Adaptación, Exaptación y Novedades Evolutivas

Definiciones no históricas de adaptación

Bock (1979) Una adaptación es una característica de un organismo la cual interactúa operacionalmente con algún factor del ambiente de manera tal que el individuo sobrevive y se reproduce.

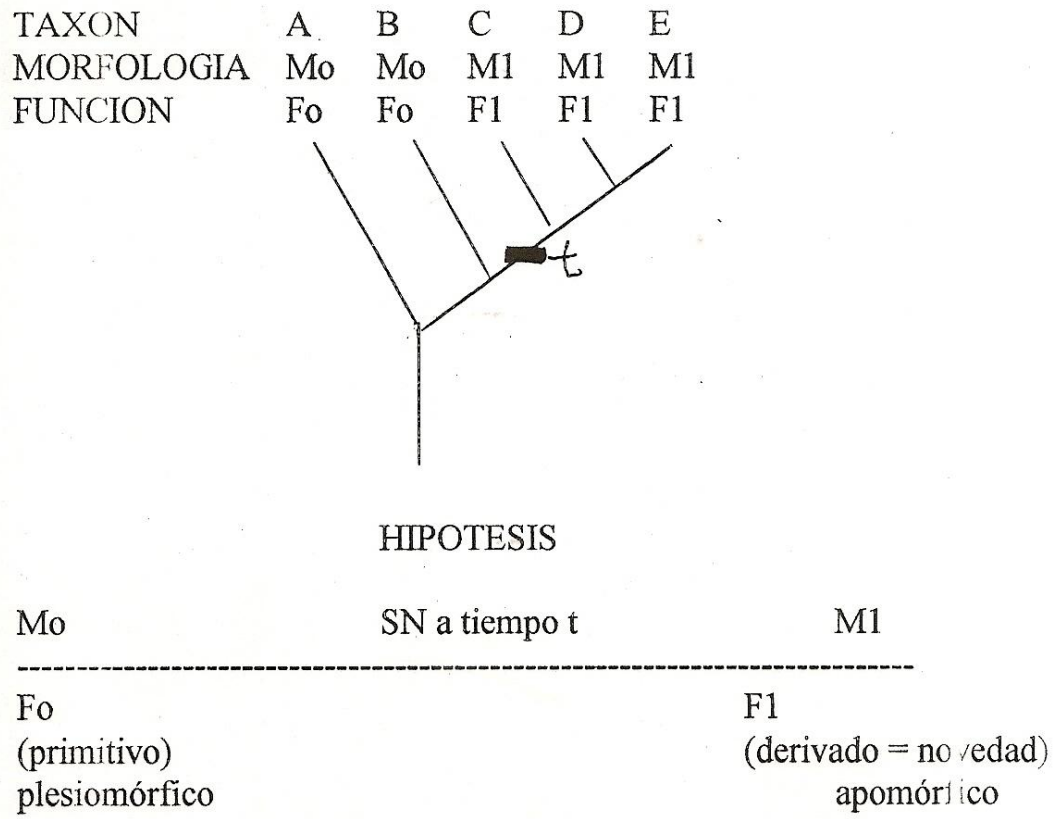
Mayr (1988) Adaptación es una mayor eficiencia ecológico-fisiológica (reproductiva) que la que es adquirida por otros miembros de la población.

Reeve & Sherman (1993) Una adaptación es una variante fenotípica que resulta en el más alto éxito reproductivo entre un conjunto específico de variantes en un determinado ambiente.

Definición filogenética de la Adaptación.

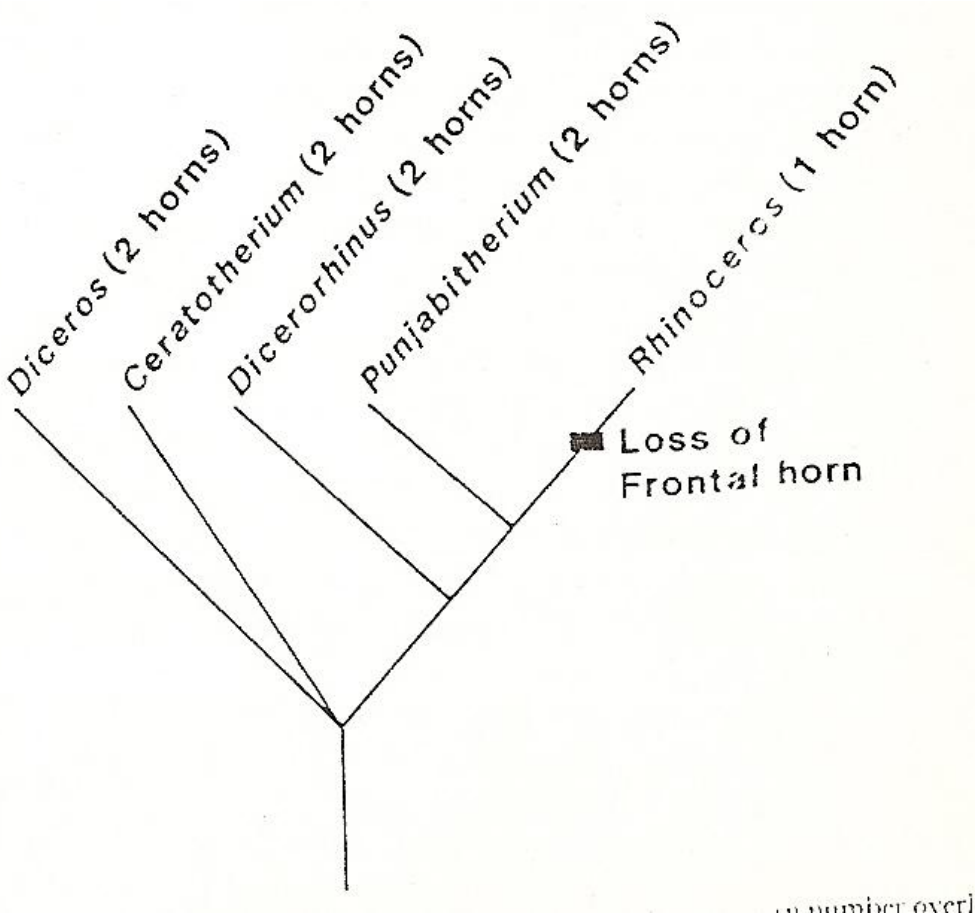
Greene (1986), Coddington (1988), Bam & Larson (1991), Harvey & Pagel (1991) Adaptación es una función apomórfica promovida por SN, en comparación con la función plesiomórfica.

Ej. El carácter derivado M1(adaptación) surge a tiempo t en el ancestro de C,D y E vía selección para la función derivada F1 con respecto al carácter primitivo Mo con la función F0 en los taxa A y B.



Problema: se necesita conocer la filogenia y cómo actúa la SN a tiempo t

Ej. Los cuernos del rinoceronte



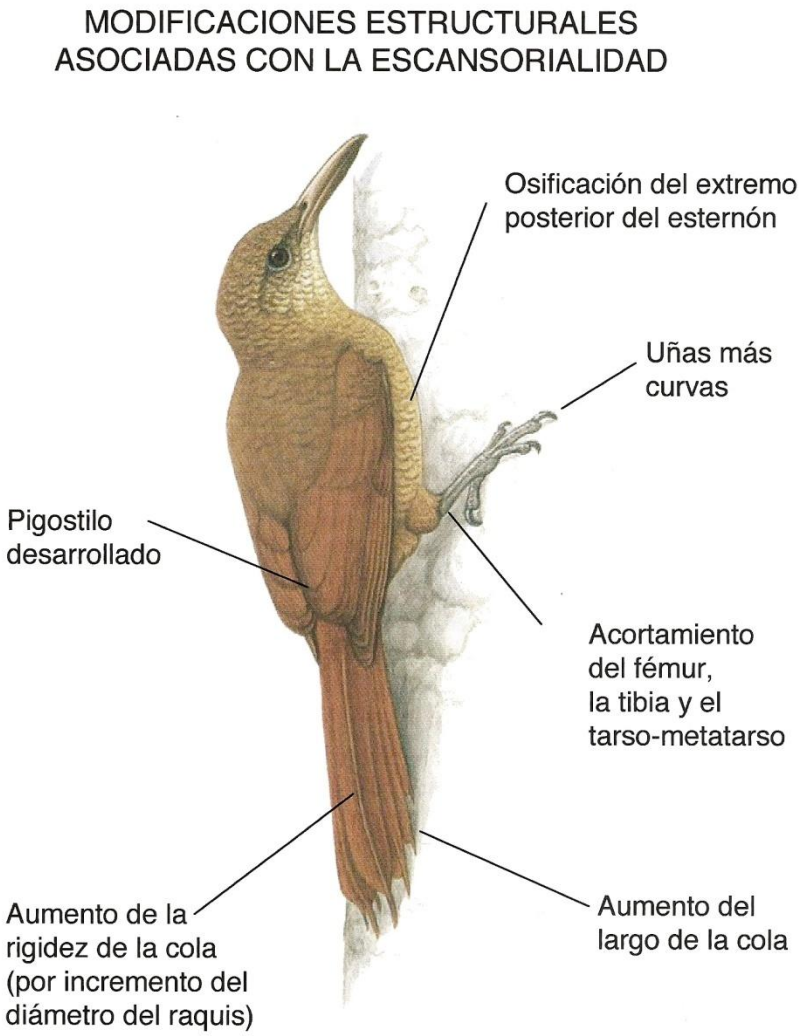
Coddington (1994) distingue los que llama las dos aproximaciones al estudio de la adaptación:

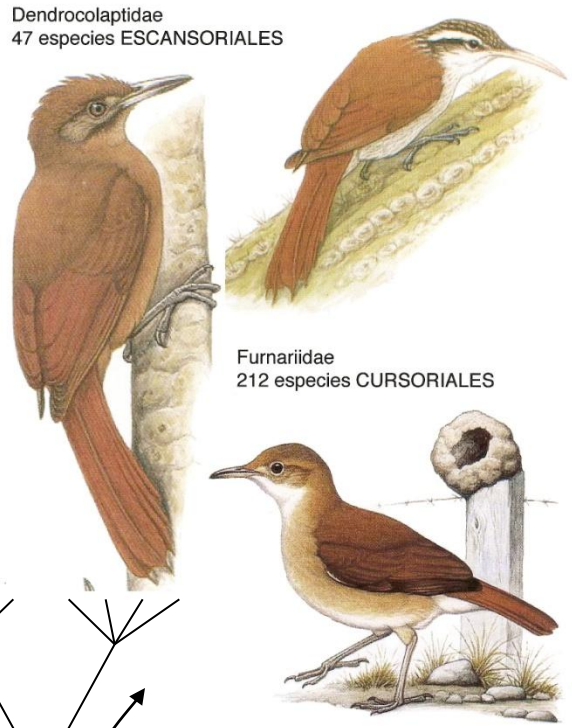
Homology Approach: Analiza novedades únicas (apomorfías). Analiza cada evento con mucho detalle.

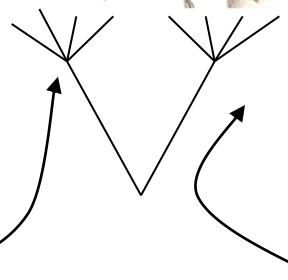
Convergence Approach: enfatiza el análisis de coincidencias (homoplasias). Mayor énfasis en el patrón estadístico que en los casos particulares y en los datos de performance.

