

¿Es posible explicar en términos cuantitativos y predictivos el proceso de adaptación?

Una guía para principiantes a la Genética de Poblaciones

LUIS E. EGUIARTE FRUNS*

La evolución orgánica está dada por dos procesos fundamentales: la adaptación y la especiación. La especiación es el proceso mediante el cual se originan nuevas entidades evolutivas, nuevas especies, y gracias a él existe la gran diversidad que observamos en el mundo viviente. La adaptación es el mecanismo que habilita a las poblaciones para resolver *problemas* que les presenta el ambiente, esto es: la adaptación hace que una población adquiera características favorecedoras a la sobrevivencia y fertilidad con respecto a un medio dado y tal proceso explica la correlación que encontramos entre los organismos y su medio. La palabra *adaptación* también puede ser aplicada a un carácter o comportamiento dado de un organismo, y en este caso adaptación sería aquella parte de un organismo que resuelve uno de estos *problemas* ambientales.

La genética de poblaciones trata de explicar, en términos cuantitativos y predictivos, el proceso de adaptación. En este trabajo voy a intentar explicar, más verbalmente que cuantitativamente, qué es la genética de poblaciones, qué se propone y para qué sirve.

1) ADAPTACION

En primer término quiero referirme brevemente a la adaptación y a su desarrollo histórico. El concepto de adaptación es obvio y tradicionalmente se consideraba como una muestra de perfección divina, al encontrarse una correlación tan grande entre el ambiente de los organismos y sus características.

No fue hasta el siglo XIX cuando un naturalista, J. B. Lamarck, intentó explicar la adaptación en términos más objetivos. Propuso que la adaptación se debía a que los organismos tenían una tendencia innata a la *perfección*; de esta manera, si el ambiente cambiaba, los organismos, por este principio innato cambiaban con él.

* Departamento de Ecología
Instituto de Biología, UNAM



Sin embargo la teoría fue despreciada por sus contemporáneos al ser muy idealista y no presentar pruebas para apoyarla. Cincuenta años después, cuando Alfred R. Wallace y Charles Darwin propusieron la teoría de evolución orgánica por medio de la selección natural, es cuando tales propuestas se toman en cuenta. Realmente su idea era muy sencilla y surgía de observaciones cotidianas como que los hijos se parecen a los padres, que prevalece una intensa competencia entre los organismos de una especie, y existen características cuya influencia aumenta la eficiencia de los organismos en su *lucha por la existencia*. Su idea era la siguiente: a) hay competencia interespecífica en las poblaciones naturales, b) en esta competencia algunos tienen caracteres que aumentan su sobrevivencia y/o su reproducción, c) en consecuencia éstos dejan más hijos, d) si hay herencia, estos hijos se parecerán a sus padres y de esta manera se da la adaptación, por medio de la selección natural.

Sin embargo, no basta con entender a la selección natural para explicar a la adaptación. Expresar objetivamente el proceso de adaptación requiere de recurrir a la genética. A pesar de que pocos años después de la primera publicación de *El Origen de las Especies* ya existían los trabajos de G. Mendel, hubo que esperar más de 50 años para que los genios sintéticos de R. Fisher, J. B. S. Haldane y S. Wright conjugaran a la genética y la teoría de Darwin en la disciplina que ahora conocemos como genética de poblaciones. Para entender esta síntesis comenzaremos con un breve recordatorio de genética mendeliana.

2) GENÉTICA MENDELIANA

La mayor parte de los organismos son *diploides*; para cada gen de su información genética tienen dos copias: una proveniente de la madre y otra del padre. A veces para un gen dado existen dos versiones, pudiendo ser representadas por A y por a. Cada una de éstas las llamamos *alelos* y al gen en particular *locus*. Ahora supongamos que un macho AA se cruza con una hembra aa:



todos sus hijos serán Aa, o sea con genes distintos y van a ser llamados *heterocigos*; los que tienen los dos genes iguales (como sus padres) van a denominarse *homocigos*.

Si cruzamos un heterocigo con su hermana (heterociga también), el resultado de la cruce va a ser:



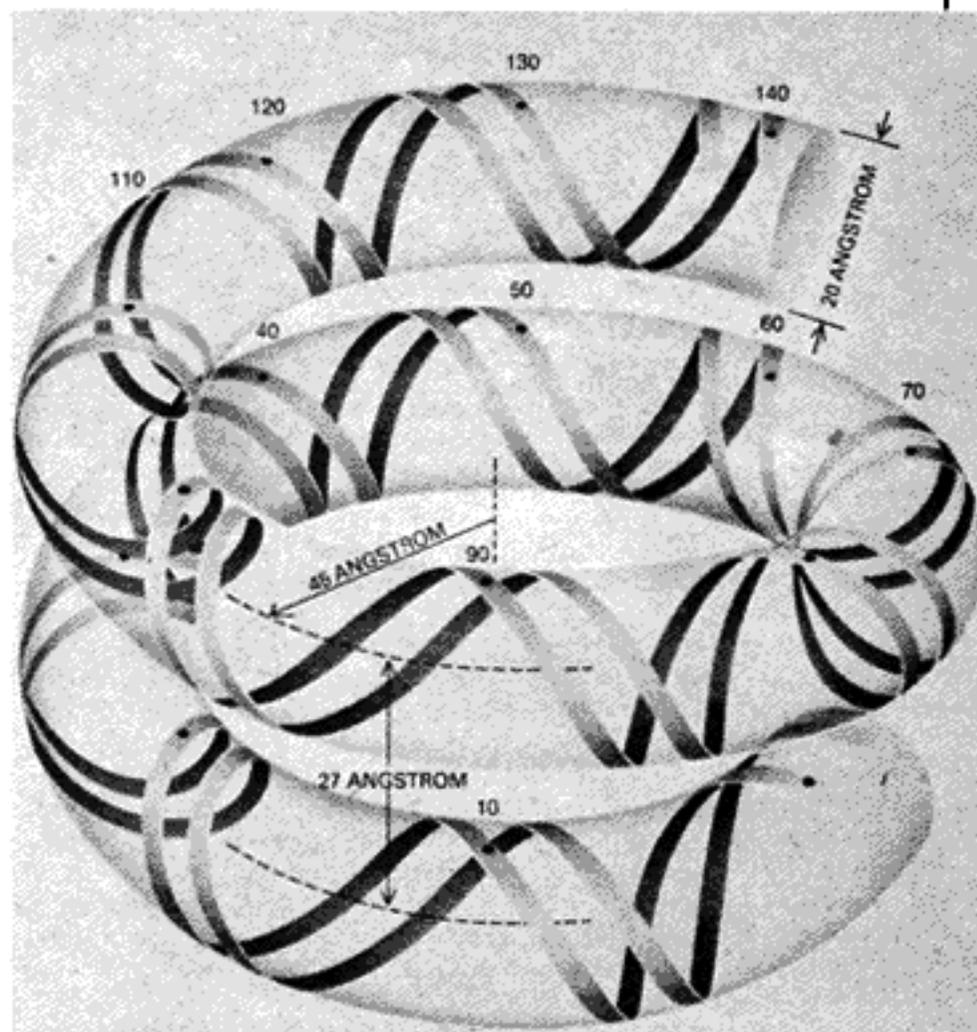
y sus hijos van a ser:

$$1/4 AA, 1/2 Aa \text{ y } 1/4 aa$$

Sin embargo la genética por sí misma no nos sirve para nada (de hecho los primeros genetistas atacaron activamente a la teoría de Darwin). Se necesita pensar en el comportamiento de estos genes no en individuos, sino en poblaciones.

