

ESTUDIOS DE ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA

VOLUMEN XX-I

Editores

Jorge Alfredo Gómez Valdés

Carlos Serrano Sánchez

Juan Manuel Argüelles San Millán



Instituto Nacional
de Antropología
e Historia

 **CONACULTA**



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES ANTROPOLÓGICAS
INSTITUTO NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA
ASOCIACIÓN MEXICANA DE ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA
MÉXICO 2022

LA INFERENCIA CAUSAL PARA EL ESTUDIO DE LA EVOLUCIÓN MORFOLÓGICA¹

Arodi Farrera*

* *Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM*

Cuando trabajamos con fenotipos complejos observamos que algunos rasgos varían de manera conjunta, por ejemplo, el tamaño y forma del cráneo varían en relación con el cerebro la variación del maxilar y de la mandíbula está relacionada. Esta interacción se llega a observar incluso entre rasgos que parecerían poco relacionados, como la morfología facial y el comportamiento. La existencia de estos patrones de covariación se ha explicado tradicionalmente en términos de las relaciones funcionales y de desarrollo que comparten los fenotipos involucrados, sin embargo, es claro que un “patrón” no es equivalente a una “causa” o “proceso”, ya sea porque la asociación observada puede deberse simplemente a una asociación espuria o porque diferentes procesos pueden resultar en un mismo patrón o porque el mismo proceso puede resultar en patrones diferentes. La dificultad que implica discernir entre patrones y procesos es clara cuando estudiamos la evolución morfológica, por ejemplo, en los modelos que se utilizan para conocer la importancia relativa de la selección natural respecto de la deriva genética. Dichos modelos consideran que, dado que se pueden encontrar explicaciones adaptativas para casi cualquier fenómeno biológico, es preferible evaluar primero si los cambios fenotípicos concuerdan con lo esperado con una evolución que

1 El presente artículo es una reseña elaborada por la autora sobre su tesis de doctorado en Antropología Farrera, Arodi (2019), “La inferencia causal para el estudio de la evolución morfológica”, tesis, Doctorado en Antropología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, disponible en: <<https://repositorio.unam.mx/contenidos/34572443e>>.

es resultado de procesos estocásticos. En términos más formales, en estos modelos se acepta a la selección natural como mecanismo explicativo únicamente después de rechazar la hipótesis nula de evolución neutral.

En este sentido, la evolución de la covariación fenotípica también puede ser explicada por selección natural o deriva genética. Sin embargo, la prueba de hipótesis utilizada para este último caso (*i. e.* $\beta = 1$) es la misma que se utilizaría para evaluar un tipo de selección natural conocido como 'selección estabilizadora'. En otras palabras, dos procesos diferentes pueden resultar en el mismo patrón de covariación fenotípica. Separar los procesos biológicos de los patrones estadísticos es fundamental para entender la evolución fenotípica, pero no es sencillo, sobre todo en una disciplina como la antropología biológica en la que los experimentos no son viables en la mayoría de los casos. En esta investigación se abordó esta problemática desde dos perspectivas.

La primera es teórica y busca hacer explícita la variabilidad de procesos que pueden explicar los patrones de evolución fenotípica observados. Concretamente, resalta el papel de la variación críptica, es decir, aquella que no contribuye al rango normal de fenotipos observados en una población, pero que se encuentra latente o disponible y que no es sino hasta que interactúa con la variabilidad ambiental que sus repercusiones pueden observarse. Algunos ejemplos de este tipo de variación son las interacciones que se dan entre el componente genético individual y diferentes *loci* dentro del mismo componente genético (*e. g.* epistasis) o entre dicho componente genético y el componente ambiental, ya sea abiótico (*e. g.* plasticidad fenotípica) o biótico (*e. g.* efectos maternos). En la tesis se enfatiza el hecho de que el fenotipo del individuo no sólo está determinado por su componente genético y ambiental, sino también por el componente ambiental generado por los conoespecíficos.

Lo anterior se observa con facilidad al estudiar los rasgos conocidos como lábiles, que son aquellos que se expresan de manera repetida durante la historia de vida de los organismos y cuya expresión, por lo tanto, potencialmente varía durante la ontogenia. El tamaño de las crías, el tiempo intergenésico o la inversión energética parental sobre la descendencia ejemplifican esta capacidad de un genotipo de producir más de un fenotipo frente a la heterogeneidad ambiental. Usualmente, esta plasticidad individual se describe como una relación lineal entre el fenotipo y la variación ambiental. En la figura 1 se observa el comportamiento como

función de la variación ambiental; si existe variación individual en dicha expresión se dice que existe interacción individuo-ambiente (*individual by environment interaction*, IxE, figura 1a).



Figura 1. a) Variabilidad de rasgos lábiles cuando existe interacción individuo-ambiente. Las líneas negras representan la expresión fenotípica individual mientras que la gris representa la expresión poblacional.