Ambos enfoques son complementarios y requieren de la existencia de hipótesis filogenéticas sólidas.

Un ejemplo del Homology Approach: El caso de la cola de los pájaros trepadores en relación al tamaño corporal y el pandeo de Euler



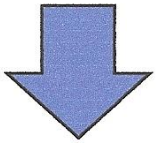




Ancestro común de todos los Furnariidae

Ancestro común de todos los Dendrocolaptidae

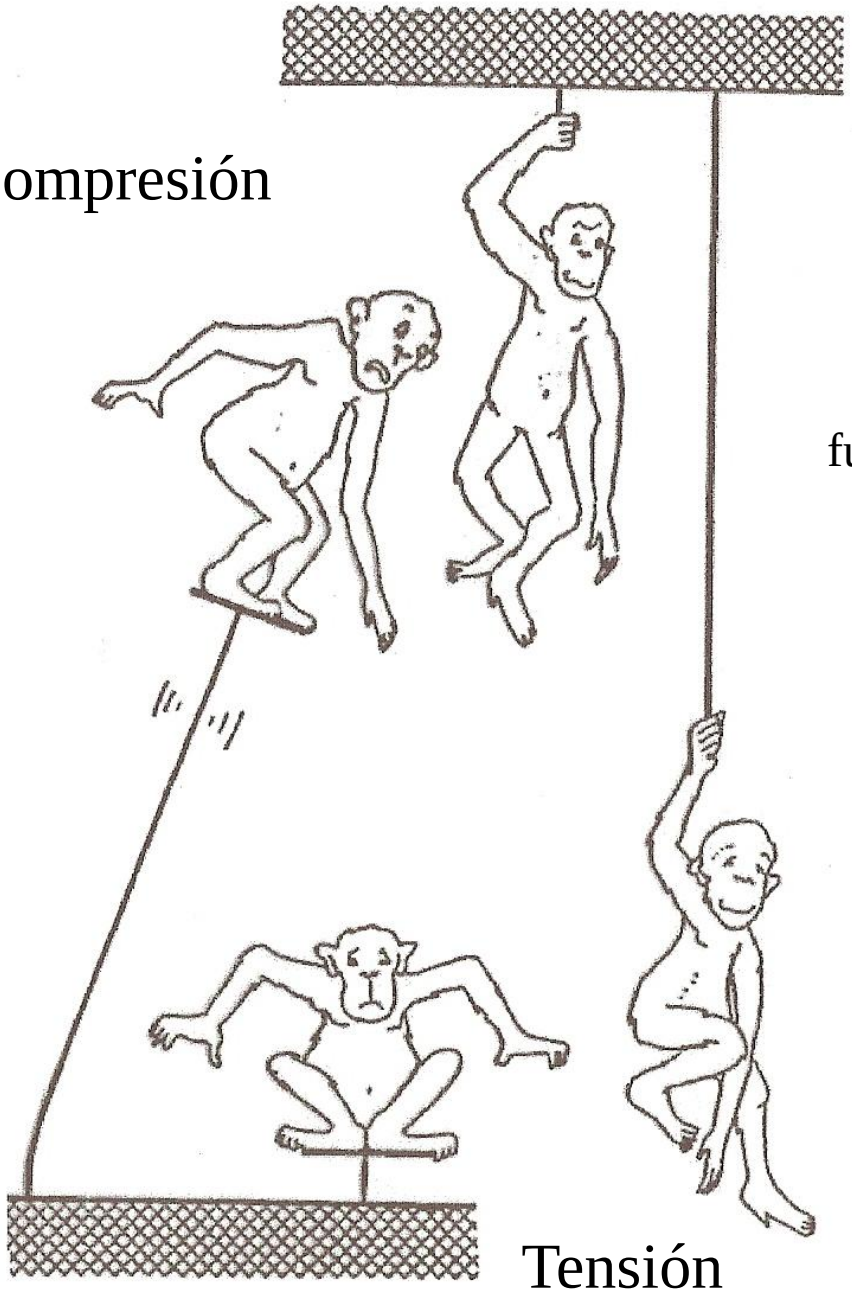
POSIBLE SOLUCION:
Estudiar la variación morfológica intragrupo y encontrar una relación que pueda predecirse en base a los principios físicos aplicables a la función hipotética de la estructura



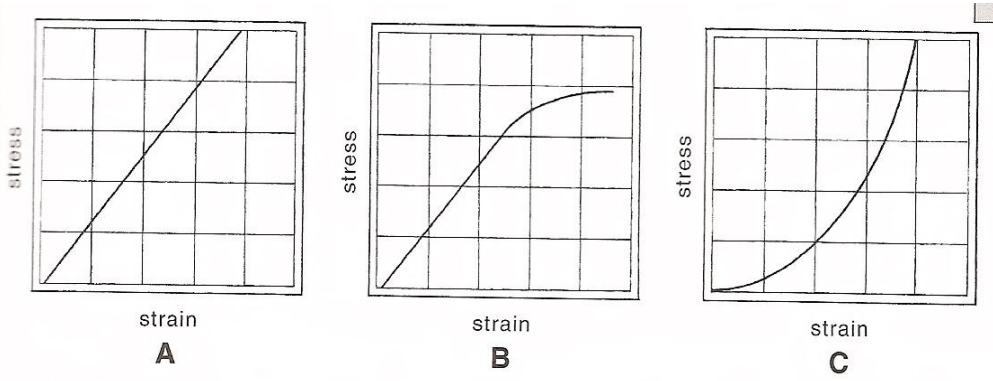
RECORDAR:
Las propiedades mecánicas de los objetos dependen de:

1) los materiales con que están hechos.
2) su estructura (forma).

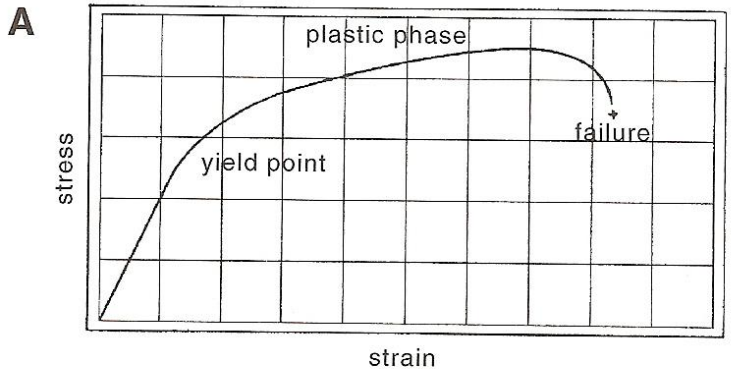
Compresión

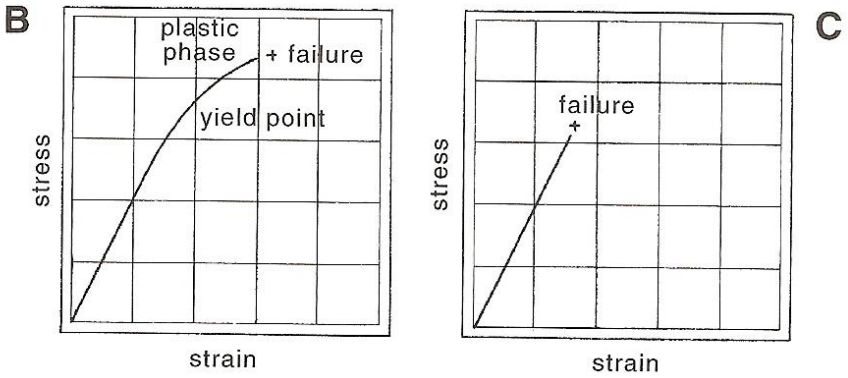


Tensión

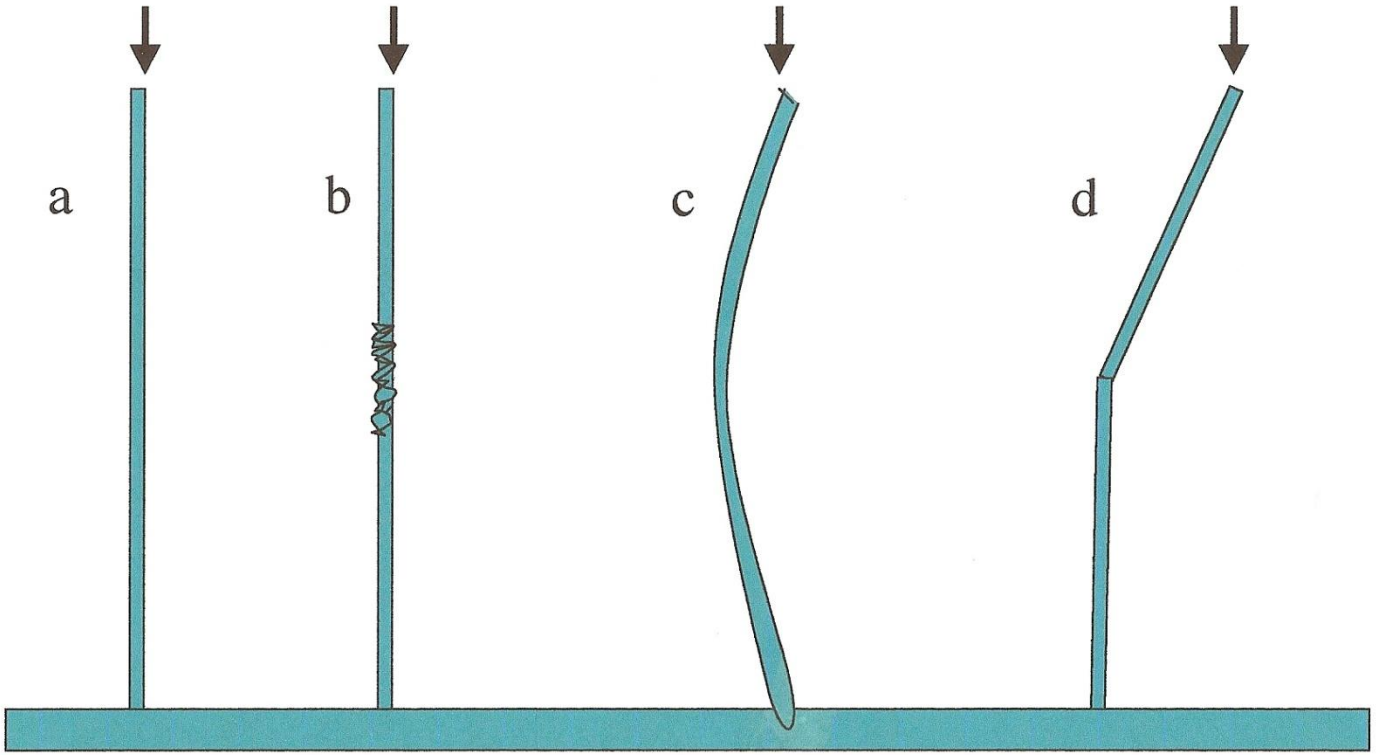


Módulo de Young (E) = Stress/Strain =
fuerza por unidad de área/ extensión relativa al largo original





Las columnas deben resistir el aplastamiento y el pandeo



El aplastamiento (b) depende sólo de la sección transversal de la columna.

