

Artículos

¿Qué se puede ser y hacer? Notas sobre adaptación y plasticidad

Javier Goldberg*

* Instituto de Bio y Geociencias (IBIGEO). CCT CONICET-Salta. 9 de Julio 14. 4405. Rosario de Lerma. Salta.

De acuerdo con la escuela de pensamiento científico enmarcada en lo que se ha llamado la Síntesis Evolutiva Moderna, la diversidad dentro de una población surge por azar mediante mutaciones (cambios en el material hereditario- ADN) y/o recombinaciones (interacción e intercambio de información entre secuencias de ADN) sobre las que actúa el ambiente para seleccionar los fenotipos (cualquier característica detectable de un organismo, ya sea estructural, bioquímica, fisiológica, etc.) más aptos. En este contexto, dentro de una población algunos individuos heredan caracteres morfológicos, fisiológicos, etc., que les confieren alguna ventaja frente a sus congéneres. Estos individuos denominados “más aptos” serán seleccionados (valga la redundancia) por “selección natural” y dejarán relativamente más descendencia por lo que dichas características ventajosas se harán cada vez más frecuentes dentro de la población. Así, la nueva condición del carácter que aparece en la población es entendida como una mejora (generalmente con respeto a un funcionamiento particular) y por ende resulta más adaptativa que la preexistente. La acumulación lenta de cambios favorables en la población a lo largo de las generaciones llevará en última instancia al surgimiento de una nueva especie. Dentro de la Síntesis Moderna, el rol del ambiente en la evolución puede ser resumido en la siguiente frase: “el ambiente propone y la selección natural dispone” lo que expresa de alguna manera una relación uni-direccional entre ambiente y adaptación y los organismos son vistos como objetos pasivos que responden a ellos (Fusco y Minelli, 2010). Por ello, los caracteres morfológicos, fisiológicos, etc. son analizados principalmente desde un punto de vista funcional, preguntándose cuál es su utilidad adaptativa para sobrevivir y reproducirse.

El enfoque del rol del desarrollo en la evolución de la forma de los organismos fue excluido de la Síntesis Moderna ya que se asumió (y asume) que la genética de poblaciones puede explicar por sí sola la evolución y entonces la morfología y el desarrollo no juegan roles claves. Sin embargo, una nueva corriente de investigación enmarcada en lo que

se conoce como Evo-Devo (Evolución del Desarrollo) se ha ido consolidando en los últimos años con el objetivo fundamental de entender el papel de los cambios en los mecanismos del desarrollo en el origen evolutivo de ciertos aspectos del fenotipo. Esta nueva disciplina es muy interesante ya que combina el estudio de la Genética del Desarrollo, la Embriología y el análisis de la variación morfológica. Resulta importante destacar que la Evo-Devo no refuta la Síntesis Moderna sino que la completa en el marco de una teoría evolutiva mucho más comprehensiva (Hall, 2003).

Es común escuchar que la evolución y el surgimiento de nuevas especies representan una escalera desde especies primitivas a especies modernas y evolucionadas, un camino hacia la cima (entendida ésta como una perfección), cuando en realidad el surgimiento de nuevas especies se produce por eventos de ramificación dicotómica a partir de especies ancestrales. Todos conocemos la idea generalizada (y erróneamente redactada) de que el hombre descende del mono y representa el último peldaño de la evolución, idea que quedó manifiesta en una de las usuales ironías del famoso escritor, orador y humorista Mark Twain: *“Si la Torre Eiffel representara la edad del mundo, la capa de pintura en el botón del remache de su cúspide representaría la parte que al hombre le corresponde de tal edad; y cualquiera se daría cuenta que la capa de pintura del remache es la razón por la cual se construyó la Torre”*.

