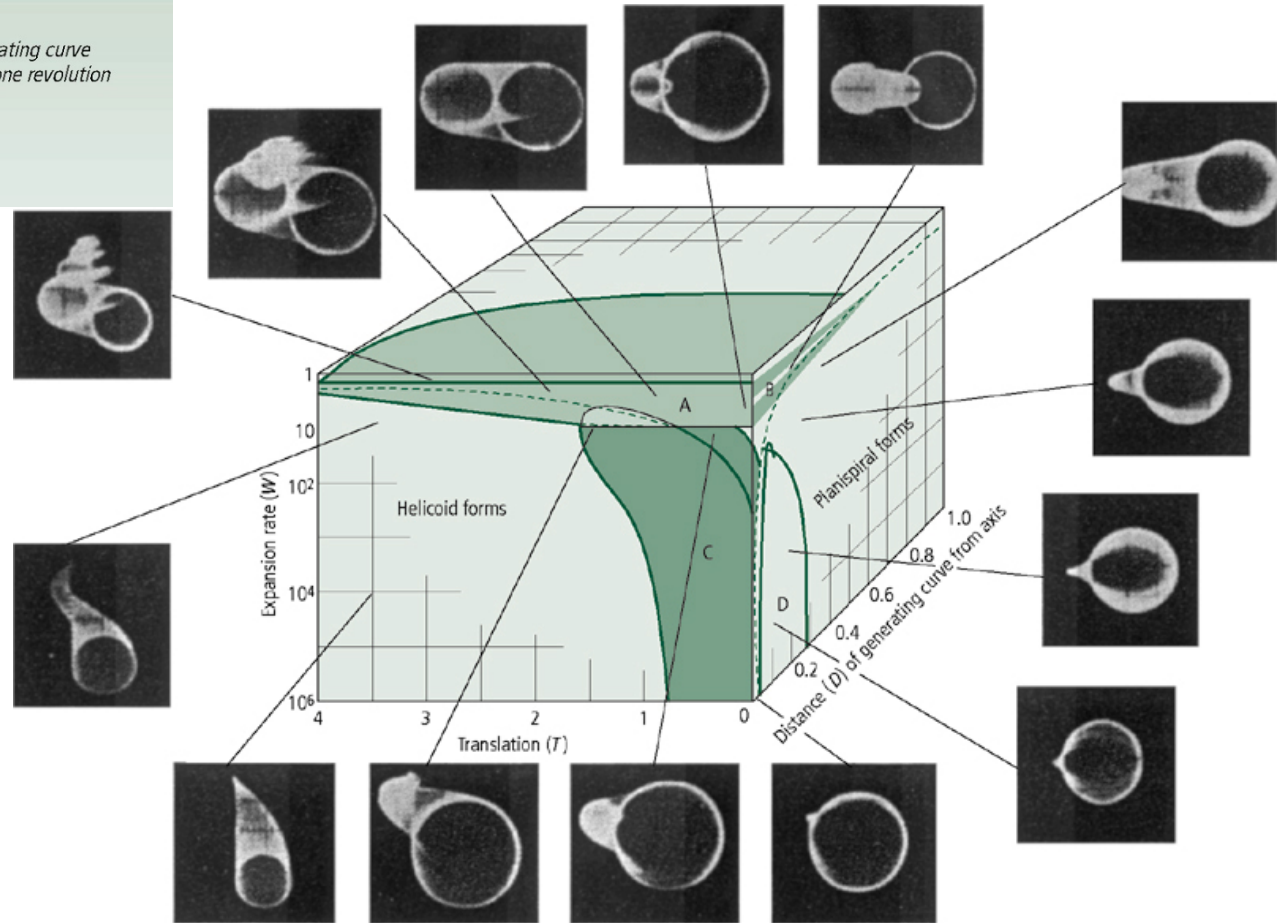
Keywords: gastropod; calyptraeid; atavism; evolutionary reversal

El trabajo de Raup (1966) sobre la forma del caparazón de los caracoles es un clásico de la morfología teórica.



La morfología teórica, a diferencia de otras escuelas morfológicas (como la morfometría) está interesada en la simulación, no en la medición.

La creación y estudio de formas no existentes es de interés para esta escuela.



Un **morfoespacio teórico** es un hiperespacio geométrico n-dimensional producido mediante la variación de los valores de los parámetros de un modelo de forma (McGhee 1991).

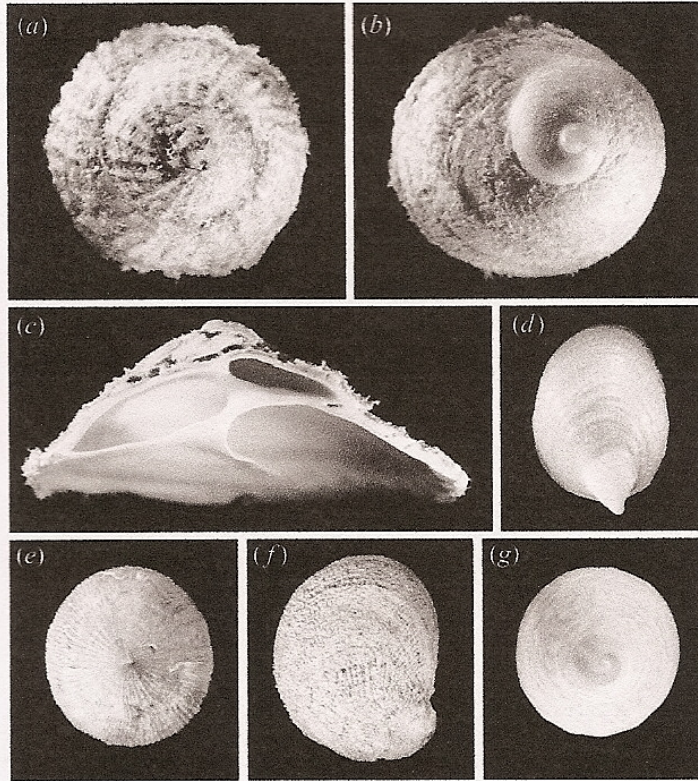
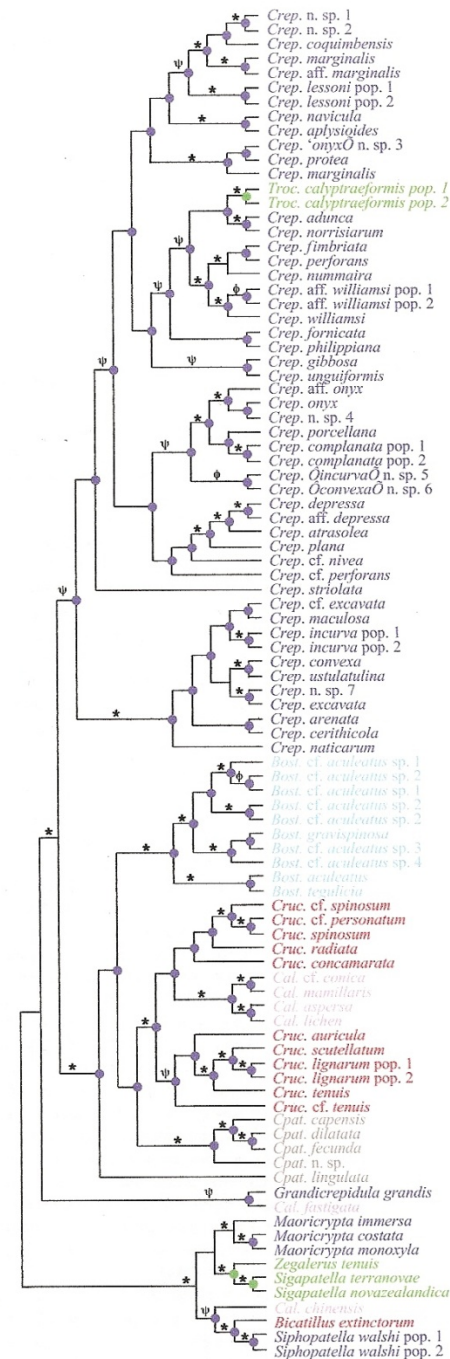