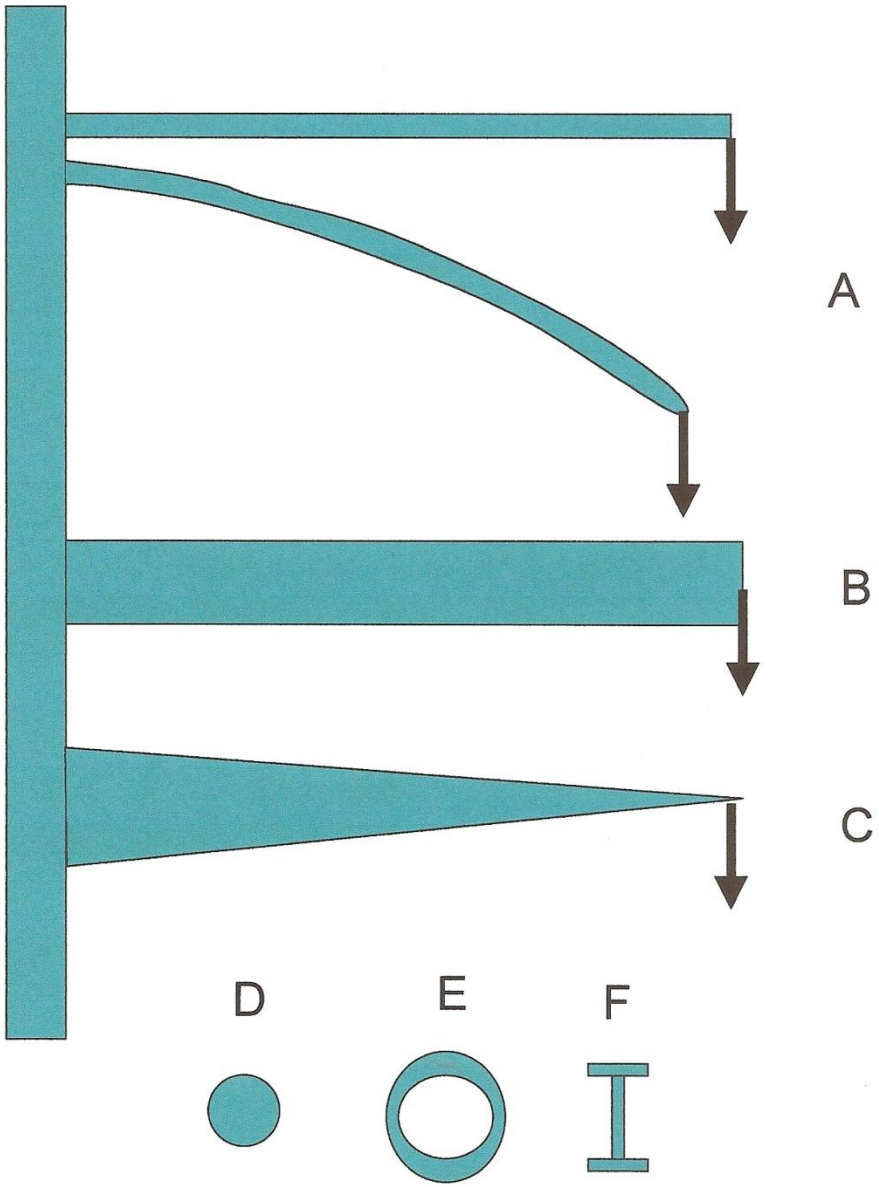
El pandeo de Euler (c) depende de la distribución transversal del material y del largo de la columna.

Módulo de Young

fuerza necesaria para producir pandeo de Euler → $F_E = \pi^3 E r^3 t / l^2$ ← **largo de la columna**

radio de la columna

Las colas de los furnaridos, que son cursoriales, actuan como “cantilever beams”
El diseño mecánicamente óptimo es el C



ESTRATEGIA DE ESTUDIO

1) Averiguo cuál es la relación entre las características de la cola y el tamaño corporal para cada uno de los grupos.

2) Calculo los residuos de variación de las características de la cola (luego de descontar las variaciones que se deben a las diferencias de tamaño entre las especies).

3) Trato de relacionar los residuos de variación de las características de la cola con las predicciones derivadas de mi análisis biomecánico.

Especies escansoriales
Dendrocolaptidae

↓

Raquis actúa como columna que debe resistir el pandeo

↓

Aumento del diámetro de raquis con el aumento de su largo, tanto en la base como en la punta

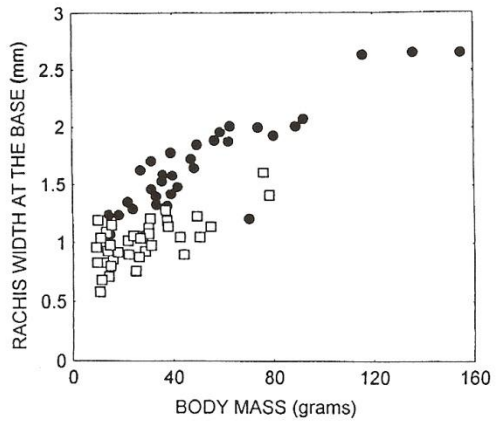
Especies cursoriales
Furnariidae

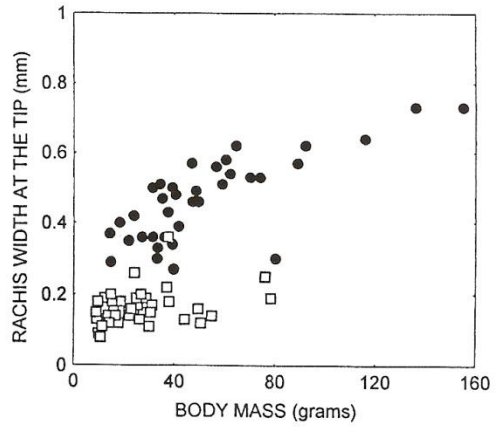
↓

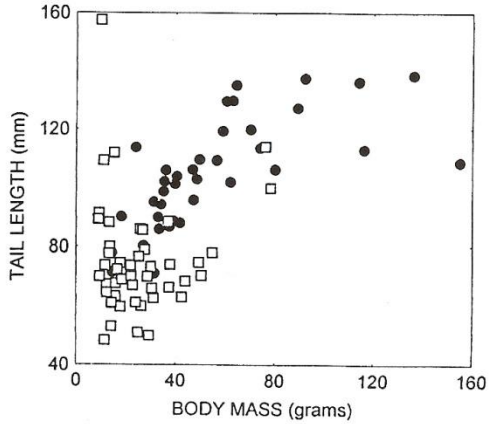
Raquis actúa como un cantilever beam que debe resistir la flexión en la base

↓

Aumento del diámetro de raquis con el aumento de su largo, sólo en la base


RACHIS WIDTH AT THE BASE (mm)
3
2.5
2
1.5
1
0.5
0
0
40
80
120
160
BODY MASS (grams)


RACHIS WIDTH AT THE TIP (mm)
1
0.8
0.6
0.4
0.2
0
0
40
80
120
160
BODY MASS (grams)


TAIL LENGTH (mm)
160
120
80
40
0
40
80
120
160
BODY MASS (grams)

Un ejemplo del Convergence Approach: Comparar a los diferentes grupos de aves escansoriales con sus grupos hermanos no escansoriales.

Definiciones históricas

Gould &Vrba (1982) Adaptación es toda aquella característica construída por la selección natural para su función actual.

Exaptación es toda aquella carácterística construída origialmente para algún otro rol distinto del actual.

Aptación es el término que se utiliza para referirse tanto a la adaptación como a la exaptación.

Críticas:

Confunde producto con proceso.

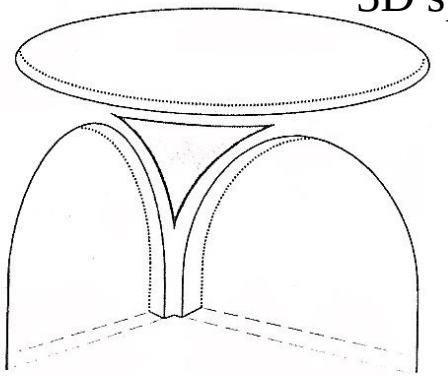
Resulta difícil conocer la función original.

TABLE 1. A taxonomy of fitness.

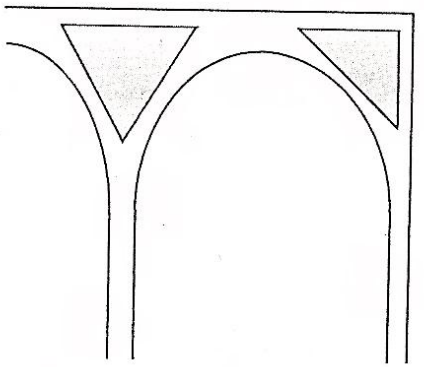
Process	Character	Usage
Natural selection shapes the character for a current use—adaptation	adaptation	function
A character, previously shaped by natural selection for a particular function (an adaptation), is coopted for a new use—cooptation	exaptation	effect
A character whose origin cannot be ascribed to the direct action of natural selection (a nonaptation), is coopted for a current use—cooptation		
	aptation	

Gould & Lewontin (1979) en su ya clásica crítica al paradigma adaptacionista, llaman la atención sobere la existencia de "spandrels". Spandrel es un concepto tomado de la arquitectura que Gould & Lewontin definen como una propiedad física –forma, posición, constitución, o número-que debe surgir como un producto forsoso de la razón primaria para construir o alterar una estructura compleja.

3D spandrel



2D spandrel



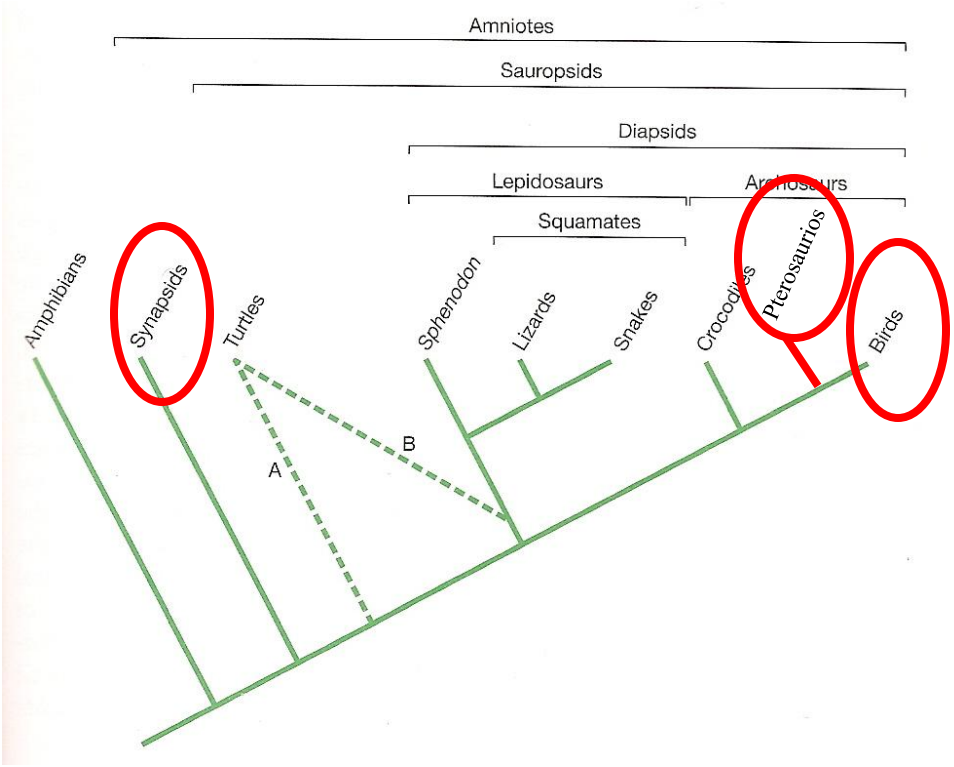
Ej. Umbilicus en caracoles.