Otro claro ejemplo: se ha generalizado que los anfibios representan un eslabón intermedio, entre los peces (acuáticos) y los amniotas (saurópsidos y mamíferos; terrestres), en los que el desarrollo de cuatro extremidades significó la “conquista” del medio terrestre debido a que ese número de extremidades es el más eficiente **para** caminar y para sostener el cuerpo, de hecho la palabra comúnmente usada “conquista” da una idea de ganar —generalmente un territorio— por tener mejores habilidades. Pero...

¿la única explicación para la presencia de cuatro extremidades en los tetrápodos viene de su eficiencia para mantener el cuerpo erguido? No, estudios realizados en fósiles, especialmente de tetrápodos del Devónico Tardío como *Acanthostega*, *Ichthyostega* y *Tiktaalik*, demostraron los cambios desde apéndices tipo aletas de los peces hacia las extremidades de los tetrápodos, revelando la existencia de dos eventos claves relacionados con cambios durante el desarrollo: la adquisición de una articulación diferente entre la cintura pectoral y el húmero y el origen de nuevos huesos que conformaron la mano y el pie como una novedad morfológica (estructura que no existía anteriormente en ningún organismo). Así, durante la evolución de las extremidades, la articulación del elemento proximal (húmero) con la cintura adquirió una posición lateral mientras que la articulación distal de ese elemento (que sería el codo) en ángulo recto determinó que la parte inferior de la extremidad se ubique hacia abajo. Entre los cambios, la muñeca y el tobillo se fueron definiendo

más claramente, y comenzaron a actuar como una bisagra, y los nuevos huesos en manos y pies les permitieron extenderse ampliamente y cumplir su papel como una superficie de soporte de peso. Así, a diferencia de lo que se pensó durante mucho tiempo los dedos evolucionaron en el agua como un evento no relacionado con la necesidad de la locomoción terrestre (Fig. 1). De hecho ya se ha comprobado que los dedos evolucionaron a partir de cambios en el mecanismo de regulación génica que actúa durante el desarrollo de las aletas de los peces (Woltering et al., 2014). ¿Y por qué cuatro extremidades? la presencia de cuatro extremidades en tetrápodos es el resultado de que éstas evolucionaron de cuatro aletas de peces. Es decir, de un patrón de desarrollo preexistente que se modificó. Esto no quiere decir que manos y pies no sean útiles en el ambiente terrestre, sino simplemente que su uso en dicho ambiente es una consecuencia secundaria, no la causa primaria por la cual se han mantenido presentes en todos los tetrápodos.