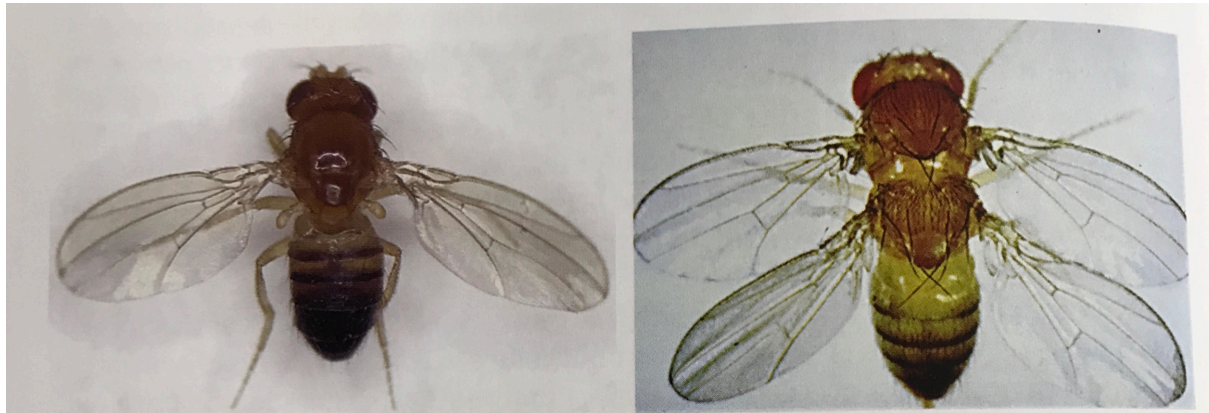
Figure 1. Examples of calyptraeid shells demonstrating coiled and uncoiled morphologies. (a) The coiled *Trochita calyptraeformis*. (b) The coiled *Sigapatella novaezealandica*. (c) Cross-section through *T. calyptraeformis* showing several whorls. Whorls near the apex have been filled with shell material. (d) The bilaterally symmetrical *Crepidula norrisiarum* is typical of the uncoiled species of *Crepidula*. (e) *Crucibulum radiatum* displays a conical morphology with no curvature or torsion. (f) *Bostrycapulus* cf. *aculeatus* from Panama are some of the most highly curved uncoiled calyptraeids. (g) *Calyptraea conica* displays a conical morphology with no curvature or torsion.



Macromutaciones

Los cambios que ocurren en los genes que controlan el desarrollo pueden producir grandes cambios (especialmente los que actúan en las etapas tempranas del desarrollo porque pueden producir una cascada de cambios que van aumentando el efecto. Por eso muchas veces se piensa en estos cambios como **“macromutaciones”**

(ej. **mutaciones homeóticas** que son aquellas que especifican la identidad de una parte del organismo).



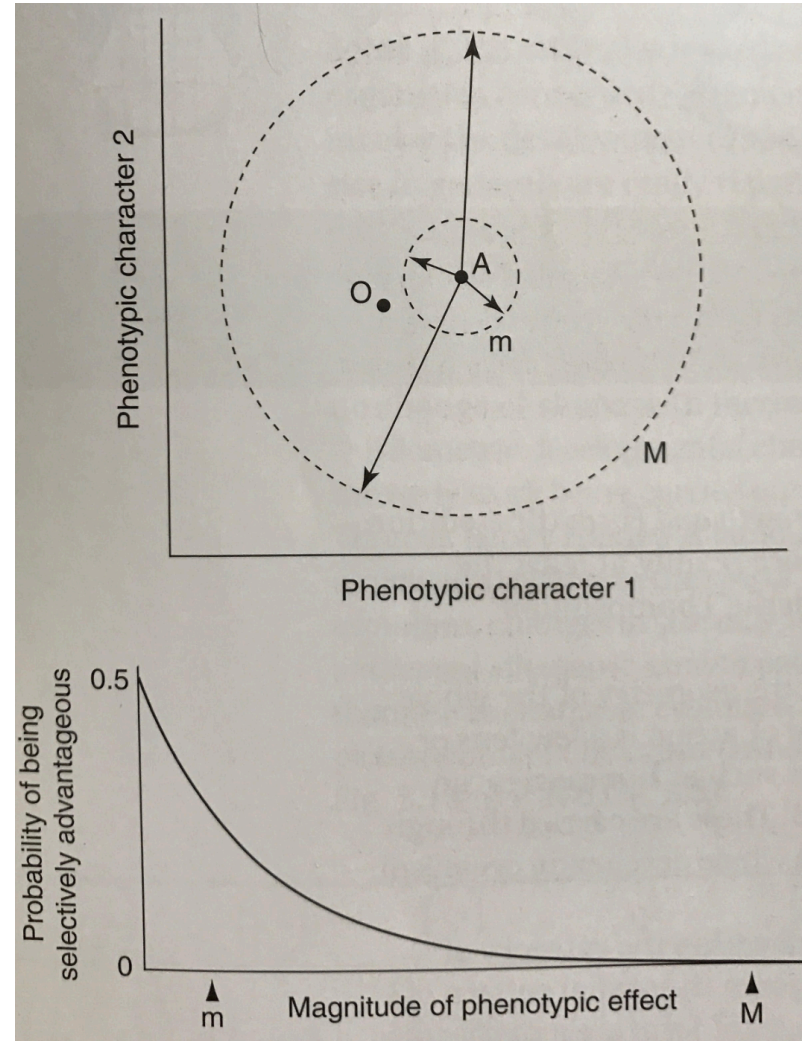
¿Cuál es la importancia de las macromutaciones en la macroevolución?