3) LA LEY DE HARDY-WEINBERG

En el resto del trabajo, al referirnos a una población, vamos a utilizar la definición de población *Mendeliana*: es el conjunto de organismos que viven en un lugar dado entre los cuales los apareamientos se llevan a cabo. Supongamos el caso más sencillo



posible. Una población en la que para el *locus* "A" tenemos dos alelos: A y a. En primer lugar vamos a nuestra población y contamos el número de individuos de cada genotipo posibles que encontramos en el *locus* "A". Así tenemos:

NAA (número de individuos con el genotipo homocigo dominante), NAa (número de individuos con el genotipo heterocigo), Naa (número de individuos con el genotipo homocigo recesivo). La suma de los tres es el total de individuos en la población. A partir de estos números fenotípicos podemos calcular las *frecuencias genotípicas*.

$$D = NAA / Nt$$

$$H = NAa / Nt$$

$$R = Naa / Nt$$

Con estas frecuencias podemos calcular la proporción total del gene A (que vamos a llamar *frecuencia alélica* "p") y del gene a (que vamos a llamar *frecuencia alélica* "q") en nuestra población:

La frecuencia del gene A = $p = D + 1/2H$ y la frecuencia del gene a = $q = R + 1/2H$, y $p + q = 1$.

Con estos datos se trabaja en genética de poblaciones, y la base de toda la genética de poblaciones es la *Ley del Equilibrio de Hardy-Weinberg*, cuya definición es: A partir de cualquier frecuencia genotípica inicial (D, H, R), a la siguiente generación se da la siguiente relación:

$$D = p^2$$

$$H = 2pq$$

$$R = q^2$$



y tal relación se mantiene en todas las generaciones siguientes. Para que se cumpla esta ley se deben de cumplir cuatro condiciones:

- a) Que el tamaño de la población sea muy grande.
- b) Que todos los apareamientos se lleven a cabo al azar.
- c) Que todos los alelos sean igualmente competentes para dejar hijos.
- d) Que no lleguen alelos de fuentes externas.

En pocas palabras, si se da el equilibrio de Hardy-Weinberg nada cambia, las frecuencias de los genes permanecen iguales. O sea que si se cumple no hay *evolución*. Los geneticistas de poblaciones han definido evolución como *el cambio en las frecuencias alélicas*. Cualquier fuerza o fenómeno que haga que cambien estas frecuencias alélicas p y q va a estar generando *evolución*. Pero *evolución* NO es lo mismo que *adaptación*. La ley del equilibrio de Hardy-Weinberg no es más que una aburrida y trivial relación matemática. La utilidad de la ley Hardy-Weinberg sólo es encontrar las formas de violarla. El resto del capítulo nos ofrece el observar cómo distintos tipos de transgresión se relacionan con la adaptación.

En términos generales es difícil pensar que las cuatro condiciones de Hardy-Weinberg puedan cumplirse siempre en todas las poblaciones. Basta con que una no se cumpla para que las frecuencias alélicas p y q cambien (y en consecuencia las genotípicas D , H y R también cambien). La violación a la primera condición (tamaño muy grande) se llama *deriva génica* y va a ser más importante entre más pequeña sea la población, cambiando de manera azarosa las frecuencias alélicas (p y q). La vulneración a los apareamientos al azar comúnmente es conocida como *endogamia* o *consanguinidad*, y tiene efectos similares a la deriva génica. Si infringimos el tercer supuesto —que todos los alelos sean igualmente competentes para dejar hijos— tenemos la *selección natural* (¡¡¡sí, la selección natural es algo tan sencillo como eso!!!). El cuarto supuesto —que no lleguen alelos de fuentes *externas*— puede ser violentado por la entrada de nuevos individuos de otras poblaciones (*migración*) y por la formación de nuevos alelos (*mutación*).

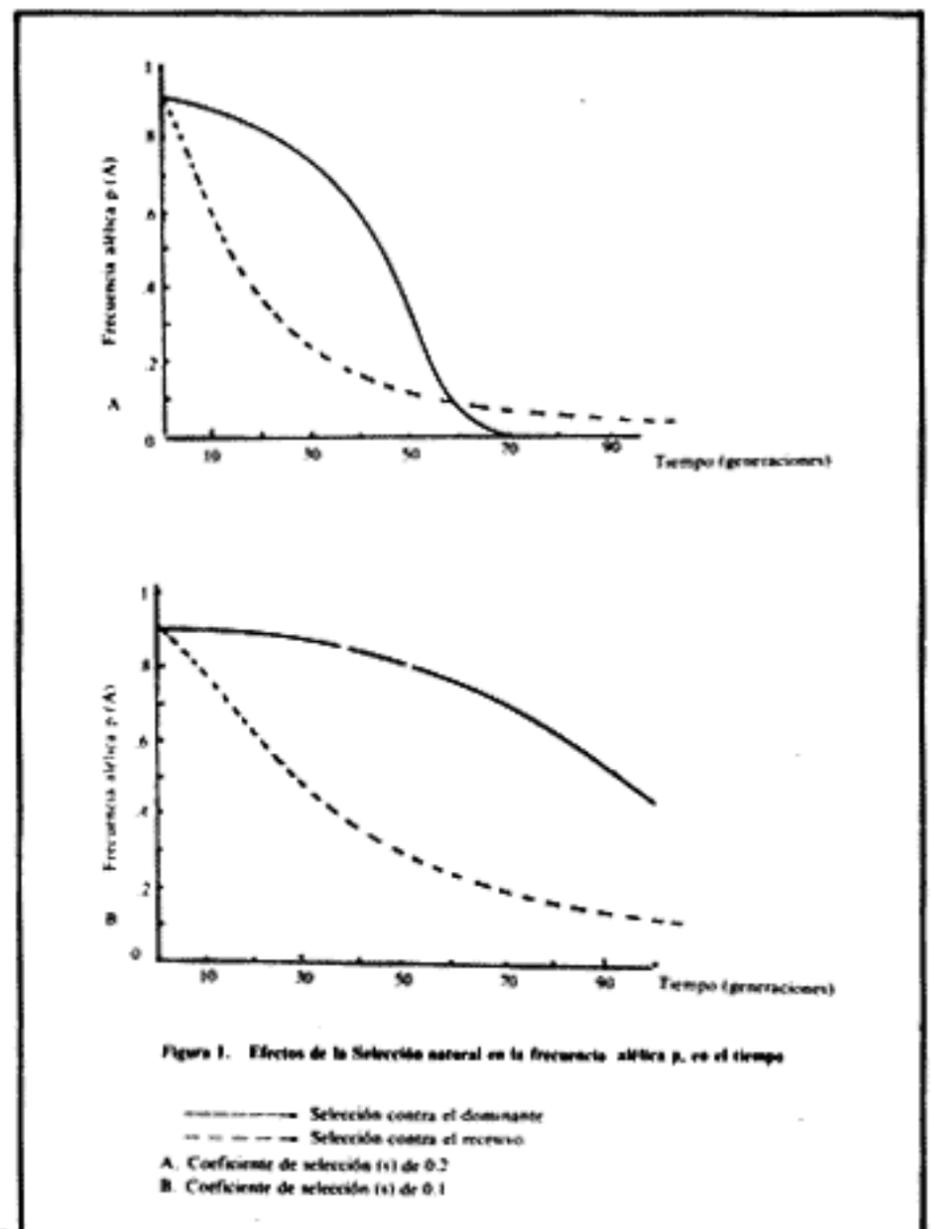
Antes de continuar una nota aclaratoria: la versión de la Ley de Hardy-Weinberg que presenté es la más sencilla posible. Constituye un sistema genético de *un locus con dos alelos* (esto es, un gene con dos versiones solamente: A y a); este sistema genético tiene dos ventajas: a) es el más sencillo (y por lo tanto los modelos son los más claros posibles) y b) en términos generales, las conclusiones generadas por este modelo se mantienen con modelos con mayor índice de complejidad (más alelos por locus, más alelos, etc.), aunque sea posible que varíen en particularidades (pueden ser más lentos).