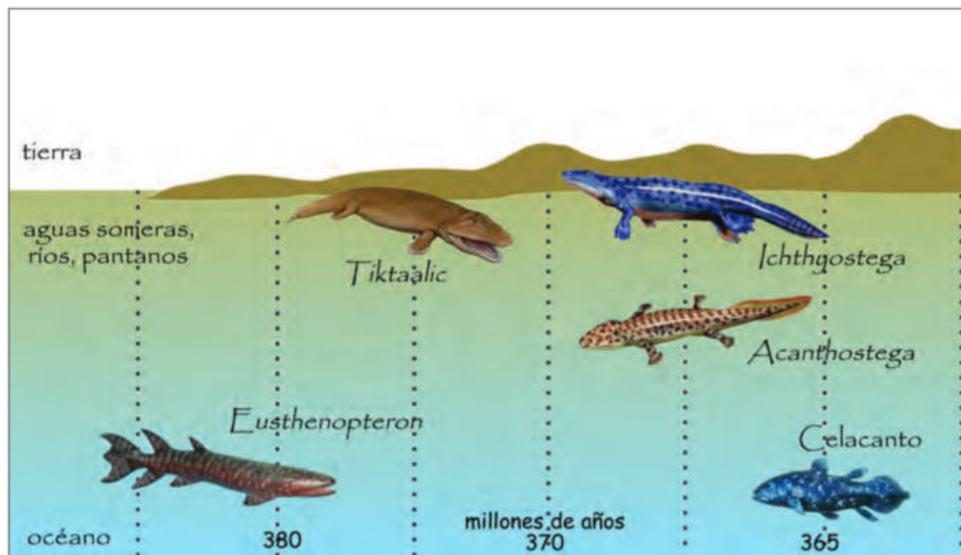


Figura 1. Evolución de las extremidades pares durante el Devónico tardío. Figura modificada tomando fotos de www.wikipedia.org (*Acanthostega*, *Eusthenopteron*, *Ichthyostega*), www.paleopedia.com (*Tiktaalik*) y Peter Forey-Museo de Historia Natural de Londres (*Celacanto*).

Entre los tetrápodos, las patas palmeadas representan una excelente herramienta para la natación y de hecho su diseño ha sido copiado por el hombre para hacer más eficiente el buceo, por ejemplo. Entre los anuros, hay una gran variación en cuanto al grado de desarrollo de estas membranas interdigitales en las extremidades posteriores (Fig. 2). Sin embargo, contrario a lo que se esperaría si asociáramos directamente la forma con la función, la presencia de tejido interdigital no



Figura 2. Vista ventral de las patas de cuatro especies de anuros. La presencia de tejido interdigital es común aún en aquellas especies que nos son acuáticas.

siempre se relaciona con especies acuáticas: sucede que todas las especies acuáticas poseen tejido interdigital pero no todas las que poseen tejido interdigital son acuáticas. Así, es importante separar adaptación (en este caso cualquiera diría que es una adaptación al medio acuático) de las características ancestrales del grupo al cual una especie pertenece. Por ejemplo, las extremidades de la rana africana de uñas (*Xenopus laevis*) y la rana paradójica (*Pseudis paradoxa*) acuáticas —dos especies filogenéticamente distantes, una basal y una más derivada, respectivamente, y especializadas para la locomoción acuática— exhiben similitudes morfológicas que son resultado de cambios durante los estados tempranos del desarrollo de las extremidades en comparación con el resto de los anuros (Goldberg y Fabrezi, 2008). Esta variación, de tipo temporal, se evidencia en morfologías de las extremidades posteriores muy parecidas [isometría (misma longitud) de los dedos] que resultan en un similar modo de locomoción. Por lo tanto, algunas partes del cuerpo pueden ser modificadas, no por acción directa de la selección natural o través de la “búsqueda” de una respuesta eficiente para un ambiente dado sino por cambios durante el desarrollo.

Un ejemplo clásico que nos puede aclarar el panorama....

Un cuento muy famoso es el de caperucita roja. La historia cuenta que cuando la niña llega a casa de su abuela la confunde con el lobo y le interroga sobre su desproporcionada fisonomía, a lo cual el lobo le responde que su mayor tamaño de ojos, orejas y boca aumentan sus habilidades. Estas respuestas nos sirven para ejemplificar una visión bastante común entre biólogos y no biólogos donde se explica el porqué de una morfología tal en base a una función determinada. Pero... por otro lado, podemos encontrar otra respuesta posible, más interna al organismo en cuestión. Podemos argüir que estas estructuras (ojos, orejas y boca grandes) han crecido de esa manera durante el desarrollo. Previamente comenté que se está estudiando cómo los cambios durante el desarrollo son las vías por las cuales los organismos evolucionan. La alometría, es decir el crecimiento diferencial de las partes de un organismo, es la evidencia más frecuente del cambio en el programa del desarrollo. Bajo este contexto diferente, ojos, orejas y boca grandes no son grandes PARA ver, oír y comer mejor sino que son el resultado de cambios durante el desarrollo (comparando en este caso al lobo con otras especies) que traen aparejado luego un funcionamiento determinado, quizás aumentando la eficiencia... o quizás sin una consecuencia funcional.