Fisher: ninguna

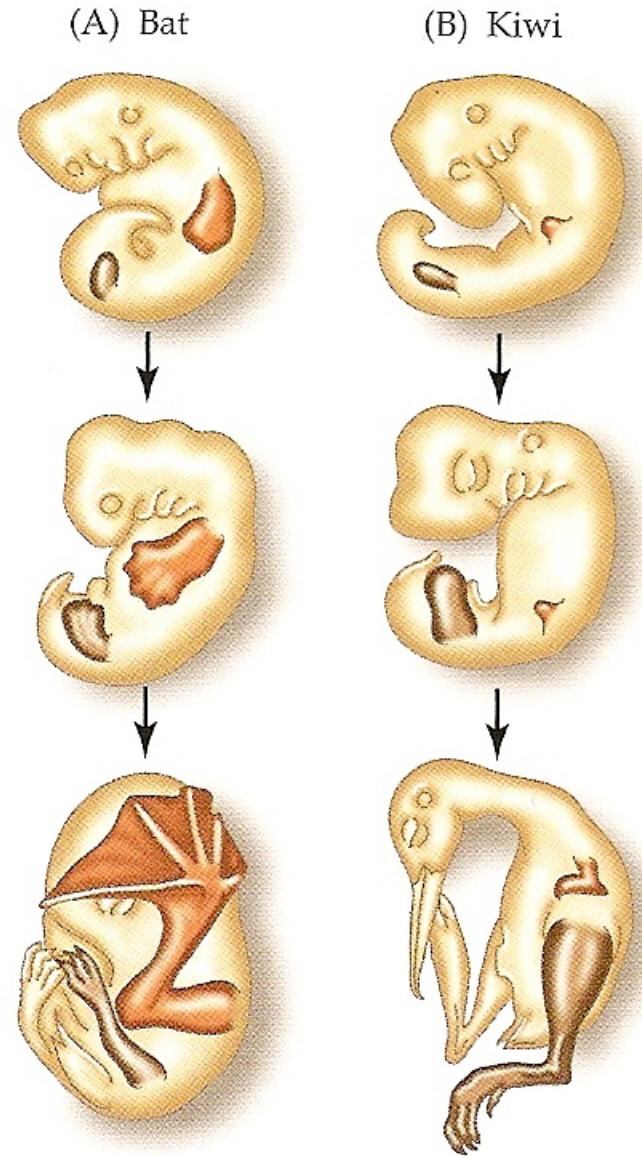
Macroevolución ocurre por microevolución. Las macromutaciones sólo pueden producir desajusten (no adaptativos) en los fenotipos altamente integrados.

Goldschmidt: mucha

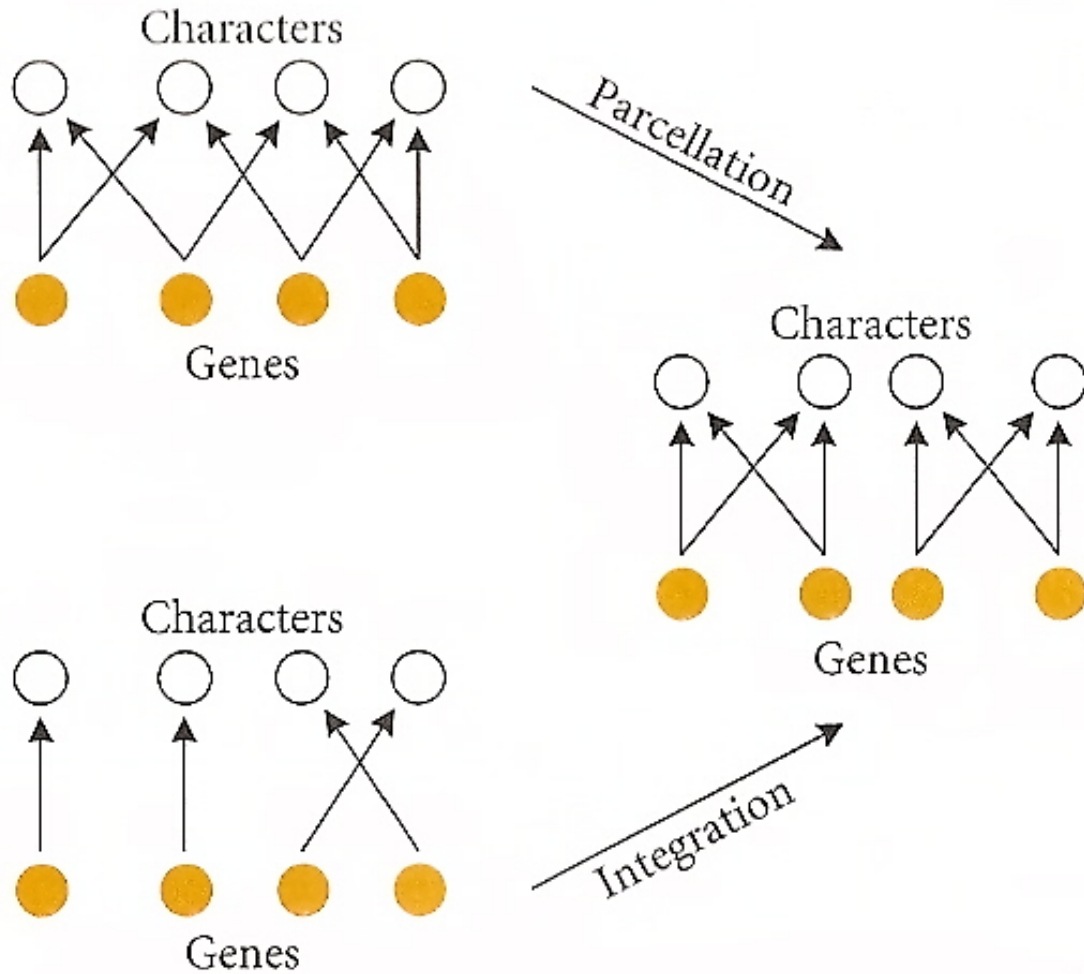
Produce “monstruos esperanzados” que son el origen de nuevos tipos de organismos.