Entonces vamos a quebrantar a la ley Hardy-Weinberg por pasos: posteriormente veremos diferentes casos en que tal transgresión puede ejercerse de varias maneras simultáneamente.

4) LA SELECCION NATURAL REVISADA

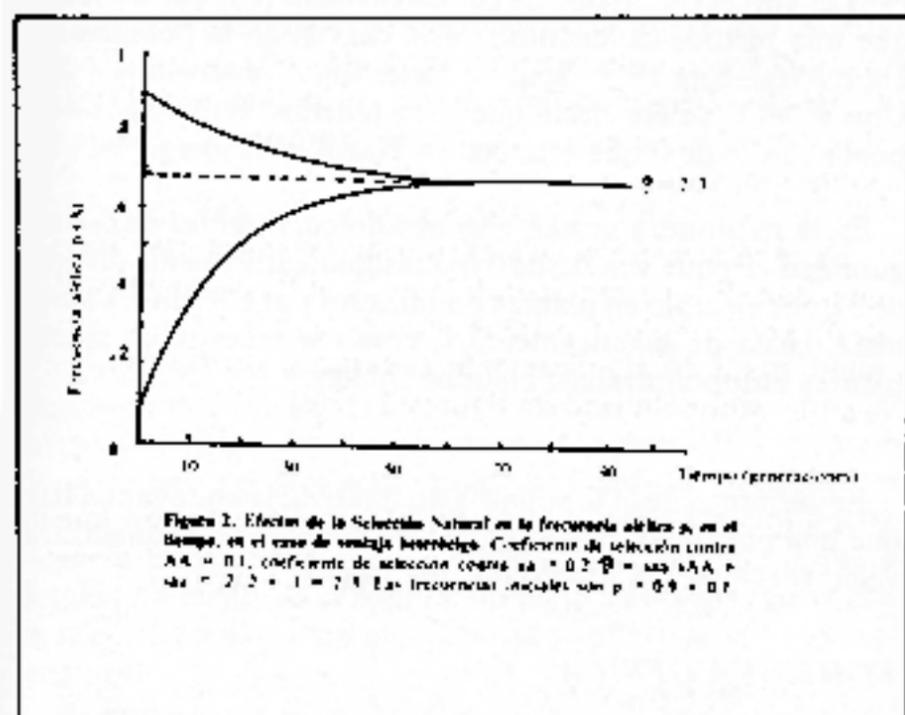
En este momento podemos retomar las ideas darwinianas de Selección Natural y formalizarlas en términos de la genética de poblaciones. El proceso de la Selección Natural puede generarse si los distintos genotipos (AA , Aa o aa , en nuestro modelo) tienen distinto mecanismo de *eficiencia* para dejar vástagos. En otras palabras: la Selección Natural no es más que la supervivencia y reproducción diferencial de organismos diversos. Podemos introducir el concepto de Selección Natural muy fácilmente a nuestro modelo de Hardy-Weinberg: supongamos que tenemos a nuestros organismos con tres fenotipos posibles en frecuencias p^2 , $2pq$ y q^2 . Cada genotipo tiene una sobrevivencia particular (l_{AA} , l_{Aa} y l_{aa}) y cada uno está capacitado para una fecundidad particular (m_{AA} , m_{Aa} y m_{aa}). Si suponemos que los gametos se unen al azar, a la siguiente generación $p(t+1)$ va a ser:

$$p(t+1) = \frac{p^2 l_{AA} + m_{AA} + 1/2 (2pq l_{Aa} m_{Aa})}{p^2 l_{AA} m_{AA} + 2pq l_{Aa} m_{Aa} + q^2 l_{aa} m_{aa}}$$



Si observamos, resulta similar a las mencionadas en el inciso anterior ($p = D + 1/2 H$) sólo que tomando en cuenta las "l" y las "m" y dividiendo entre el gran total, a fin de que la suma de $p + q$ siga igual a uno. Por otra parte, llamemos a la multiplicación de l por m *Adecuación* (w), y a la parte de abajo de nuestra ecuación *Adecuación promedio*. La adecuación es entonces una medida que significa con qué eficacia se está comportando un genotipo dado en nuestra población, y nos acusa cuántos hijos, en promedio, deja un portador de ese genotipo. En cualquier caso de selección, al eliminar los individuos con baja adecuación, la adecuación promedio de toda la población debe aumentar. En su oportunidad regresaremos a esta idea.