B) Variación individual del comportamiento materno cuando

la inversión energética depende únicamente de ella y

c) cuando depende además de otro agente.

En este contexto, el ambiente social al que se encuentra expuesto el individuo puede ser responsable de tal interacción. Por ejemplo, si analizamos la inversión que una madre realiza a su descendencia durante la etapa prenatal como función del acceso a recursos alimenticios, podríamos encontrar que el esfuerzo de forrajeo de la madre puede variar más cuando existe inversión paterna (figura 1c) que cuando el aprovisionamiento depende sólo de ella y sus condiciones ambientales (figura 1b). Especialmente en el ser humano, tomar en cuenta la variabilidad de dicho tipo de ambiente y su influencia es de gran importancia para entender los procesos de evolución fenotípica, no sólo porque es parte del contexto ambiental en el que se desenvuelve sino porque, además, dicho ambiente es una parte fundamental de su herencia ecológica.

La segunda perspectiva es metodológica y propone utilizar diagramas causales (*directed acyclic graph*, DAG) y análisis bayesiano para modelar los

probables procesos explicativos o, de manera general, las causas detrás de cualquier patrón observado. Los DAG están compuestos por nodos (variables) y flechas entre éstos que representan las relaciones causales de cualquier fenómeno. Una red con tres nodos y dos flechas constituye una unión, y con tres tipos de uniones básicos se puede construir cualquier tipo de relación causa-efecto. El primer tipo de unión ($X \rightarrow U \rightarrow Y$) refleja un efecto de causalidad legítimo y se conoce como de cadena o mediación pues U “media” el efecto de X hacia Y. El segundo tipo se conoce como *fork* ($X \leftarrow U \rightarrow Y$) o correlación espuria, donde U es la causa común entre X y Y, por lo tanto, no refleja un efecto causal. Finalmente se encuentra el tipo de unión conocida como *collider* ($X \rightarrow U \leftarrow Y$) o de choque, la cual tampoco refleja ningún tipo de asociación causal.

En los tres tipos de unión puede observarse un patrón estadístico entre X y Y, sin embargo, a través del análisis de causalidad es posible estimar el efecto de una variable sobre otra siempre y cuando el DAG incluya todas las que sean relevantes y refleje las verdaderas relaciones causales entre las mismas. Por ejemplo, imaginemos el escenario en donde la duración y la tasa de desarrollo neural se encuentran altamente conservadas en mamíferos placentarios y en el que los humanos se caracterizan por un periodo de lactancia más corto relativo a otros primates. En dichas circunstancias, el cuidado alomaterno no sólo podría ser el mecanismo que facilite un periodo de lactancia y periodos intergenésicos más cortos, aumentando la probabilidad de supervivencia de los infantes inmaduros, sino que, además, podría generar, durante una etapa ontogenética con una importante plasticidad neuronal, el ambiente ecológico propicio para el desarrollo del comportamiento prosocial distintivo de nuestra especie. En este escenario, dos procesos diferentes podrían resultar en el mismo patrón de covariación entre el comportamiento (*i. e.* prosocial) y la duración de la lactancia (*i. e.* ablactación temprana).

El primer proceso (lactancia β alomaterno \rightarrow comportamiento) consideraría que la presencia de cuidado alomaterno influye en la lactancia, es decir, es posible que las madres acorten el periodo de lactancia (y aumenten la probabilidad de embarazos) sin que esto represente un problema para la supervivencia de la descendencia cuando dichas madres cuentan con la ayuda de, por ejemplo, mujeres que han terminado su ciclo reproductivo. Al mismo tiempo, este proceso tomaría en cuenta que la existencia de cuidado alomaterno implica que la cantidad de interacciones sociales a

las que se enfrenta la cría es mayor y que esto influye en el desarrollo de su comportamiento prosocial.

El segundo proceso (lactancia à alopaterno à comportamiento) consideraría que el efecto de una ablactación temprana sobre el comportamiento se da a través del contexto social del infante. En otras palabras, que el comportamiento prosocial depende de la cantidad de cuidado alopaterno que experimenta el individuo y que dicha cantidad depende, a su vez, del comportamiento materno. Específicamente, este proceso podría considerar que hay una mayor probabilidad de que existan cuidados alopaterales cuando el tiempo de lactancia de un individuo es relativamente menor.

En ambos casos se observaría un patrón de covariación entre la lactancia y el comportamiento, pero únicamente utilizando el DAG y su modelado probabilístico es posible estimar el verdadero efecto causal entre las variables, lo cual es fundamental para entender los procesos de evolución fenotípica.

En resumen, esta investigación utiliza una perspectiva teórica y otra metodológica para responder al porqué de los patrones biológicos observados. Saber no solamente el qué y el cómo sino el porqué es esencial para romper con las interpretaciones evolutivas basadas en patrones estadísticos y comenzar con el estudio de los procesos y las causas de la evolución fenotípica humana.