Sin embargo existen condiciones que facilitarían la evolución a través de cambios en los mecanismos de regulación e incluso en la expresión temprana de los cambios durante el desarrollo que no llevarían a resultados inviables o poco adaptativos. Esta característica es la **modularidad** (el organismo está formado por partes relativamente independientes que pueden variar unas con respecto a las otras). El proceso de creación de nuevos módulos se denomina **disociación**.

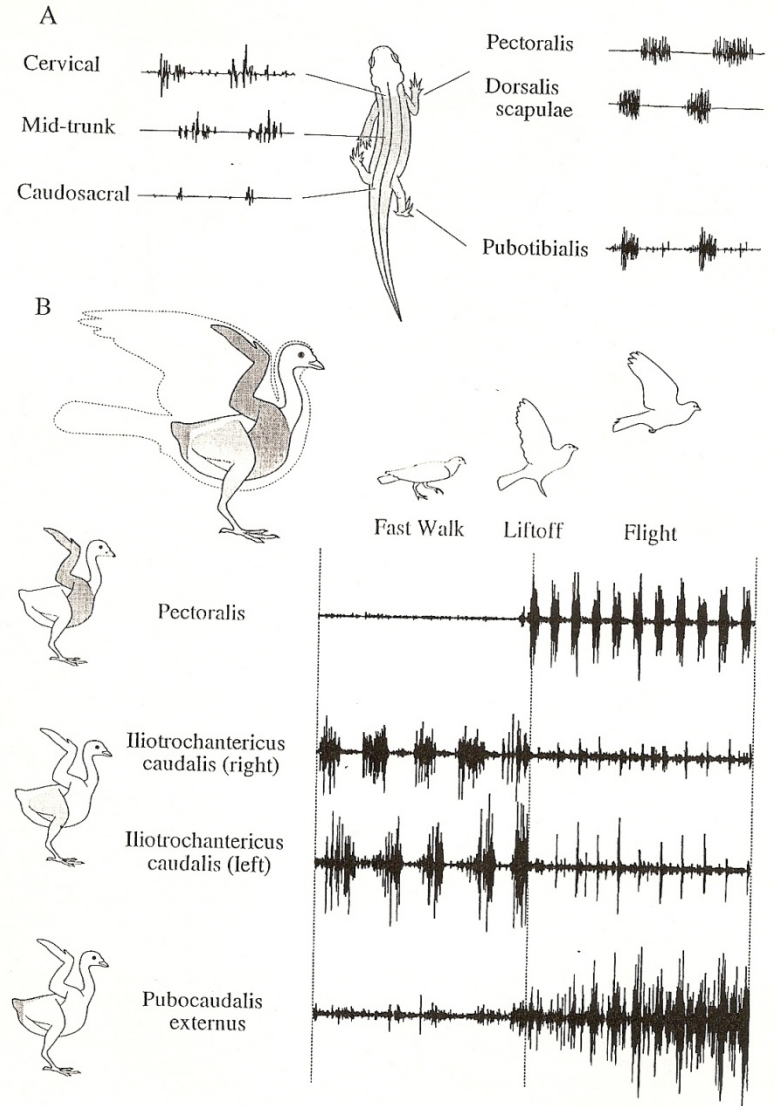
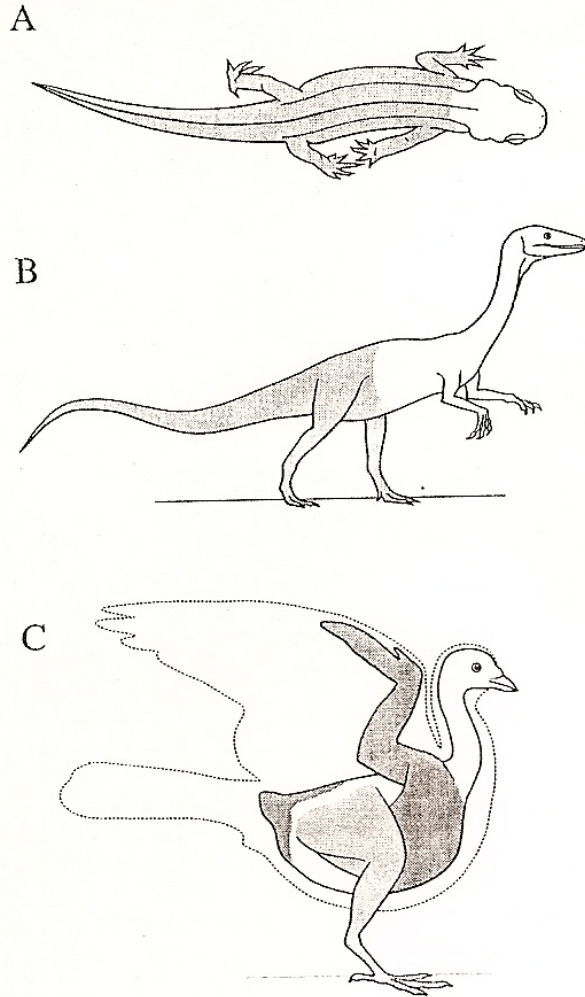


Evolución de la modularidad (Wagner 1989)

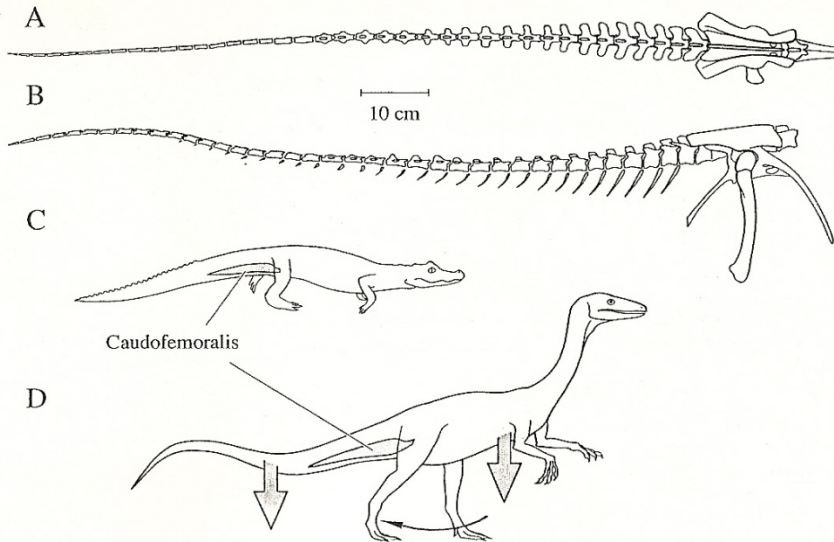


Gracias a la modularidad una estructura puede desarrollarse y evolucionar con independencia de las otras estructuras, lo que se traduce en un patrón de evolución en mosaico.