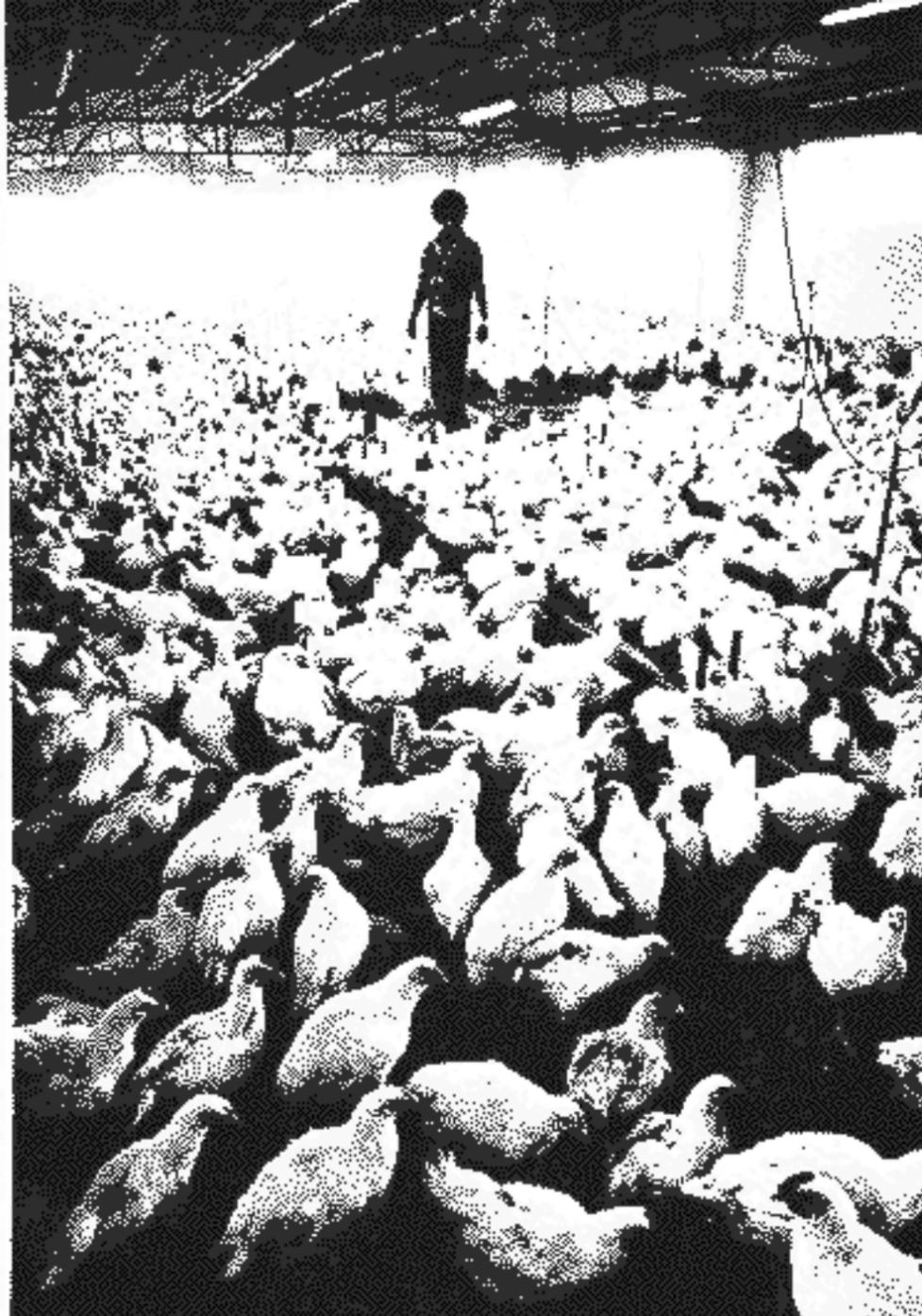
Nuestra ecuación de selección puede emplearse para explorar los efectos de los distintos tipos de herencia y también de las distintas intensidades de la selección. La intensidad de la selección puede medirse con el *coeficiente de selección* que es igual a $s = w - 1$.



Por ejemplo, en casos de selección contra un gene recesivo (ver figura 1); en primer lugar se observa cómo va perdiendo su influencia rápidamente, pero posteriormente no puede ser eliminado totalmente de la población al quedar oculto en los heterocigos. Si la selección actúa contra los dominantes, primero cambian muy lentamente las frecuencias (figura 1), pero en seguida son eliminados con gran rapidez. En caso de ventaja del heterocigoto (figura 2), se llega a un punto de equilibrio \hat{p} definido por $Saa/SAA + Saa$. La velocidad del proceso selectivo va a ser mayor entre mayor sean los coeficientes de selección (s).

Entonces para tener una idea de la importancia de la Selección Natural y de la velocidad del proceso, es indispensable conocer los *coeficientes de selección* (s). En la naturaleza se han encontrado coeficientes de selección desde cercanos a uno (en muchas plantas que se encuentran en minas de metales pesados) hasta muy pequeños (entre más pequeños son más difíciles de detectar, pero hay infinidad de ejemplos). Si el coeficiente es muy grande el proceso evolutivo está claramente guiado por la selección natural, pero si no es tan grande (digamos que s menor de 0.1), su importancia va a depender del valor de las otras fuerzas.

En términos generales, la adaptación es resultado de la Selección Natural. Esta elimina a los menos aptos, por lo que el funcionamiento de la población mejora en el tiempo, dicho funcionamiento está medido por la *adecuación promedio de la*



población (\bar{w}). El proceso adaptativo puede ser entendido por medio de la Topografía Adaptativa, propuesta inicialmente por el biólogo Sewall Wright. La idea es la siguiente: consideremos una descripción en dos planos del genoma de una población (por ejemplo un locus a y un locus b). En el eje vertical podemos graficar la \bar{w} promedio de la población. Entonces se nos genera una Topografía Adaptativa, con picos y valles, como la ilustrada en la figura 3. Los picos adaptativos son los lugares con mayor adecuación promedio. Una topografía dada puede tener varios picos y valles. La selección natural, como ya vimos anteriormente, nos conduce a la mayor adecuación promedio; en otras palabras, nos lleva a un pico de esta topografía. Sin embargo, la selección por sí sola no va a guiarnos hacia el mayor pico adaptativo, sino que nos dirige hacia el pico en cuyo pie nos encontremos inicialmente. ¿Cómo podemos llegar a los picos más altos? Por medio de las otras fuerzas evolutivas que ahora vamos a ver.

5) MUTACION

La mutación es una fuerza muy importante para entender el proceso adaptativo: todas las novedades y toda la variación genética se origina a partir de ella. Es la fuente primaria del material de la evolución.

La mutación tiene un comportamiento similar al de la selección natural, especialmente en el caso de ventaja de heterocigoto, como se ilustra en la figura 4: tenemos dos tasas de mutación (de "A" a "a", que vamos a llamar u y de "a" a "A" que vamos a llamar v); entre las dos obtenemos un punto de equilibrio \hat{p} ($\hat{p} = u/v + v$). La velocidad del proceso depende de la magnitud de las tasas de mutación.