El umbilicus está determinado por la relación entre el radio de giro de la expira y su tasa de expansión y translación

El umbilicus ha sido cooptado para la protección de huevos. Esto es particularmente notable en caracoles terrestres

Ej. Las plumas y el vuelo de las aves.

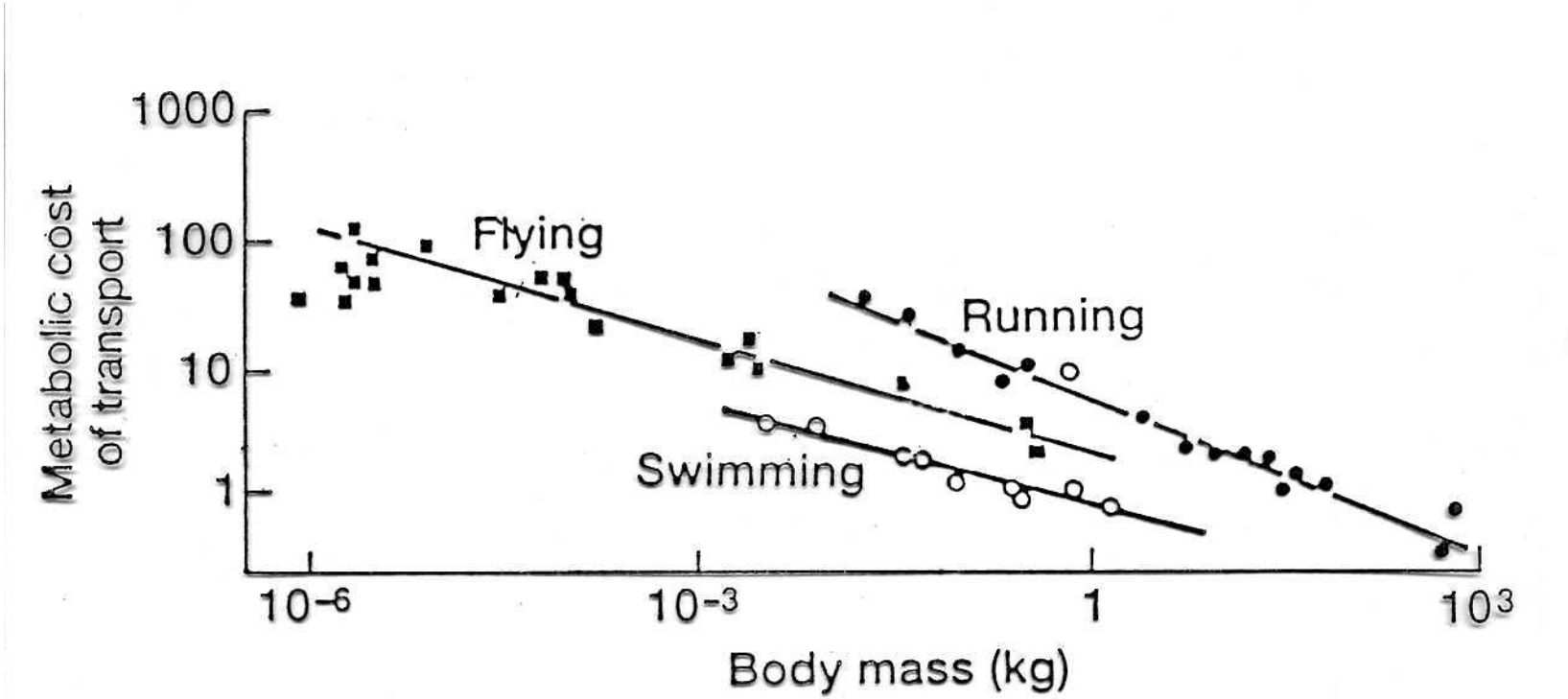
La transición entre la locomoción terrestre y la aérea implica una de las transformaciónes morfofuncionales más espectaculares que ha tenido lugar en la evolución de los vertebrados. Esta transformación ha ocurrido en al menos tres oportunidades indiependientes, en las líneas evolutivas que dieron origen a: los pterosaurios (200 m.a.), las aves (150 m.a) y los quirópteros (85 m.a.).



El vuelo permitió la explotación de un nuevo espacio adaptativo y esto a su vez puede haber sido una de las causas responsables de la diversificación (radiación) que exhiben los grupos mencionados precedentemente.

El origen del vuelo en las aves ilustra un problema más general de la biología evolutiva como el de la distinción entre adaptación y exaptación.

¿Cuál es la ventaja de volar?



Para un determinado tamaño corporal, el costo relativo del transporte aéreo es menor que el terrestre

Además, la velocidad de desplazamiento es generalmente mayor

El único problema es que hay que "pagar" el costo del viaje "al contado", y esto requiere grandes modificaciones en la fisiología y la anatomía del organismo

Principales modificaciones anatómicas

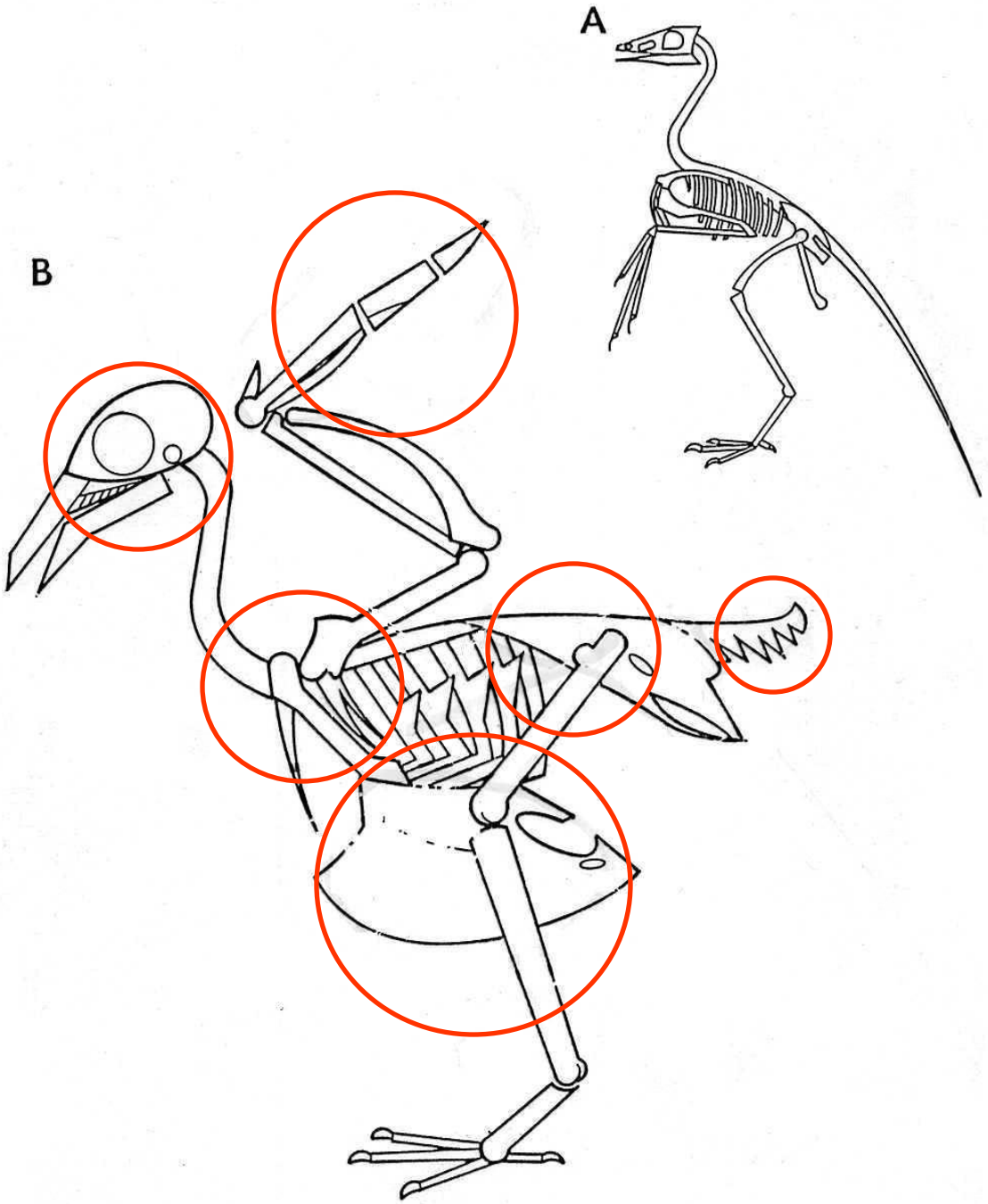
Alargamiento de los segmentos distales del miembro anterior
Fusión de elementos.

Remodelación de la cintura pectoral

Reducción de elementos óseos (vertebras caudales)
Pérdida de dientes
Fusión de huesos del cráneo
Huesos pneumáticos

Gran desarrollo del esternón

Modificación de la cintura pélvica



El principio físico del vuelo se basa en el desvío de una masa de aire a la que se le imprimen una aceleración y dirección tal que, por principio de acción y reacción, se genera una fuerza resultante que tiene dos componentes: uno vertical y en sentido opuesto al peso, la SUSTENTACIÓN, y uno hacia delante llamado EMPUJE, que contrarresta la fuerza de rozamiento que se opone al avance.

Para generar este efecto se requiere de una superficie aerodinámica (el ala), que describe un ciclo particular de movimiento.