Locomotor modules and the evolution of avian flight (Gatesy & Dial Evolution 1996)

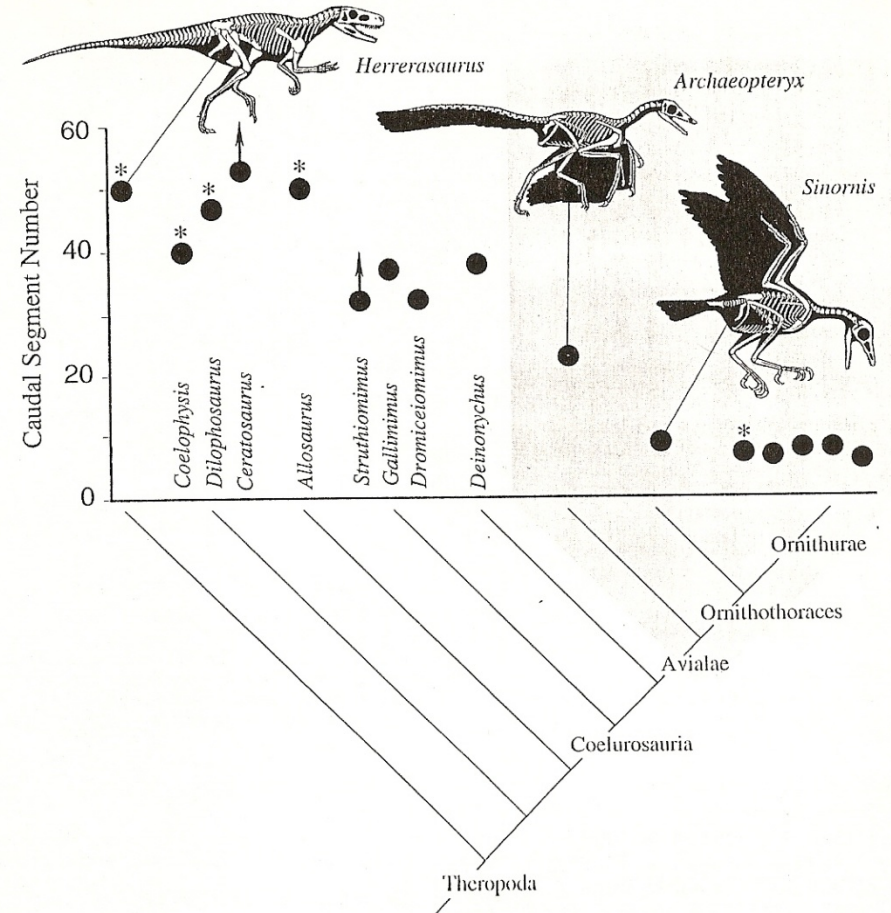


En los vertebrados terrestres, el estado plesiomórfico es que los miembros anteriores, posteriores y la cola estén completamente integrados y formen un único módulo para la locomoción.