Las tasas de mutación en la naturaleza son muy bajas, del orden de 10^{-2} a 10^{-8} (es decir, para un gen dado tenemos un

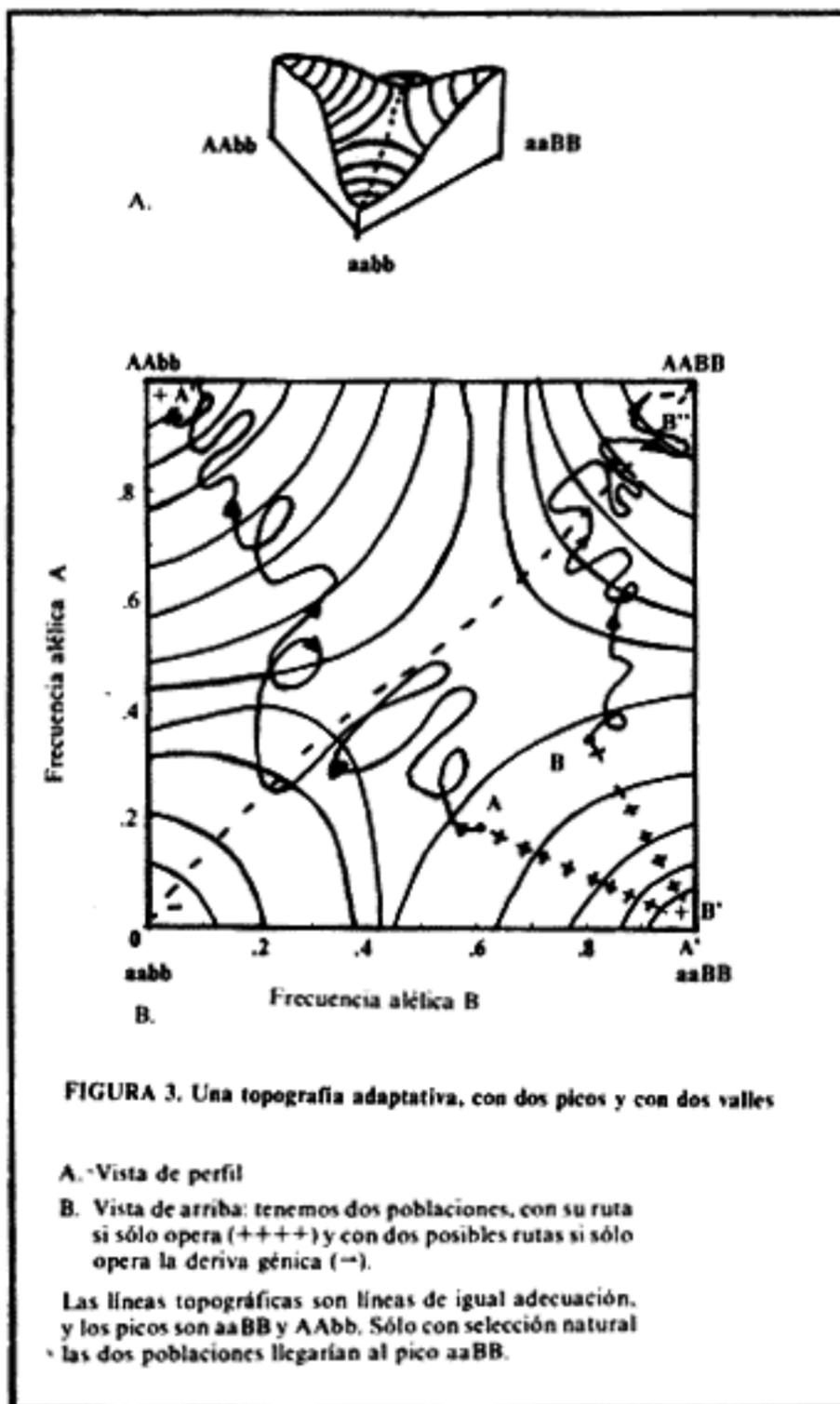


FIGURA 3. Una topografía adaptativa, con dos picos y con dos valles

mutante cada 10^5 a 10^8 gamétos o células), y esto hace a la mutación un mecanismo muy lento, se requieren de miles de generaciones para obtener un pequeño cambio en las frecuencias alélicas (como se ilustra en la figura 4).

En conclusión, la mutación es importante porque genera la variación, pero es poco relevante para cambiar las frecuencias alélicas. En la topografía adaptativa, la mutación nos sacaría un poquito en cada generación del lugar donde nos encontrábamos.

6) MIGRACION

La migración o flujo génico va a depender de dos cosas: a) La tasa de migración (m), definida como la proporción de migrantes, de individuos nuevos, que llegan a nuestra población; y b) La frecuencia génica de los individuos migrantes. La migración va a tener fuertes efectos *homogenizadores* entre distintas poblaciones y si continúa mucho tiempo, eventualmente las dos poblaciones quedan idénticas. La migración tiene dos efectos: por un lado puede aumentar la variabilidad genética existente de una población en un momento dado; variación sobre la cual puede operar la selección natural y conducirnos a la adaptación. Por otro lado puede provocar que intervengan individuos con genes adaptados a otras condiciones y, en consecuencia, que disminuya el índice de funcionamiento en la adaptación promedio de nuestra población. Ello es, que puede "bajar" a nuestra población de su pico adaptativo, o puede hacer que llegue a los pies de otro.

La importancia de la migración en poblaciones naturales es muy difícil de evaluar, pero en términos generales parece ser que es poco significativo el flujo génico que hay entre distintas poblaciones.

7) ENDOGAMIA

Esta violación a la ley Hardy-Weinberg —y a las buenas costumbres— se da, no porque los organismos sean perversos, sino porque muchas veces tienen poderes de dispersión o colonización muy limitados. Los efectos de la consanguinidad son bien conocidos: aumenta el número de homocigos dentro de cada familia y se pueden calcular las probabilidades de que se homociga para un gen dado, aunque no podemos saber exactamente para cuál alelo. Cuanto más consanguíneos sean los apareamientos, más rápidamente se va a perder la heterocigocis (ver figura 5).

Una forma por medio de la cual se posibilita cuantificar la importancia de la consanguinidad y la endogamia en una población es con el *coeficiente de consanguinidad* (F), que no es más que una medida de cuánto se está desviando la población de Hardy-Weinberg ($F = 2pq - \text{Heterocigos observados} / 2pq$). Una $F = 1$ quiere decir que sólo tenemos homocigos en la población, y de 0 que estamos en Hardy-Weinberg.