AIRFOILS

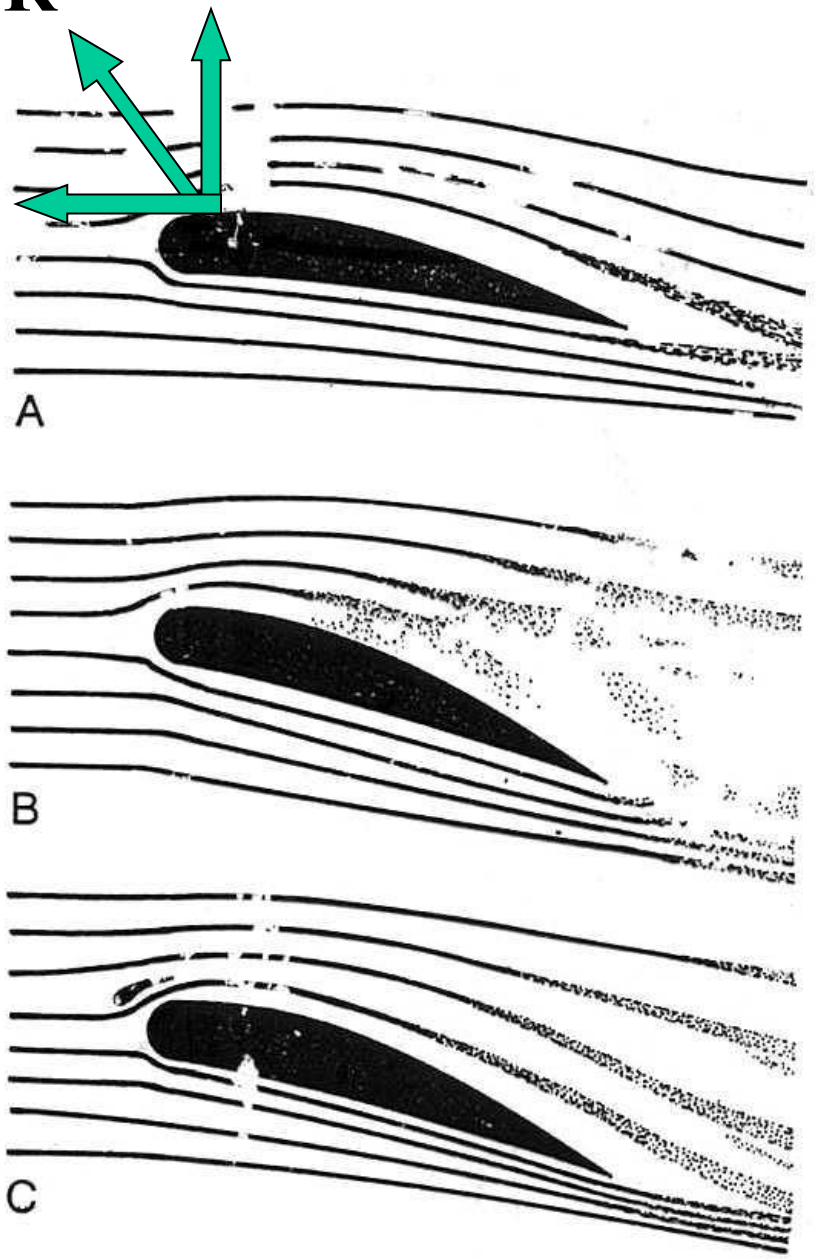
R

LIFT o sustentación

THRUSTt o empuje

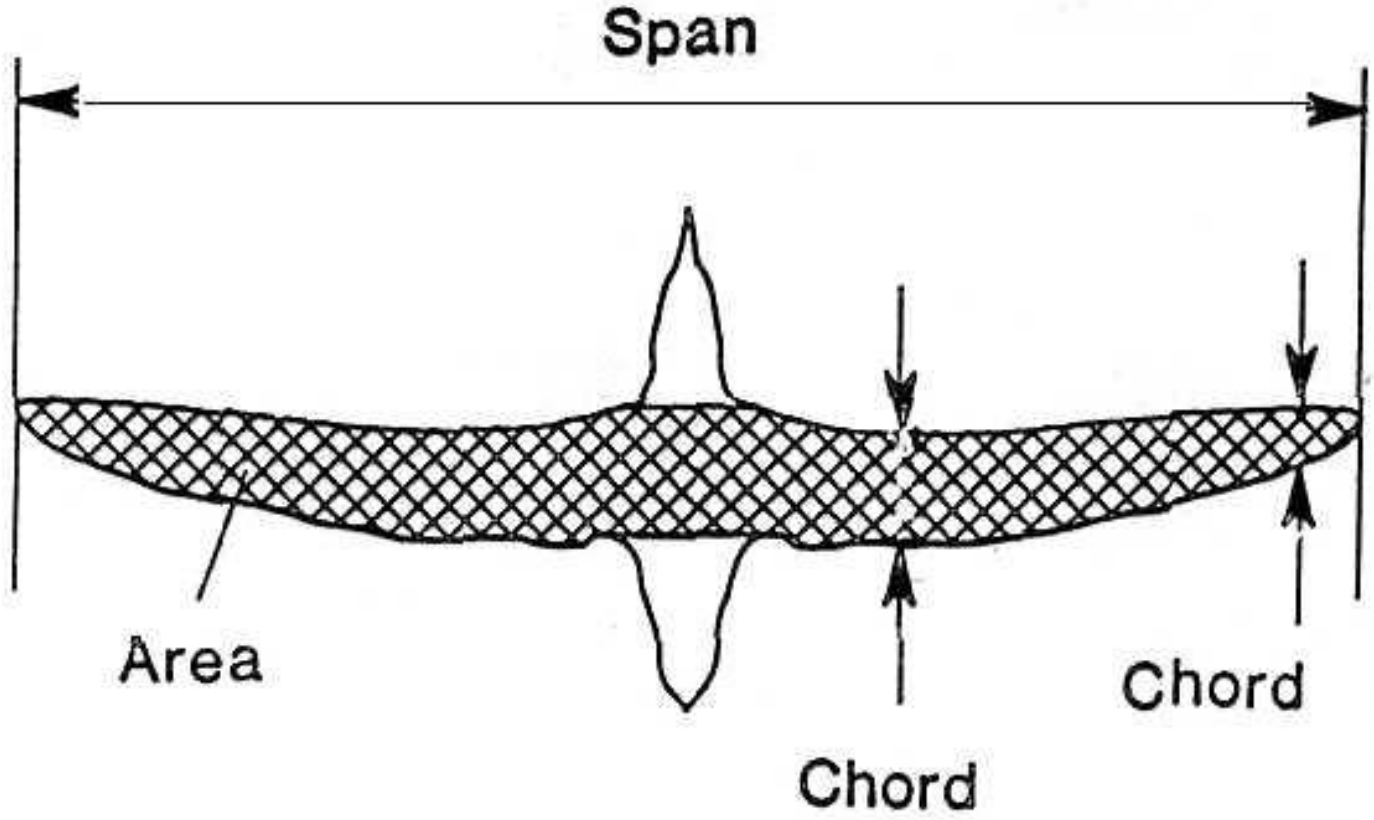
La fuerza R depende del angulo de ataque y la circularción

La fuerza R se genera pues el ala acelera una cantidad de masa del fluido en una nueva dirección y sentido tal que por principio de acción y reacción ésta a su vez ejerce una fuerza sobre el ala de dirección y sentido contrario



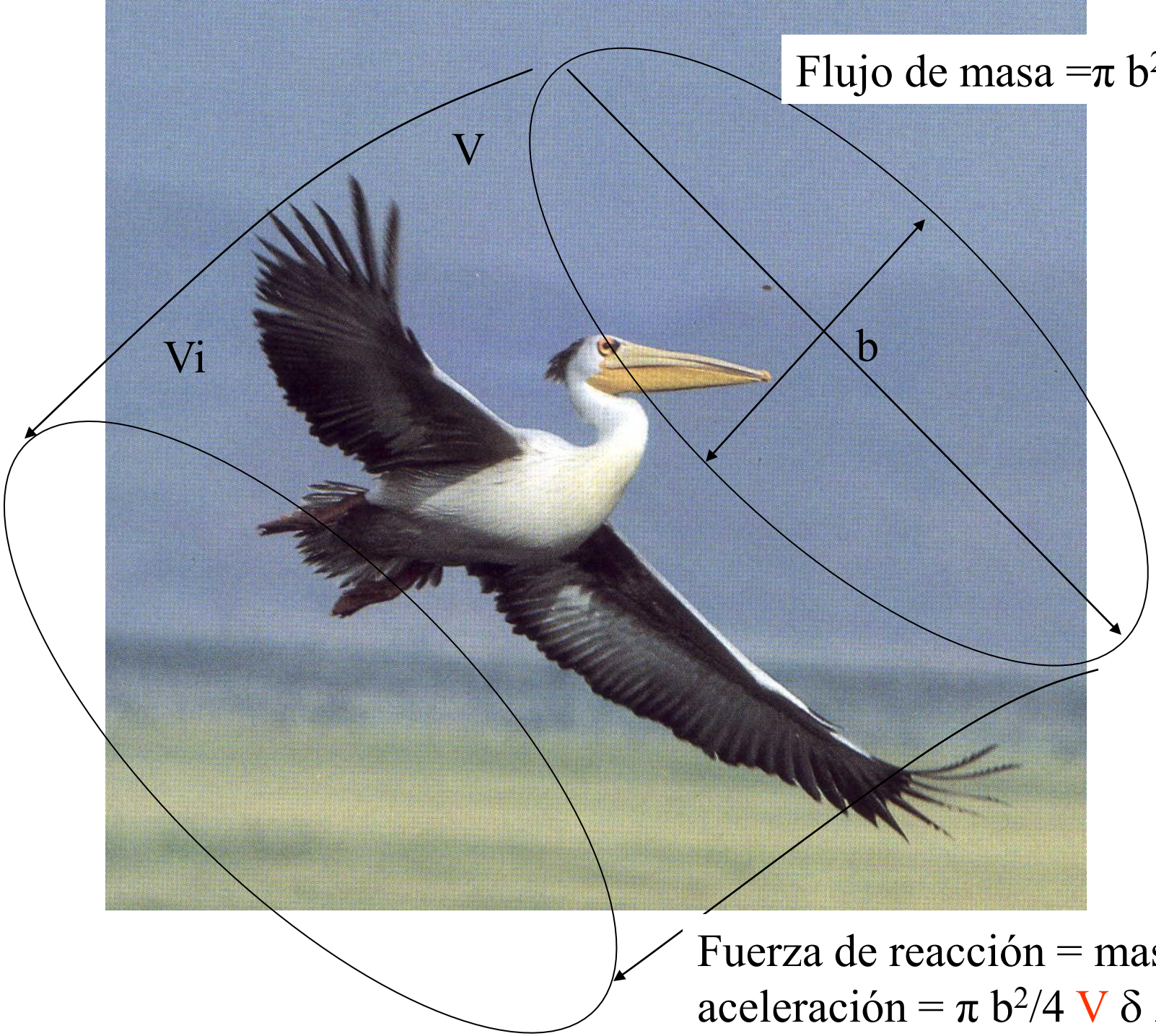
Cuando el ángulo de ataque es muy grande para una dada velocidad, el flujo de aire sobre el ala se hace turbulento y se despega, reduciendo abruptamente la fuerza R. A este fenómeno se lo llama STALL (entrar en pérdida).

El álula mantiene el flujo pegado a la superficie del ala, evitando el stall.