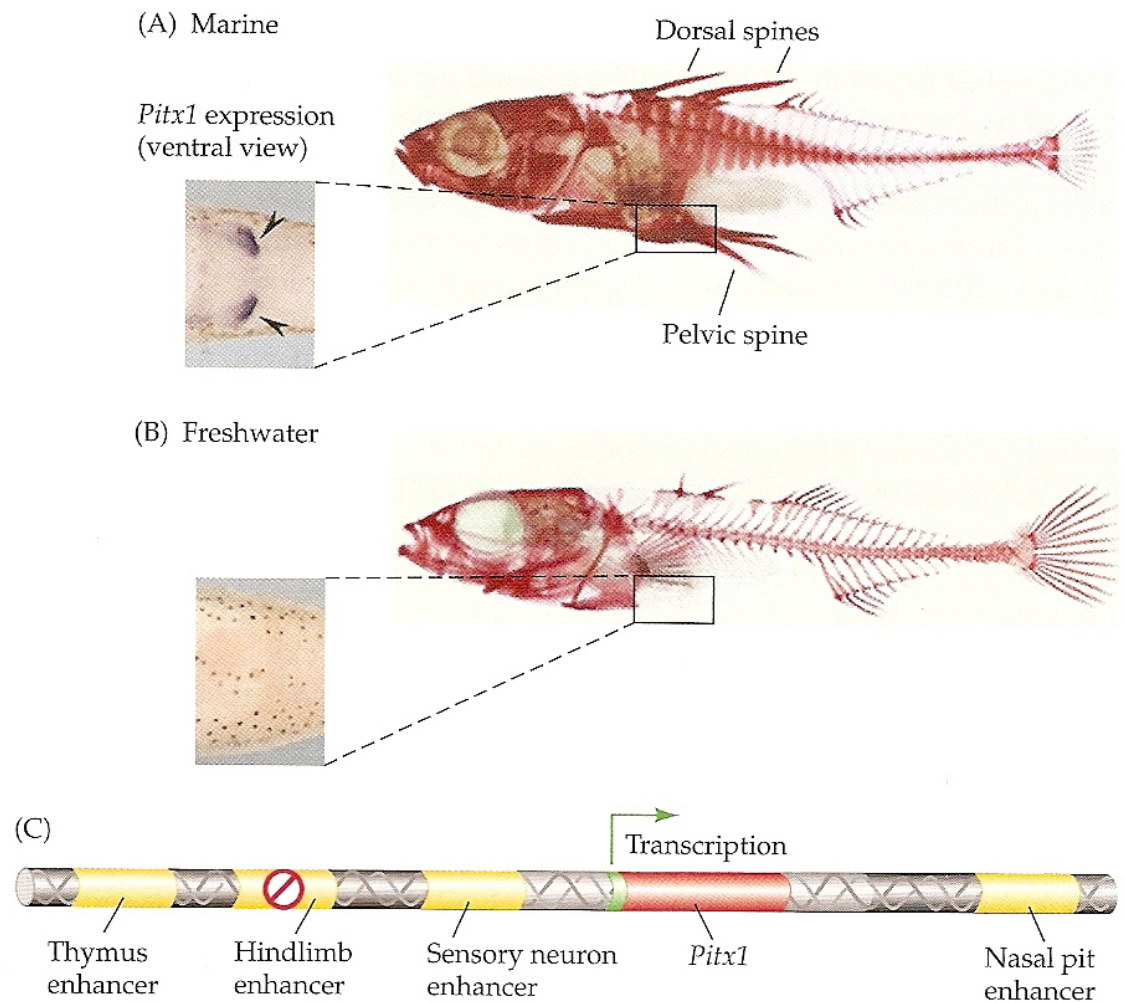


A lo largo del proceso de evolución de las aves, el módulo caudal se disocia del de los miembros posteriores y se reasocia con el de los miembros anteriores.

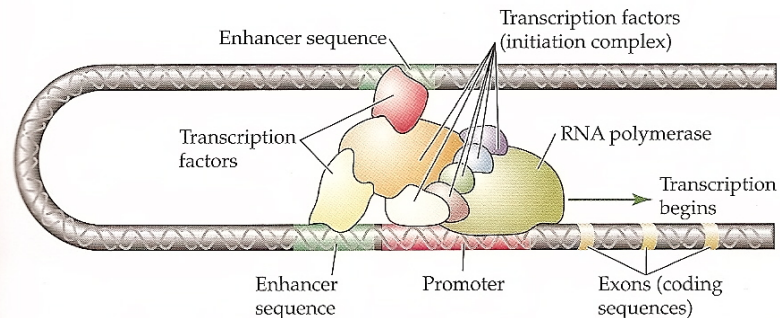
El bipedismo (además de permitir el escape al efecto carrier) libera al módulo de los miembros anteriores de la locomoción, disociándolo de los módulos posteriores del cuerpo.



Particularmente importante parece ser la modularidad en las regiones enhancers, ya que permite la expresión de un mismo gen en diferentes tejidos o partes del cuerpo, dónde puede cumplir diferentes funciones,