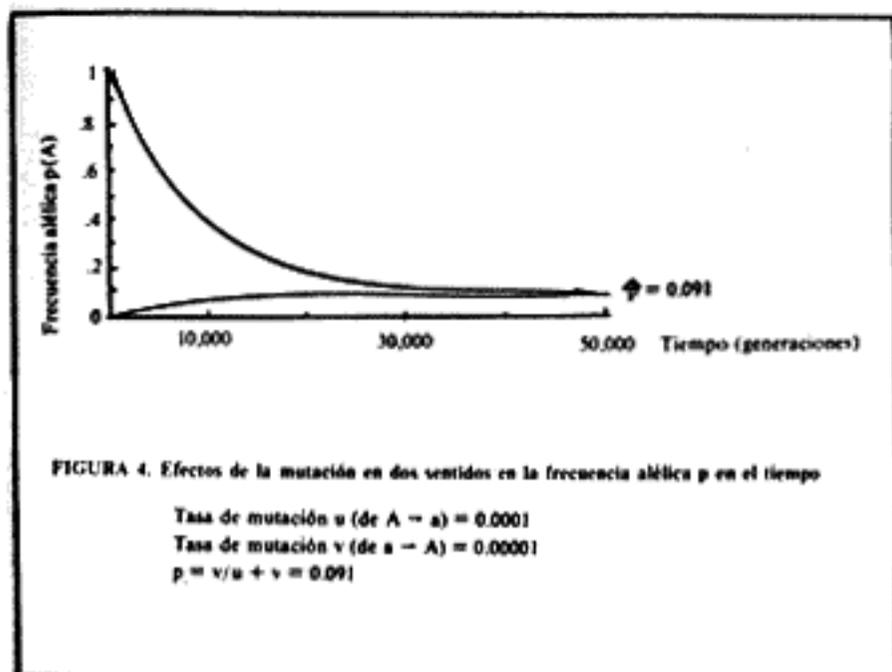
En la naturaleza se han encontrado coeficientes de consanguinidad (F) que van desde 0 (o no significativamente distintos de 0), por ejemplo en plantas polinizadas por el viento, como el maíz, hasta de prácticamente 1, como se muestra en muchas plantas autopolinizadas: algunos frijoles.

En términos de la topografía adaptativa, la endogamia haría que una población saliera de su pico adaptativo y comenzara a vagar (*explorar*) la topografía adaptativa.

8) DERIVA GENICA

Como mencionamos anteriormente, la deriva génica se genera, simple y sencillamente, porque las poblaciones naturales son limitadas. Cuanto más pequeñas, más importante va a ser la deriva. Esto se debe a que al ser minúsculas las poblaciones tenemos lo que se llama *errores de muestreo*: algunos individuos generan mayor número de hijos que otros, sin que la selección natural tenga nada que ver. Entre más chica sea la población, más violentos pueden ser estos errores, y con mayor rapidez cambian las frecuencias alélicas. La deriva entonces tiene dos efectos: a) cambio en las frecuencias alélicas al azar, y b) eventualmente que se fije alguno de los alelos (esto es, que se pierda el gen A o el a).

Para evaluar la posible importancia de la deriva génica tenemos que cuantificar el tamaño de la población. Pero no nos interesa en realidad cuántos individuos tenemos en total en la población, sino cuántos de éstos se reproducen. Esto es lo que se llama en genética de poblaciones el *Tamaño efectivo de la población* (N_e) y ha probado constituir un parámetro extraordinariamente difícil de ser estimado, tanto teóricamente como *in situ*. Sin embargo se han estimado algunos, aplicados a plantas y animales, encontrándose frecuentemente valores ínfimos (menores que 100), pero el rango va desde decenas hasta decenas de miles. Las evidencias, generalizando, *suenan* a que los tamaños de población son comúnmente pequeños (menos de mil), pero es posible que ello se deba a *errores de muestreo* (las poblaciones pequeñas son más fáciles de contar que las grandes) y se necesi-



tan, con urgencia, más estimaciones —con eficacia de precisión— en cuanto a tamaños de poblaciones en el campo. Sin embargo, si los tamaños son comúnmente pequeños, es posible que la deriva génica juegue un papel importante en la evolución y adaptación de los organismos.

9) Y ¿QUE PASA CUANDO VARIAS FUERZAS ACTUAN AL MISMO TIEMPO? O LA TOPOGRAFIA ADAPTATIVA REVISADA

En términos de la topografía adaptativa (figura 3) vimos que lo único que puede hacer la selección natural es llevarnos a un pico adaptativo (¡¡¡al pico a cuyos pies comencemos!!!) y ya que nos condujo hacia el pico adaptativo nos mantiene en él. Si alguna fuerza nos saca del pico adaptativo, la selección nos vuelve a llevar a él, a menos que el cambio sea de tal influjo que nos saque totalmente de la zona de influencia del pico y en este caso la selección natural nos gujará hacia un nuevo pico, a cuyos pies estemos.

En estos términos podemos deducir de la interacción entre la selección natural y las otras fuerzas adaptativas, que:

Con respecto a la mutación, ésta es al azar y generalmente nos va a estar excluyendo de un pico adaptativo; a la siguiente generación la selección natural elimina a los mutantes y nos regresa al pico adaptativo.



La migración sería que están llegando a nuestro pico adaptativo individuos provenientes de otro pico adaptativo; obviamente sus efectos van a depender del número de migrantes, si son pocos sólo nos saca del pico, y la ley de selección nos lleva al pico, mientras que si son muchos nos puede sacar del pico y llevar al pico donde estaba la otra población.

A la deriva génica y la endogamia voy a tratarlas como si fueran una sola. La deriva y la endogamia nos van a mover al azar en esta topografía, y con mayor violencia cuanto más pequeña sea la población. Si la población es muy grande sólo opera la selección natural, y nos mantiene en el pico, pero si el tamaño es muy chico, la población comienza a vagar por toda la topografía adaptativa; eventualmente puede llegar a los pies de un nuevo pico adaptativo y comenzar a subirlo. Al hacerlo, el índice de la adecuación en la población se acrecienta y consecuentemente se incrementa el tamaño de la población. Al multiplicarse el tamaño de la población cada vez es más importante la selección natural, la cual nos lleva al pico manteniéndonos en ese punto.

De esta manera se puede llegar a nuevas adaptaciones a través del juego entre la deriva génica y la selección natural.

La concepción del proceso adaptativo de S. Wright es: tomemos muchas poblaciones mendelianas dentro de una especie, conectadas por un flujo génico no muy importante. Algunas presentan tamaños muy pequeños y vagan en la topografía adaptativa, otras son grandes y se encuentran en algún pico. Al vagar tales poblaciones es probable que alguna llegue a cierto pico adaptativo muy alto; cuando inician su ascenso aumentan de tamaño y entonces comienza a operar exclusivamente la selección natural. En el momento de llegar al pico su tamaño de población es muy grande por estar bien adaptada; y a partir de tal circunstancia comienza a mandar migrantes a las otras subpoblaciones con las que eventualmente se jala a este pico adaptativo de forma que toda la especie va adaptándose y explorando íntegra la topografía adaptativa. Este modelo depende de que los tamaños de población sean a veces pequeños y de que efectivamente existan topografías adaptativas con picos y valles. En el siguiente inciso retomaremos este tema.