Aspect ratio = envergadura / cuerda media

Es la principal medida que define la performance aerodinámica del ave y, en consecuencia, su modalidad de vuelo

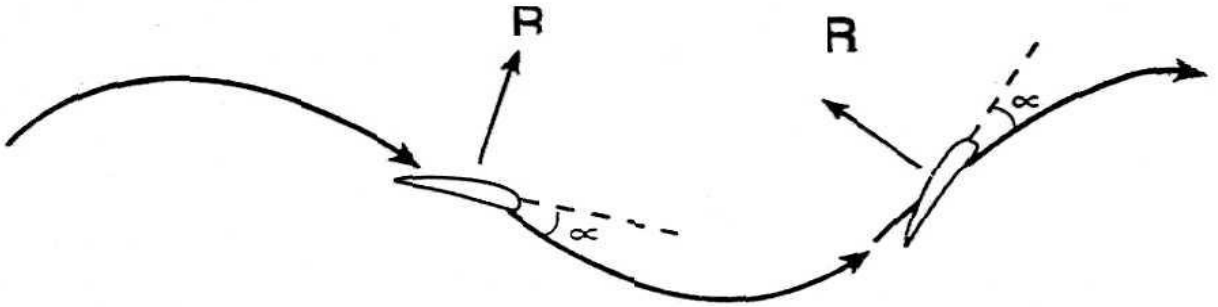

Flujo de masa =π b²/4 V δ
V
Vi
b
Fuerza de reacción = masa *
aceleración = π b²/4 V δ 2Vi

El hecho de que la masa corporal crezca con el cubo de las dimensiones lineales de un objeto y la circulación aumente con el cuadrado de la envergadura implica que no es posible para un ave de gran tamaño volar a la misma velocidad que un ave pequeña. De hecho tiene que hacerlo más rapidamente para poder lograr la sustentación necesaria para mantenerse en el aire. Las aves con alas proporcionalmente más pequeñas (ej. patos y algunas aves marinas) requieren mayores velocidades de vuelo por esta misma razón.

La otra alternativa es poseer alas desproporcionadamente largas, aunque esto también tiene un límite dado por la resistencia mecánica de los materiales a los estreses que implica el batido de las alas.

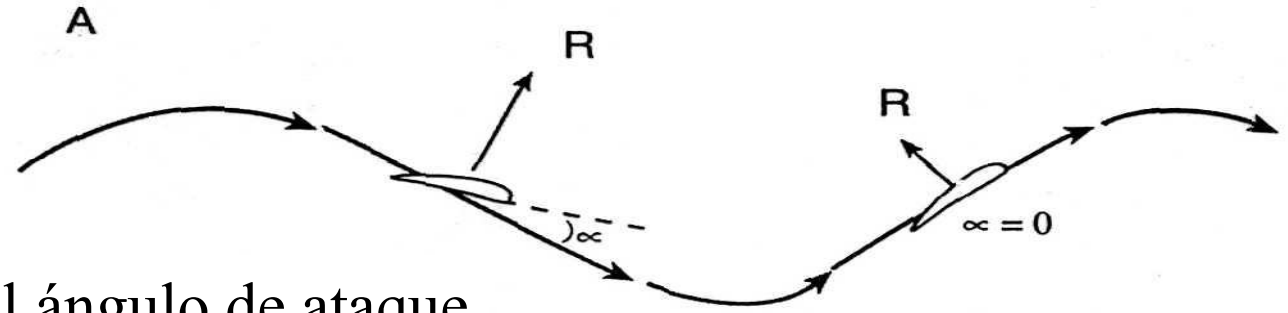
El ciclo alar

downstroke

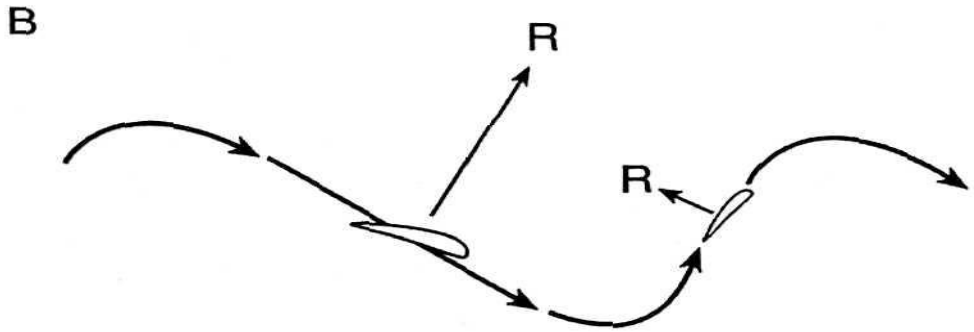


upstroke

¿Cómo se evita el frenado durante el upstroke



Reduciendo el ángulo de ataque



Flexionando el ala

La evolución de las plumas como una adaptación al vuelo.

Las plumas como una adaptación a la endotermia.

Las plumas como una adaptación a la captura de insectos.

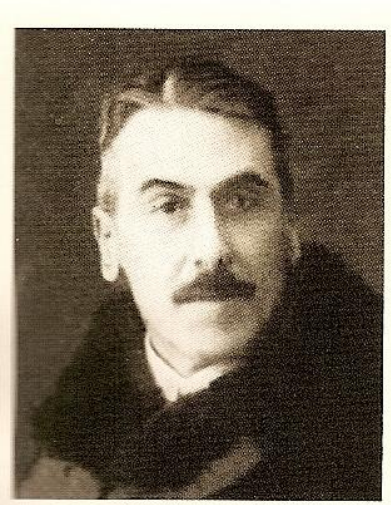
Las plumas como una señal.

Las plumas como una exaptación al vuelo.

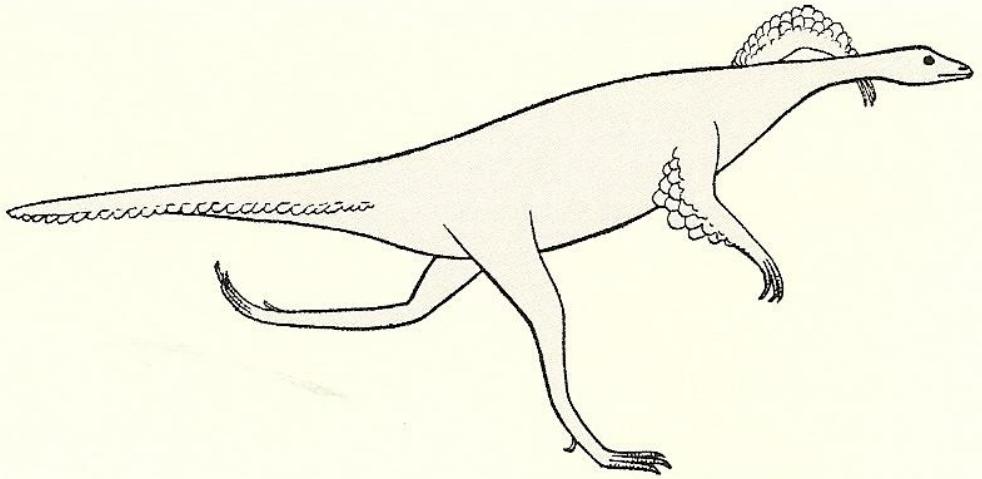
Excepto la primera de las hipótesis, todas las demás explican el origen adaptativo de las plumas aludiendo a funciones diferentes al vuelo, por lo que en este sentido las plumas (de vano) serían en su origen al menos exaptaciones y no adaptaciones al vuelo.

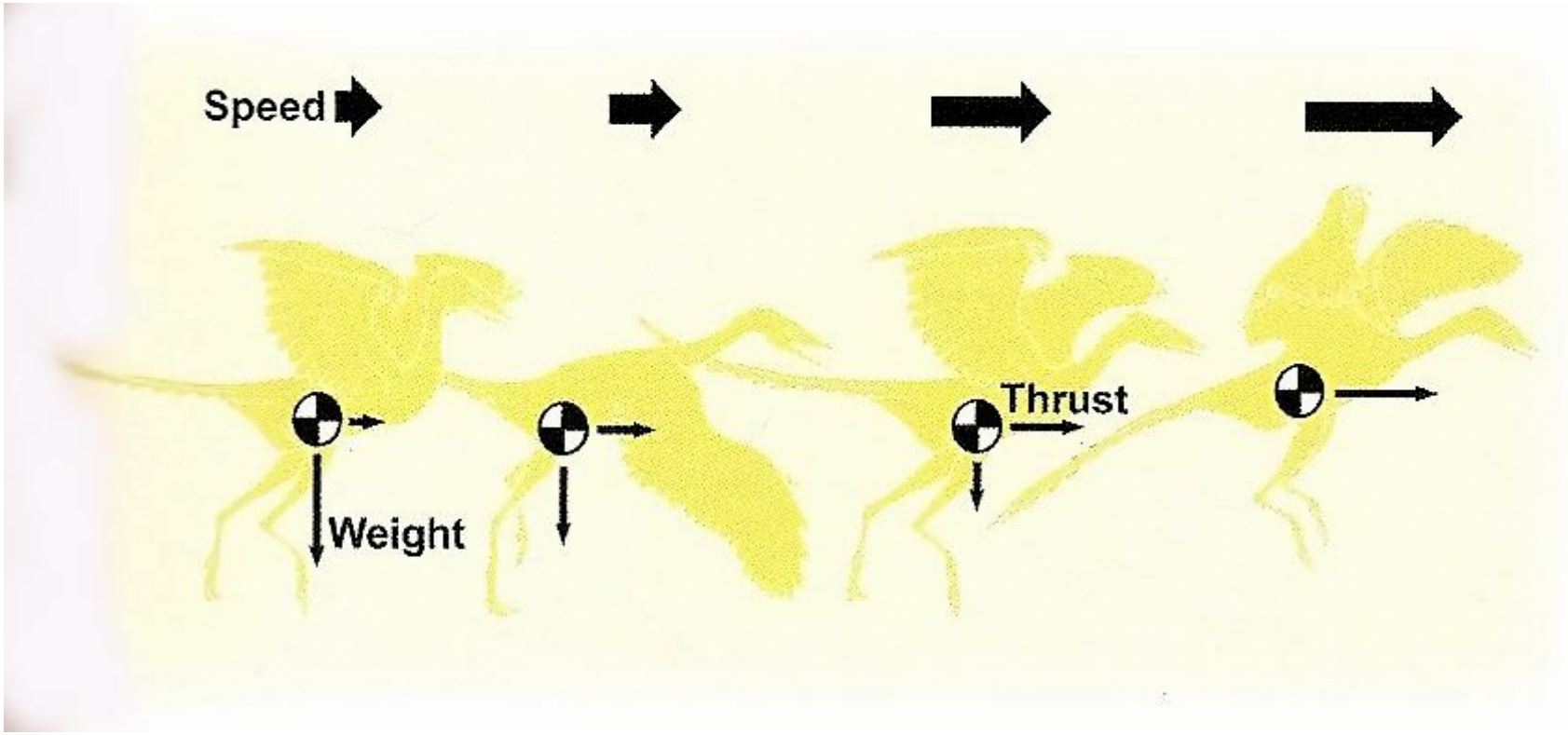
La evidencia muestra que muchas de las características fundamentales para el vuelo (incluyendo las plumas, la hiperflexión de la muñeca, los movimientos del ciclo alar y hasta la elevada tasa metabólica) ya estaban presentes en los ancestros no voladores de los cuales derivan las aves. Esto no invalida que las caracterísiticas hayan sido secundariamente transformadas (co-optadas) por la selección natural para el cumplimiento de otras funciones derivadas como el vuelo.