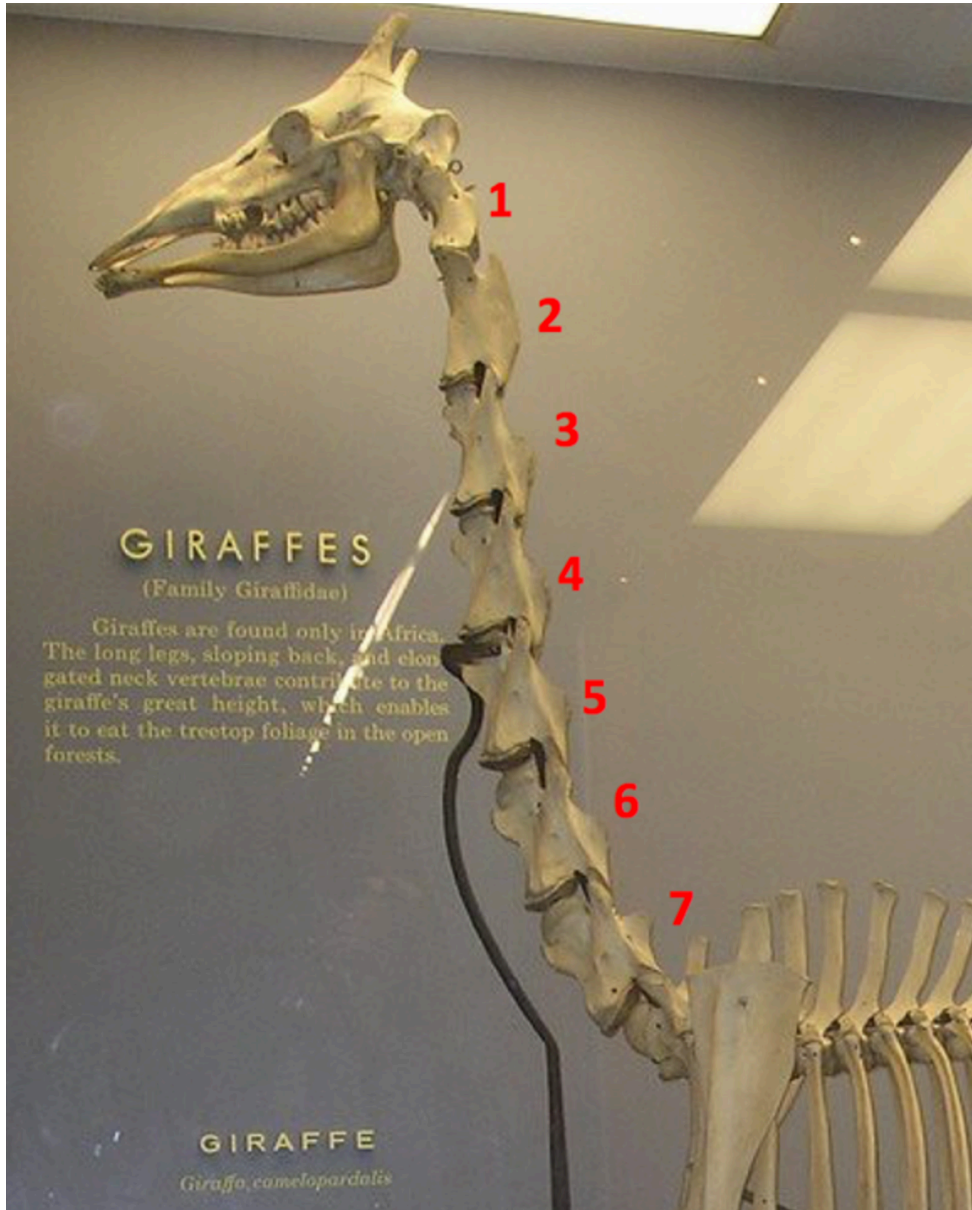


Ej. *Pitx1* en Gasterósteos



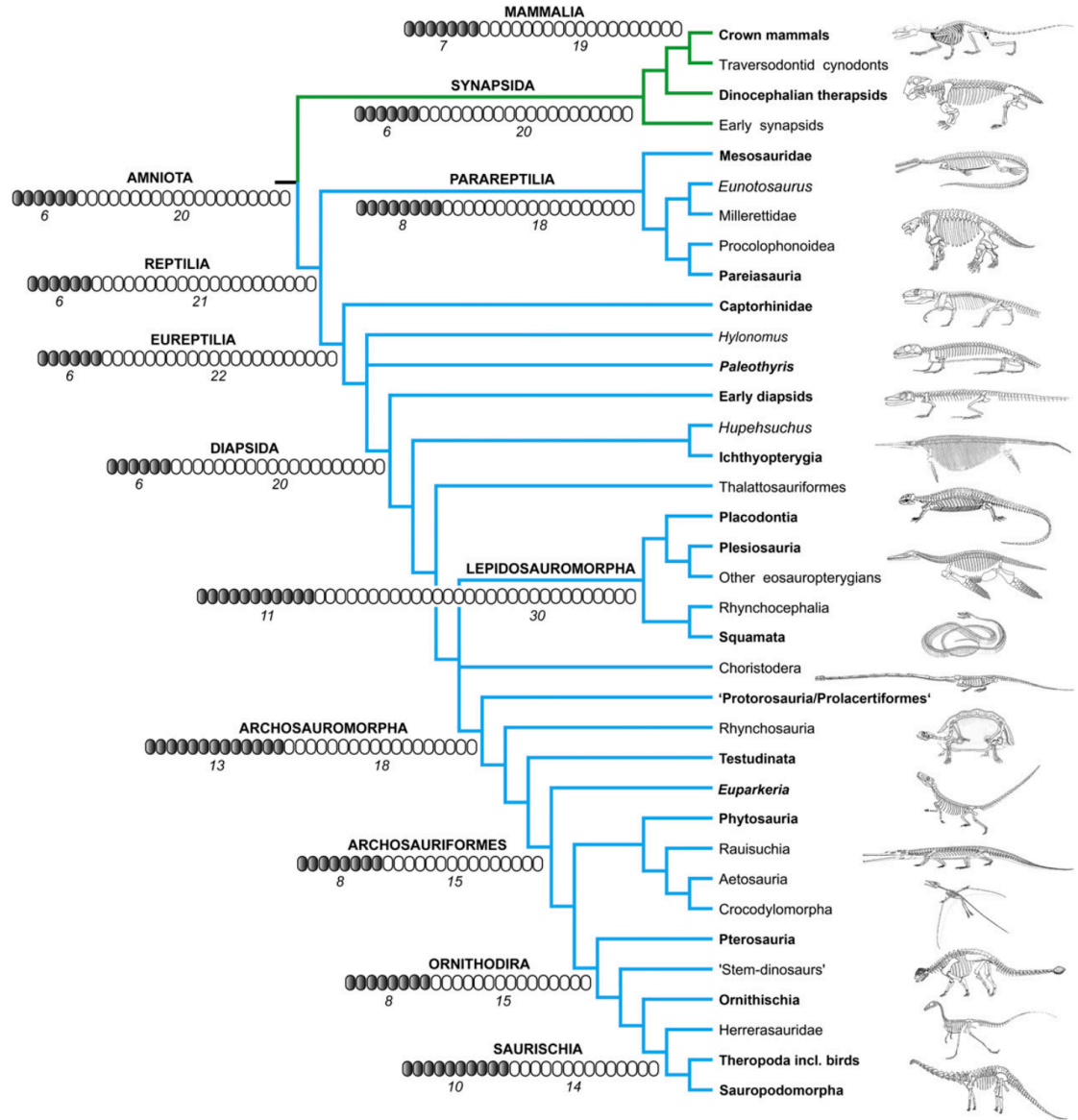
Restricciones del desarrollo

Por qué los mamíferos tienen 7 V cervicales?





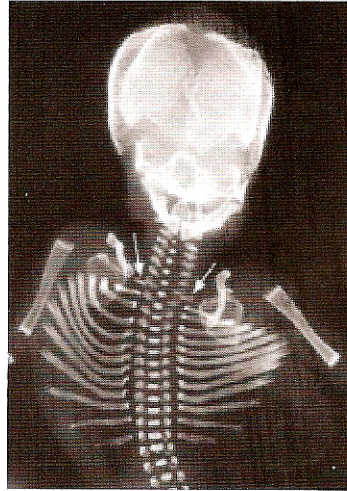
Barosaurus



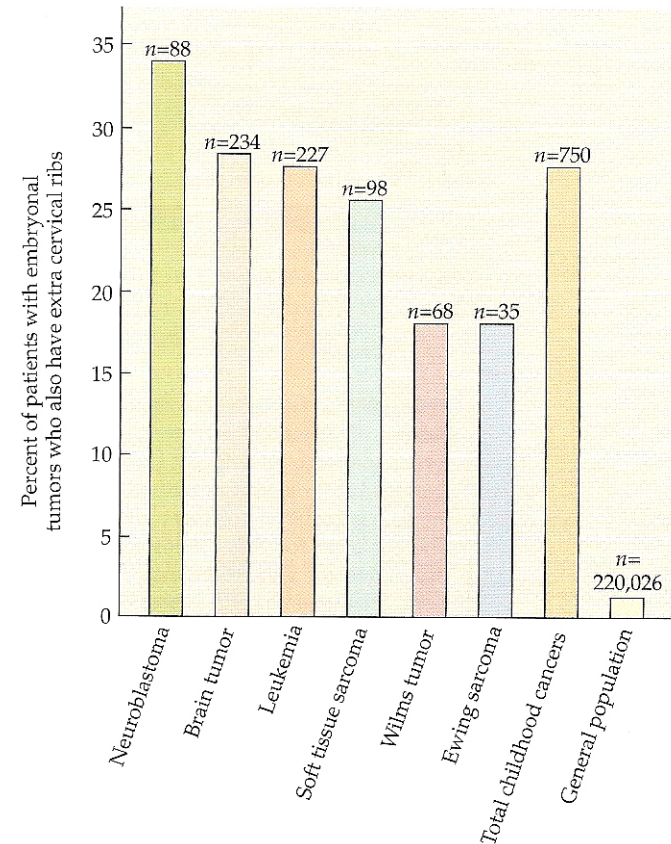
Ej. Aves tienen de 11 a 25 vertebras cervicales.

Constreñimientos del desarrollo

La **pleiotropía** (un gen interviene en la expresión de más de una característica) tiene un efecto opuesto a la disociación y conduce a la pérdida de modularidad.



Ej. en el 80 de los fetos con costillas cervicales tienen alta probabilidad de tener cancer. Esto sugiere pleiotropía (ambas cosas están asociadas a la división celular, al menos en mamíferos. Esto podría explicar por qué los mamíferos tienen en general sólo 7 vértebras cervicales.