Una pregunta relevante es: Si tenemos dos fuerzas operando al mismo tiempo, ¿cuándo es más importante una o la otra y cuándo operan las dos?:

En relación a la selección vs. la deriva, podemos decir que un proceso va a estar dado solamente por la selección si:

$$s > 1/2 Ne \text{ (o } Ne > 1/2 s)$$

y va a estar controlado por la deriva si:

$$s < 1/4 Ne \text{ (o } Ne < s)$$

Entre $s = 1/2 Ne$ y $s = 1/4 Ne$ las dos fuerzas van a ser relevantes.

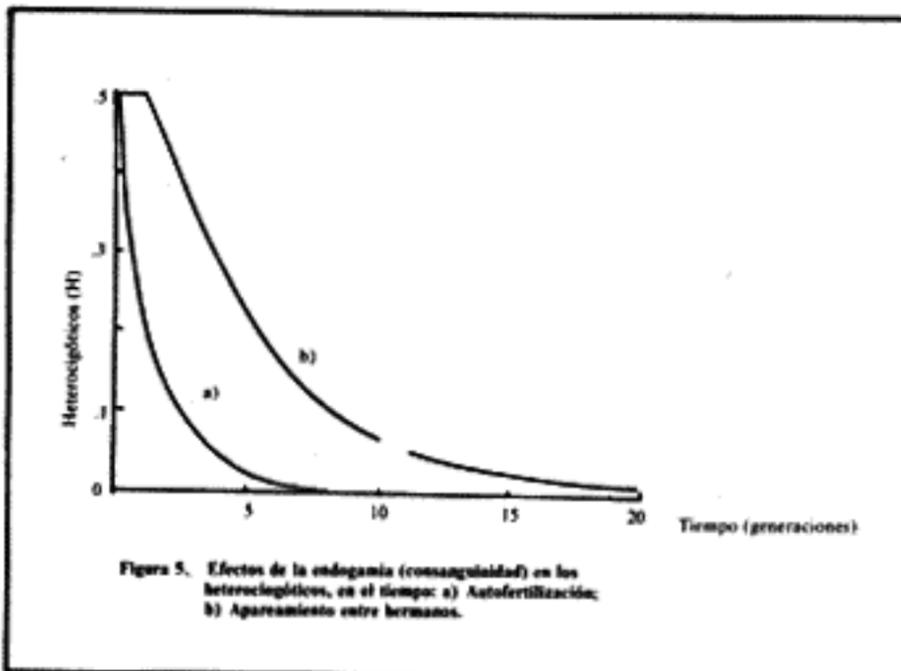
Sustituyendo s y/o Ne por las tasas de mutación o migración, podemos evaluar la importancia relativa de las otras fuerzas.

Entonces, la única manera de *explorar* esta topografía adaptativa es por medio de la deriva génica y la consanguinidad. De esta manera se ve claramente que la adaptación no es resultado exclusivo de la selección natural, es un compromiso entre la selección natural y la deriva génica que nos permite explorar la topografía adaptativa. En algunos casos, las adaptaciones que presentan los organismos no son las óptimas y ni siquiera las

mejores posibles, son un resultado de la variabilidad genética, las presiones de selección y los tamaños y características de las poblaciones.

Un buen ejemplo de esto es el famoso caso de la anemia falciforme. La anemia es un caso de selección en favor del heterocigoto en el hombre: los individuos que presentan un genotipo normal (AA) mueren de malaria, el gene *a* da resistencia a los heterocigotos (Aa), pero los homocigotos (aa) se mueren de anemia (llamada por la forma que adquieren los glóbulos rojos *falciforme*). Este polimorfismo se encuentra en la mayor parte de las poblaciones de negros del sur de Africa; sin embargo hay otro gene (que podemos llamar *a**) que presenta resistencia a la malaria en forma homociga, por lo tanto no se tienen que producir los homocigotos con poca adecuación, pero ésta es muy rara ¿por qué? Porque en forma heterociga da una ligera desventaja y regresando al modelo de la topografía adaptativa se llega al primer pico adaptativo (Aa), sin alcanzar al más alto (*a*a**) ya que para llegar a él se hace necesario bajar a un valle. Sólo en poblaciones muy pequeñas, en las que pueda operar la deriva génica, se encontrará fijado este gene: en estas poblaciones opera el azar y la población explora la topografía hasta llegar al mayor pico adaptativo.

No obstante, la teoría de la topografía adaptativa de Sewall Wright (también conocida como *Shifting balances*, equilibrios cambiantes) no es el único modelo que sobre la adaptación han producido los geneticistas de poblaciones. Algunos otros han considerado que las fuerzas evolutivas tienen distintas importancias relativas, cambiando la dinámica del proceso. En el siguiente inciso revisaremos algunos de estos modelos.



10) OTROS MODELOS DE GENETICA DE POBLACIONES PARA LA ADAPTACION

a) Modelo clásico:

Propuesto por Müller y colaboradores por los años treinta, suponía que las poblaciones naturales prácticamente no tenían variabilidad genética, la selección natural sólo actuaba como fuerza purificadora, manteniendo a las poblaciones libres de mutaciones que (casi siempre) eran nocivas. Eventualmente habría una mutación (muy grande) que daría origen a una nueva forma adaptada (otras especies). La deriva génica no tendría material para actuar, y la Selección jugaba para ellos un papel secundario, siendo una fuerza negativa y no creativa, como luego propondrían los del modelo *balanceado*. Entonces, para ellos, la variabilidad en las poblaciones naturales es baja,

prácticamente no hay deriva ni flujo génico (que está fuertemente penalizado por producir heterocigotos) y la selección ocupa un papel secundario, siendo la fuerza de variabilidad más importante la mutación (ver Tabla 1).

Actualmente este modelo se encuentra completamente desacreditado, debido a evidencias de que las poblaciones naturales son muy ricas en variación genética; sin embargo, algunas ideas de este modelo han sido retomadas por el modelo neutralista (inciso c).

b) Modelo balanceado (o panseleccionista)

Este es el modelo que ha dominado el pensamiento evolucionista (hasta hoy en día). Considera, en contraposición al anterior, que las poblaciones son muy ricas en variabilidad genética y la mayor parte de los individuos van a ser heterocigotos. Se le llama modelo balanceado porque considera que los heterocigotos tienen *vigor híbrido* y al caso de ventaja de heterocigoto en un locus dos alelos (ver sección 4) se le llama *selección balanceadora*. También se le llama Panseleccionista, al considerar que la selección natural es prácticamente la única fuerza evolutiva relevante. Considera a la selección natural como una fuerza creativa que modela y mantiene a la variabilidad, que los tamaños de población son casi infinitos (y por lo tanto la deriva génica no opera) y que el flujo génico es generalmente grande (y si se restringe, se comienza a dar la especiación y por lo tanto su modelo pretende explicar toda la evolución en sus dos facetas: adaptación y especiación).