Así como con cualquier característica de un organismo, la manera en la que un individuo responde a los factores ambientales también está sujeta a un cambio evolutivo. La plasticidad fenotípica es la capacidad de un organismo con un genotipo dado (es el conjunto de genes que contiene un organismo) de cambiar su fenotipo en respuesta a cambios en el ambiente. En este sentido, el cambio puede ser en forma, en la tasa de crecimiento (e.g., alcanzar mayor o menor tamaño), en comportamiento (e.g., cambiar la dieta), físico (e.g., cambio de color), etc.

Un personaje famoso del mundo de los comics es el *Hombre Plástico* quien tiene el poder de estirar y amoldar su cuerpo a cualquier forma que quiera para poder cumplir su función de superhéroe, esto es responder a los requerimientos del medio que lo rodea para poder salir airoso y exitoso en su misión. Este "súper-poder", la plasticidad, es a su vez heredado por su hijo *Offspring* quien se convierte también en un superhéroe (Fig. 3). En la naturaleza, no hay especies superhéroes sino que la plasticidad fenotípica es una propiedad que poseen algunas especies y refiere a un rasgo en particular no a todo el organismo. Dicho ajuste al ambiente no siempre responde a la selección natural ya que no necesariamente tiene una base

heredable. Se hereda la posibilidad de respuestas alternativas pero no la respuesta en sí misma.

Aunque está ya aceptado y demostrado que la plasticidad fenotípica es una propiedad del desarrollo que le permite al organismo hacer frente a la impredecibilidad y/o heterogeneidad del ambiente, su rol como adaptación per se está en debate ya que aún cuando puede aumentar la supervivencia bajo ciertas condiciones esto no implica que la plasticidad pueda llevar hacia el desarrollo de estructuras novedosas (sin una existencia previa) y/o promover la diversidad de especies (West-Eberhard 2003).

Una predicción general en estudios de anuros que crían y crecen en charcos temporarios de duración impredecible es que sería ventajoso poseer una tasa de desarrollo plástica que se corresponda con las variaciones en el nivel de agua. Se ha demostrado que larvas de numerosas especies que se crían en charcos efímeros han acelerado la metamorfosis en respuesta a la desecación del hábitat exhibiendo lo que se ha denominado plasticidad fenotípica en el tiempo de desarrollo

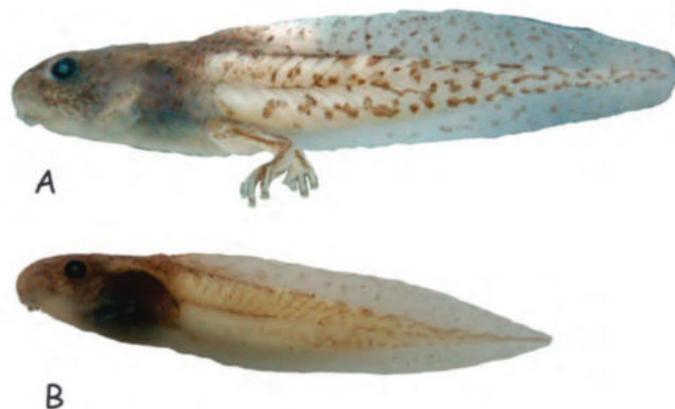


Figura 3. El *Hombre Plástico* y su hijo *Offspring* comparten la posibilidad de modificar su cuerpo según las condiciones. Imagen reproducida de www.comicvine.com

Figura 4. Renacuajos de la rana trepadora andina *Hypsiboas riojanus* de 100 días de edad provenientes de las temporadas en donde el desarrollo fue rápido (A) y lento (B). Nótese las diferencias en tamaño y en desarrollo a través del desarrollo de las extremidades.