El problema de que las plumas hayan evolucionado como una adaptación al vuelo es que están presentes en dinosaurios maniraptores que no eran voladores. Además, si su desarrollo fue gradual, no podrían haber generado un efecto aerodinámico significativo (y apropiado para el vuelo) hasta tanto no hubieran alcanzado un grado de desarrollo considerable.

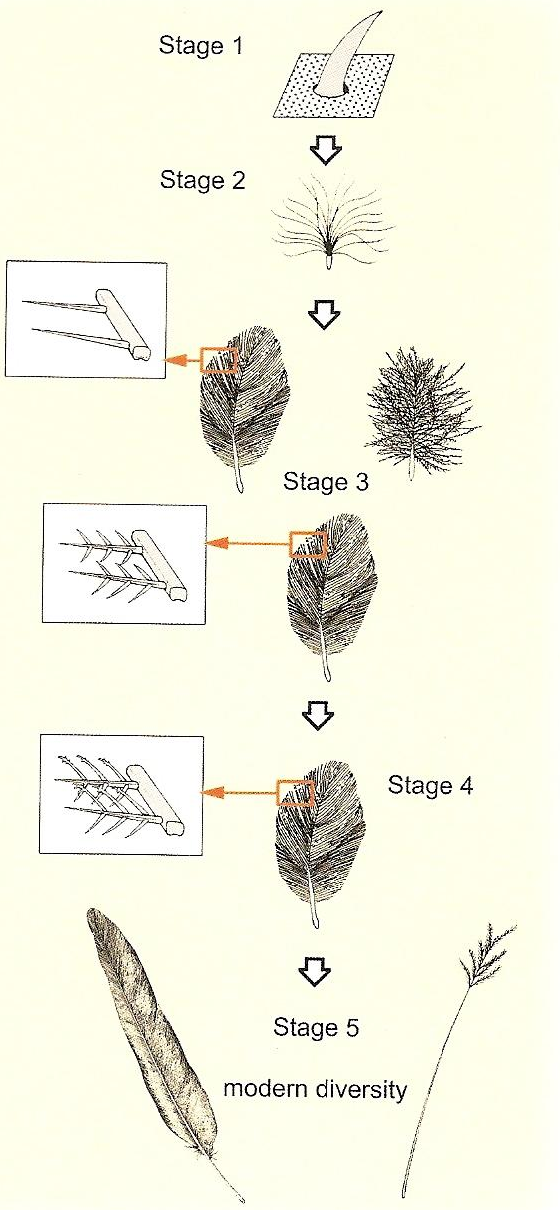


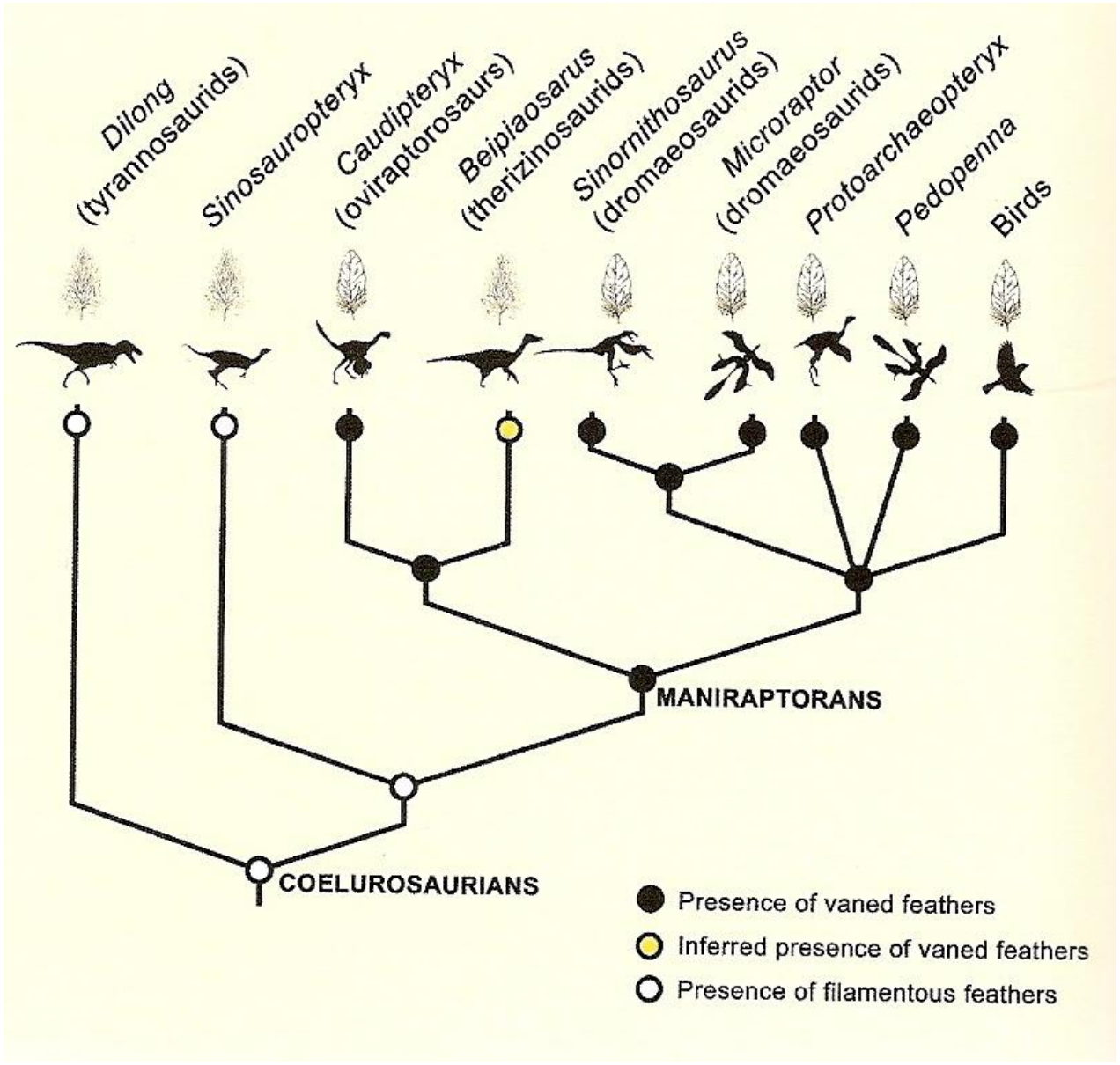
At the beginning of the 19th century, Hungarian paleontologist Franz von Nopcsa speculated that nonavian theropods could have increased their running speed by flapping their protowings. (Image: American Museum of Natural History.)

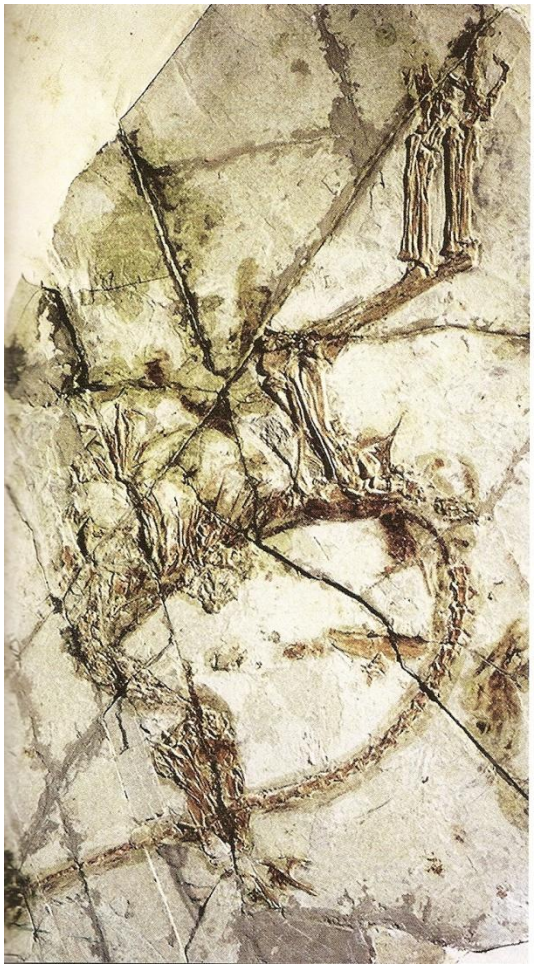


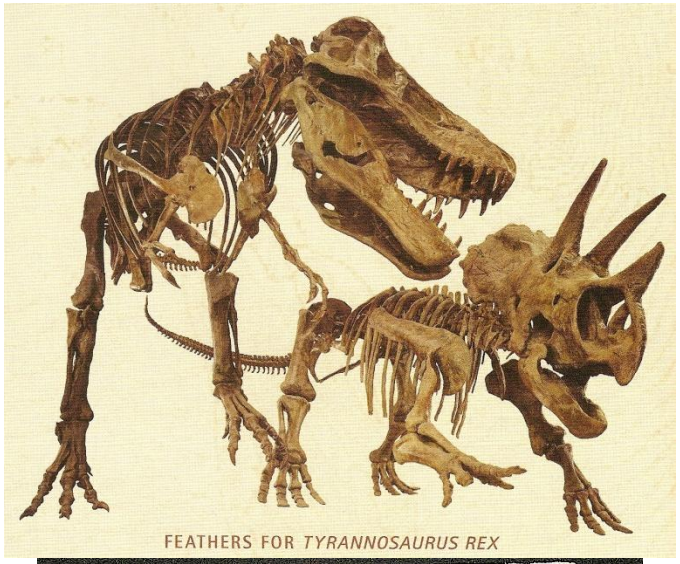


Burgers & Chiappe (1999)


Stage 1
Stage 2
Stage 3
Stage 4
Stage 5
modern diversity


Dilong (tyrannosaurids)
Sinosauropteryx
Caudipteryx (oviraptorosaurs)
Beipiaosarus (therizinosaurids)
Sinornithosaurus (dromaeosaurids)
Microraptor (dromaeosaurids)
Protoarchaeopteryx
Pedopenna
Birds
MANIRAPTORANS
COELUROSAURIANS
Presence of vaned feathers
Inferred presence of vaned feathers
Presence of filamentous feathers