Miscelánea

La biología del desarrollo ha descubierto algunos principios fundamentales:

- 1) **Parsimonia molecular o “small toolkit”.** Ciertos genes reguladores están muy conservados en todos los animales (Pax6, Hox, etc.). Esto nos lleva al concepto de **Homología profunda**.
- 2) **Duplicación de genes y divergencia.** La duplicación de genes forma parálogos que pueden asumir nuevos roles. Las modificaciones estructurales o regulatorias de estos genes pueden jugar un rol importante en la evolución.

Jacob (1977) sugiere que la evolución rara vez crea un nuevo gen. En cambio, las novedades se generan habitualmente mediante la combinación novedosa de las partes existentes (“tinkering” o “remiendos”).



El problema de los ojos

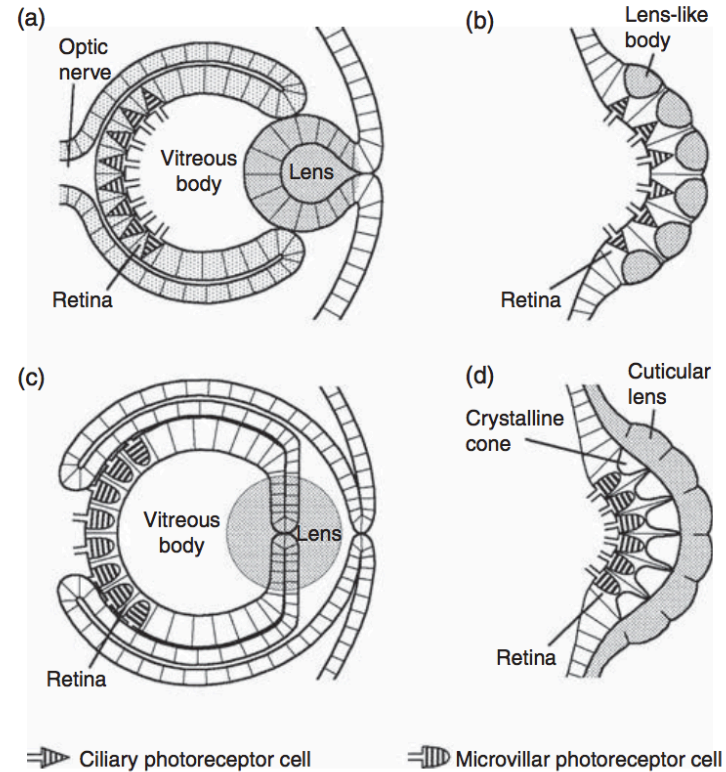
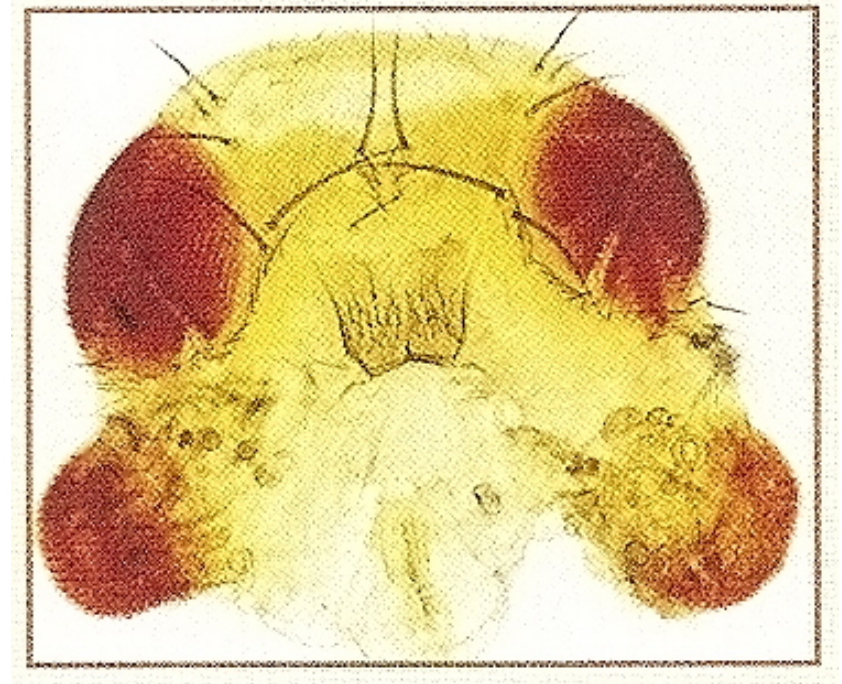


Fig. 1.9 The composition of eyes in (a) vertebrates, (b) polychaete fan worms, (c) octopus and squid, (d) insects and crustaceans. Although there are only few ways of making functional eyes, the tissues and morphological components that are recruited vary greatly between animal phyla. The vertebrate retina (a) is produced by the neural epithelium of the brain (light shading) and the lens is formed by an invagination of the epidermal epithelium. In squid and octopus the entire eye is formed as a double epidermal cup, with the bottom of the inner cup being the retina and its fused opening producing the lens. The receptor cells are also fundamentally different in that they contain the visual pigment in either modified cilia (ciliary receptors) or microvilli (rhabdomeric receptors), and in the biochemistry of their transduction machinery. A consequence of the ontogenetic origin of vertebrate eyes is that the receptor axons project towards the vitreous body and have to emerge from the eye through a hole in the retina. The compound eyes of fan worms (b) and arthropods (d) have likewise recruited different types of visual receptor cells, but more importantly they are formed on different parts of the body: as paired structures on the first segment of the head in arthropods and as multiple structures on the feeding tentacles of fan worms. These facts taken together clearly indicate that at least these four cases evolved spatial vision independently, and arrived at two different solutions—the camera eye and the compound eye. Modified from Nilsson (1996).

Homología profunda

Durante la década pasada se descubrió que los genes reguladores están muy conservados a lo largo de grandes porciones de la filogenia. A esto se llama homología profunda.



Ej. genes que controlan el desarrollo del SN en vertebrados e invertebrados

Hox complex: especifican la identidad antero-posterior de cada segmento corporal en metazoos

Pax6/eyeless, intervienen en el desarrollo de la porción anterior del SNC y en la formación del ojo tanto en vertebrados como en *Drosophila*.

La expresión del Pax6 en otras partes del cuerpo produce ojos ectópicos. Incluso usando el Pax6 de ratón!