mientras que en estudios experimentales con especies que crían en charcos permanentes no se ha observado dicha plasticidad en respuesta a la disminución del nivel de agua (Denver, 1997). En general, la aceleración en el tiempo de duración del periodo larval trae aparejada una disminución en el tamaño alcanzado en la metamorfosis por lo que el cambio es sólo el resultado de un menor crecimiento (Denver, 1997). Se podrá argüir si esto repercute o no en la sobrevivencia de los juveniles y/o en su capacidad de reproducirse pero no hay evidencia hasta el momento que indique que haya una selección hacia especímenes más grandes o más chicos, es sólo una cuestión de las condiciones del ambiente en un determinado momento. En la ranita trepadora andina (*Hypsiboas riojanus*), las condiciones diferentes de una temporada a la siguiente repercuten principalmente en el tiempo de duración del periodo larval y en la tasa de desarrollo. Así, por ejemplo, los renacuajos de 100 días de edad en una temporada donde el desarrollo fue rápido (alrededor de 125 días) se encontraban al inicio de la metamorfosis con una longitud corporal promedio de 18 mm mientras que los del mismo sitio pero de una temporada más lenta (235 días) se encontraban a los 100 días en estadios iniciales del desarrollo con una longitud corporal promedio de 13 mm (Fig. 4). Sin embargo, el tamaño de los especímenes metamórficos no varía considerablemente entre ambas estaciones por lo que la especie, dentro de las posibilidades que su programa de desarrollo le permite, se acomoda a las condiciones ambientales y la variación observada durante la etapa larval no parece tener incidencias en la vida adulta.

El sapito tacurú (*Dermatonotus muelleri*) es un anuro cuyos renacuajos se desarrollan en charcos temporarios de agua turbia. Se ha observado que aquellos renacuajos que habitan charcos bajo sombra exhiben una coloración más oscura que aquellos que viven en charcos cuyas aguas se ven más claras por la acción directa del sol. Esta variación podría explicarse como un método para pasar desapercibidos ante un posible predador. Dado que este patrón aparece todos los años en diferentes sitios es de esperar que estas coloraciones no sean hereditarias sino una respuesta temporal (en esa temporada) al medio y por lo tanto no resulte de la selección natural. La descendencia de dos renacuajos negros no necesariamente serán negros pero si tendrán la capacidad plástica de adecuarse al medio. Si fuesen hereditarias habría que esperar que los adultos sean aptos para elegir el charco que posea las mejores características de turbidez y sombra que mejor le convengan a su progenie para poder sobrevivir.



Pero... ¿qué pasa si no hay plasticidad? El sapito de panza roja (*Melanophryniscus rubriventris*) es un anuro que se reproduce en charcos pequeños y efímeros de las selvas de montaña del noroeste de Argentina en áreas con fuertes pendientes y suelos muy permeables (Vaira, 2000). En un ambiente tan dinámico, donde las características físicas de los charcos pueden cambiar drásticamente a lo largo de la temporada reproductiva, un charco que era óptimo para reproducirse al inicio de la temporada puede cambiar esta condición de manera muy difícil de predecir (Fig. 5). En este caso, se podría pensar que resulta ventajoso para la especie acelerar o desacelerar su desarrollo a fin de sobrevivir y alcanzar tamaños óptimos para la vida adulta. Sin embargo, esto no ocurre en esta especie y varias oviposturas y renacuajos en desarrollo aparecen muertos a causa de la desecación (Goldberg, 2003). ¿Esto quiere decir que la especie no está adaptada a este sitio? De ninguna manera, ya que la especie vive allí. Lo que si sucede es que algunas especies pueden flexibilizar su desarrollo mientras que en otras las posibilidades de variar están muy limitadas.



Figura 5. Sitio de cría del sapito panza roja en un ambiente impredecible de Yungas. Los charcos donde la especie deposita sus huevos son de pequeño tamaño y están directamente sujetos a las precipitaciones para mantener un hidroperiodo tal que pueda asegurar la finalización del desarrollo larval y la metamorfosis en esta especie.