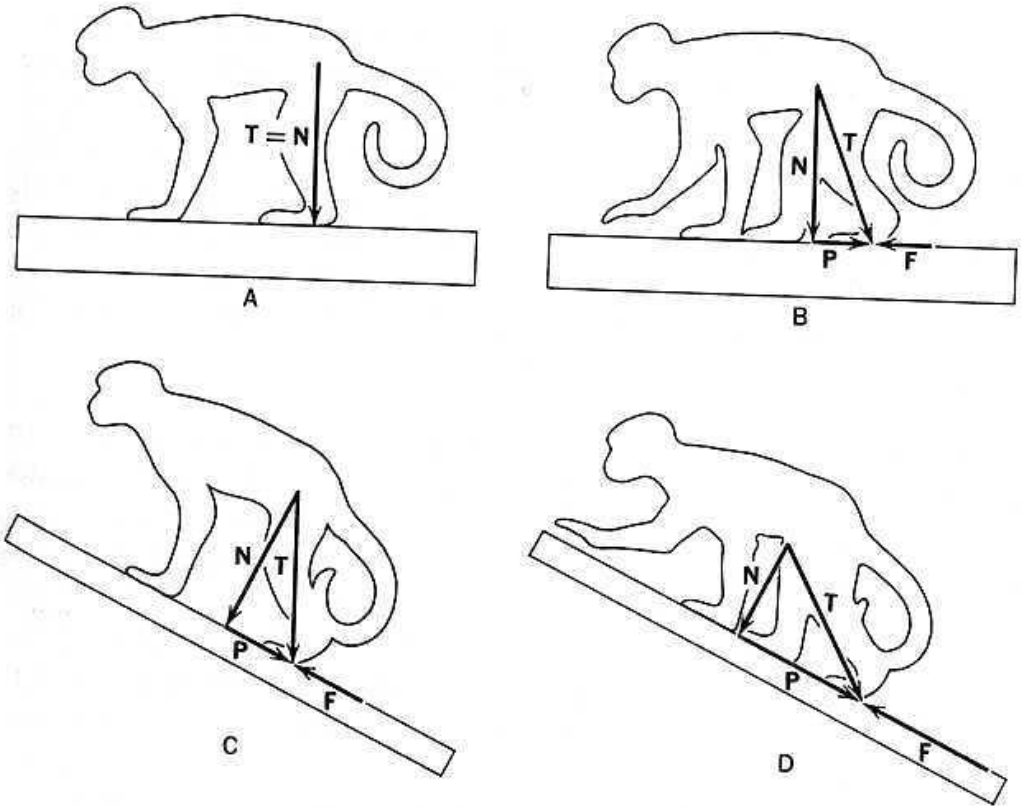




FEATHERS FOR *TYRANNOSAURUS REX*

WAIR: una hipótesis alternativa para el origen del vuelo y la función de las plumas. Para avanzar sobre un plano debo ejercer una fuerza T sobre el sustrato, que puede descomponerse en una fuerza normal (N) y otra paralelo (P) o fuerza de tracción. El sustrato responde con una fuerza equivalente y de sentido contrario sobre el pie (F) o fuerza de fricción, que es en definitiva la que permite el avance.

En un plano inclinado, necesito producir esa fuerza P para mantenerme en equilibrio estático. Para poder trepar P tiene que aumentar.



La fuerza P es proporcional al coeficiente de rozamiento μ de las superficies en contacto (una propiedad de los materiales) y a la fuerza N

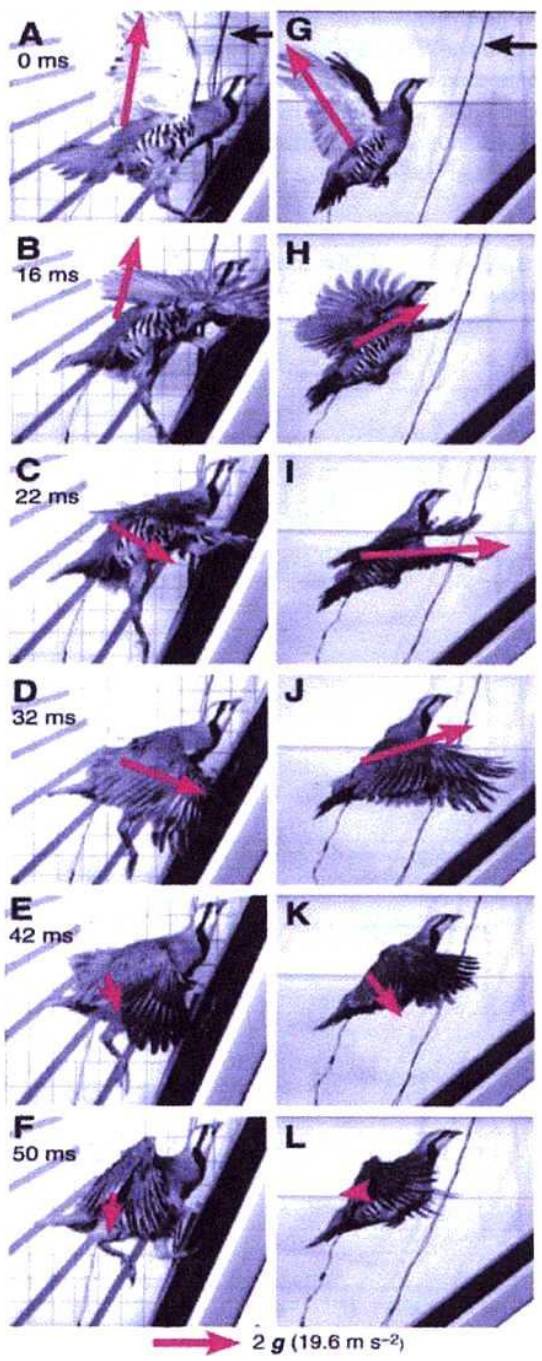
Si el μ o el N es muy chico, el animal puede caer. Por eso hay un cierto ángulo más alla del cual no puedo trepar sin resbalar. ¿Qué puedo hacer para evitarlo?

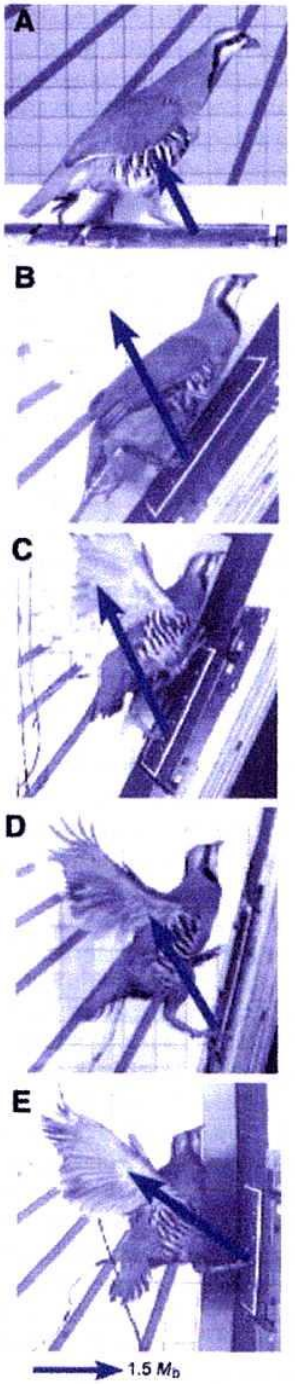
WAIR Dial (2003)

Wing Assisted Inclined Running

Las alas actúan como los alerones de un coche de carrera, aplastando al ave contra el piso, lo que mejora el agarre de las patas al sustrato y que estas puedan hacer fuerza para avanzar por el plano inclinado

La mecánica del ciclo alar es distinta en el WAIR que en el vuelo, como se puede apreciar por las fuerzas resultantes (rojo) en las fotografías





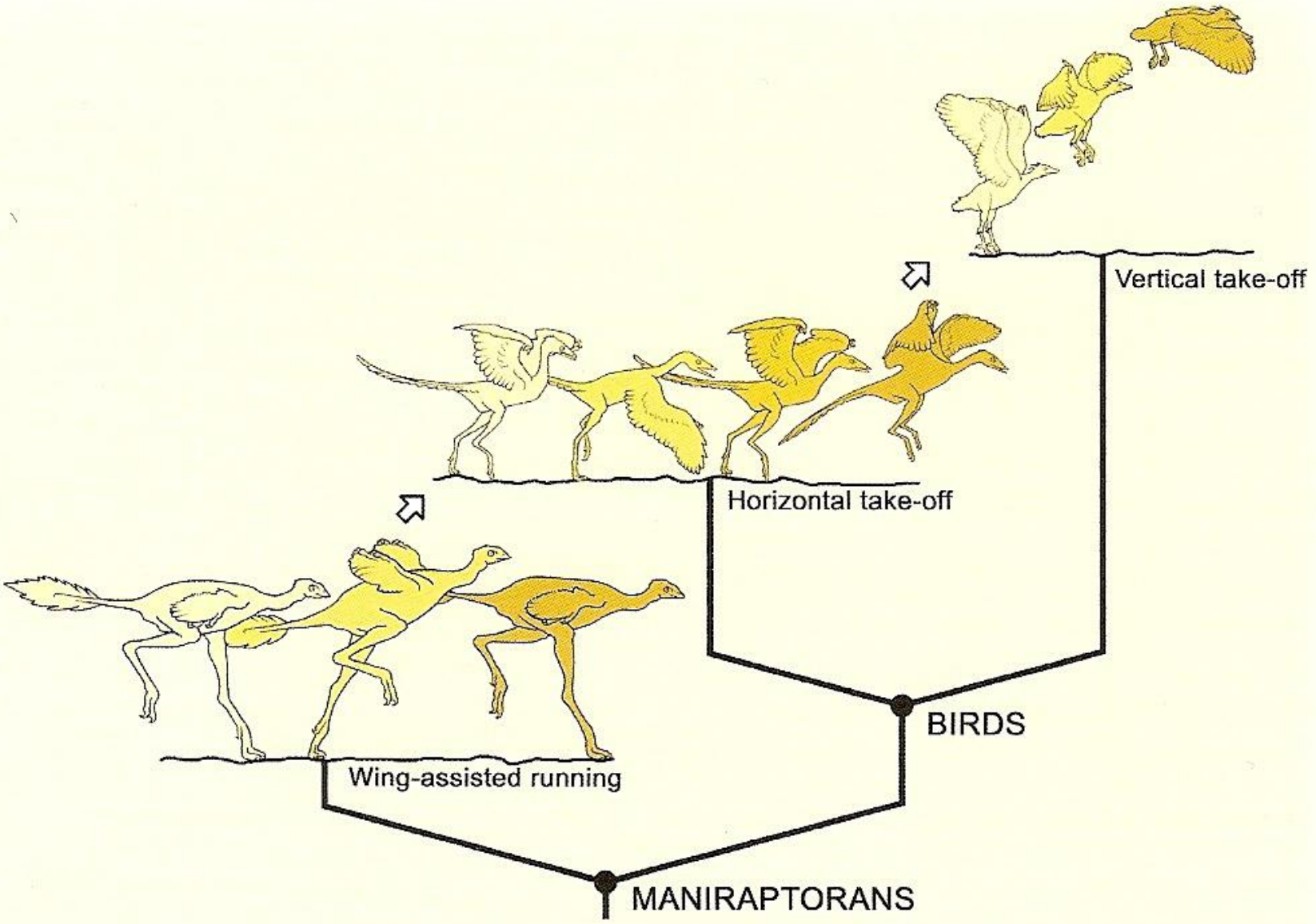
Importancia del WAIR

Es una forma de utilización de las alas que no había sido apreciada anteriormente

Que puede servir para escapar de predadores, sortear obstáculos del terreno en especies poco voladoras o en pichones

También puede servir para llegar hasta perchas de despegue en especies que no pueden despegar desde el piso

Abre una nueva avenida de investigación en el problema del origen del vuelo



Chiappe (2007) de “Glorified dinosaurs”

Mensaje para llevar a casa:

1) El valor de supervivencia de un carácter puede ser distinto en la actualidad del que tenia en el pasado. De ahí la distinción entre adaptación y exaptación.

2) Muchos de los cambios evolutivos oucrren a través de la modificación de las carácterísticas preexistentes para cumplir funciones derivadas (apomórficas).