Figura 6. Silueta del prototipo de un humano mutante con branquias externas. Las branquias son fundamentales para la respiración bajo el agua mientras que las "patas de rana" son un componente adicional para la propulsión.

y debería esparcirse en las generaciones posteriores. Sin embargo, la presencia de branquias en seres humanos es inviable ya que, incluso si fuera posible su desarrollo, no sería posible extraer suficiente oxígeno para mantener su metabolismo o deberían ser muy grandes y residir fuera del cuerpo (Fig. 6). Esto último no representaría ninguna ventaja ya que serían muy sensibles a acciones externas. Por otro lado la presencia de membranas interdigitales en humanos (sindactilia) ocurre raramente y generalmente sólo entre dos dedos. De todas maneras, para actuar realmente como un órgano propulsor su tamaño también debería estar acorde con el tamaño del cuerpo humano. De aquí se desprende que el rango de variación no es infinito sino que hay límites (restricciones) dentro de los cuales la variación puede ocurrir. Esos límites se relacionan con lo que el desarrollo tiene grabado en su historia.

Literatura citada

Denver, R. 1997. Proximate mechanisms of phenotypic plasticity in amphibian metamorphosis. *American Zoologist* 37: 172-184.

Fusco, G. y Minelli, A. 2010. Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London* 365: 547-556.

Goldberg, 2003. Elección del sitio de oviposición y desarrollo larval de *Melanophryniscus rubriventris* (Anura: Bufonidae) en un ambiente impredecible. Tesis. Escuela de Biología. Universidad Nacional de Córdoba.

Goldberg, J. y Fabrezi, M. 2008. Development and variation of the anuran webbed feet. *Zoological Journal of the Linnean Society* 152: 39-58.

Hall, B. K. 2003. Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms. *International Journal of Developmental Biology* 47: 491-495.

Vaira, M. 2000. Los *Melanophryniscus* del grupo *rubriventris* (Anura, Bufonidae): Taxonomía, biología e interacciones con los Anfibios de Yungas de Argentina. Tesis doctoral. Fac. de Cs. Nat. UNT.

West-Eberhard M. J. 2003. Developmental plasticity and evolution. New York, NY: Oxford University Press.

Woltering, J.M.; Noordermeer, D.; Leleu, M. y Duboule, D. 2014. Conservation and Divergence of Regulatory Strategies at Hox Loci and the Origin of Tetrapod Digits. *PLoS Biology* 12: e1001773.

Resulta importante, entonces, diferenciar plasticidad fenotípica de resistencia y esta última de adaptación. Volviendo a los anuros, hay especies que resisten por ejemplo cierto nivel de toxicidad en su ambiente (por ejemplo algún agroquímico) o son capaces de metamorfosearse en charcos con muy bajo nivel agua y sobrevivir (a veces con algunos costos como por ejemplo alcanzar un tamaño menor al esperado en condiciones normales) y son capaces de dejar descendencia. Sin embargo, ello no significa que los organismos poseen respuestas alternativas de acuerdo con las condiciones del sitio donde habitan y que su descendencia irá siendo cada vez más pequeña (ya que de ese modo sobreviven) sino simplemente que pueden resistir algunas condiciones que no son las óptimas.

Ahora bien, todo esto nos hace preguntarnos si el cambio evolutivo puede darse en cualquier dirección, esto es si toda población tiende a adaptarse a los cambios ambientales, por ejemplo con el cambio climático, de manera contundente y directa. En una película hollywoodense (no de las más exitosas), *Waterworld*, se mostraba un futuro sombrío para la humanidad donde todo el planeta quedaba completamente inundado a causa del derretimiento de los casquetes polares (en realidad, si nos ponemos a pensar esto no parece muy lejano). El protagonista (Kevin Costner) era un mutante provisto de branquias y membranas entre los dedos que le permitían respirar bajo el agua y nadar más rápido que otros humanos. El imaginario popular diría que si nuestro planeta se inunda, una mutación de este tipo parecería totalmente adaptativa