La gran cantidad de variabilidad genética descubierta a mediados de los sesenta, en un principio pareció apoyar esta hipótesis; sin embargo, si se aplica la teoría resulta que la selección *balanceadora* (ventaja de heterocigoto) tiene un costo muy grande (todos los homocigotos que se forman, tienen una adecuación reducida) y la selección natural no podría estar manteniendo dicha variación.



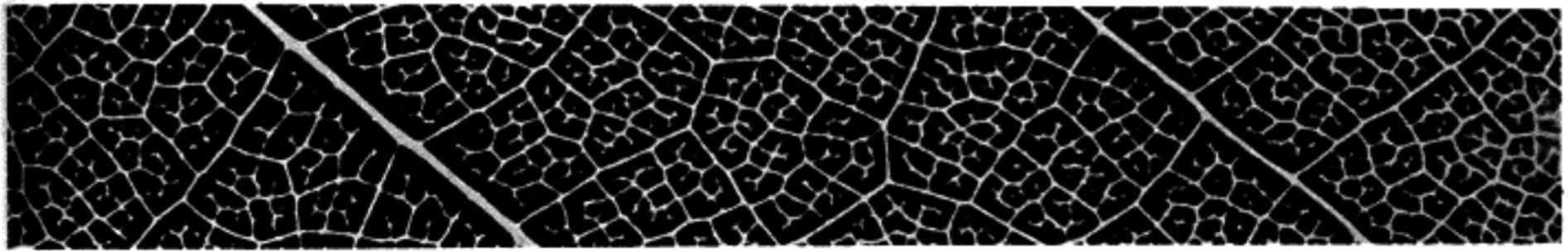


TABLA 1. Resumen de los principales modelos sobre la adaptación

<i>Modelo</i>	<i>Variabilidad</i>	<i>Tamaño efectivo</i>	<i>Flujo génico</i>	<i>Fuerzas más importantes</i>
Clásico	Baja	Grande	poco	Selección normalizadora y mutación
Balancedor	Alta	Grande	Alto	Selección balanceadora y direccional
Topografía adaptativa	Alta	Variable	Moderado	Selección y Deriva Génica
Neutralista	Alta	Grande	Alto	Mutación y deriva génica
Equilibrios pautados	Alta	Inicialmente pequeño	Variable	Selección de especies natural

Por otro lado tenemos la evidencia de que en muchos casos el flujo génico es muy limitado y los tamaños de población pueden ser muy chicos, permitiendo que la deriva génica pueda ser importante.

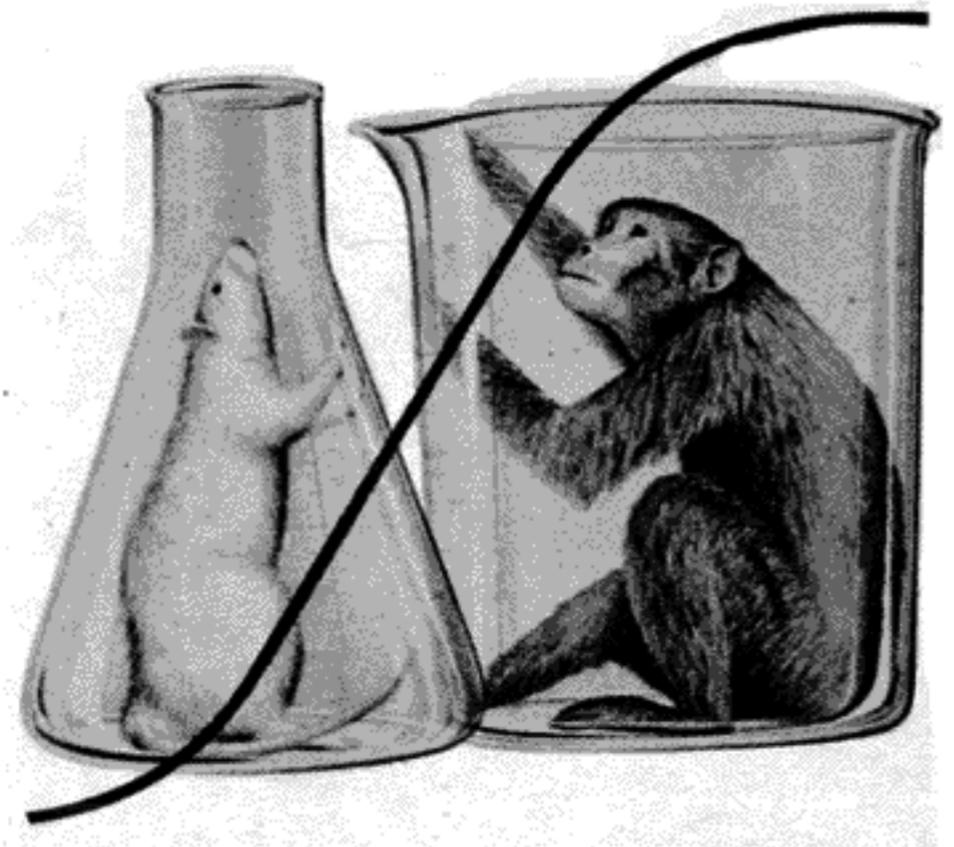
c) Modelo neutralista o neoclásico

Este modelo ha sido defendido principalmente por M. Kimura, alumno de Crow que a su vez fue alumno de Müller. Surge para tratar de explicar la gran variabilidad observada en las poblaciones naturales. Ellos consideran un modelo muy similar al de la topografía adaptativa, sólo que no hay picos y valles, es plana; la mayor parte de los alelos son neutros, tienen la misma (o casi la misma) adecuación; por lo tanto la dinámica de proceso se da solamente en términos de deriva génica y mutación. La selección natural sólo opera, igual que en el modelo clásico, como una fuerza purificadora, eliminando alguna variación dañina.

A nivel molecular, parece que la mayor parte de la variación se comporta aparentemente siguiendo este modelo, pero a nivel fenotípico es relativamente poco relevante.

d) Equilibrios pautados

Propuesta a principios de los setentas por Gould, Eldredge y Stanley, para explicar gran cantidad de patrones evolutivos que observaron en el registro fósil: millones de años sin cambio, y repentinamente cambios rápidos, asociados a la especiación. Consideran que la adaptación se da asociada a estos procesos y sugieren que posiblemente sea consecuencia de algo que llaman *Selección de Especies*: se forman especies al azar y algunas se



extinguen y otras llegan (por azar) a algún *pico adaptativo* y son las que perduran. Entonces el proceso adaptativo se daría por esta formación aleatoria y extinción diferencial de especies.

Sewall Wright siente que los equilibrios puntuados pueden reducirse a la topografía adaptativa, sin embargo, queda la duda de que si la adaptación se da a un nivel *superior* y los

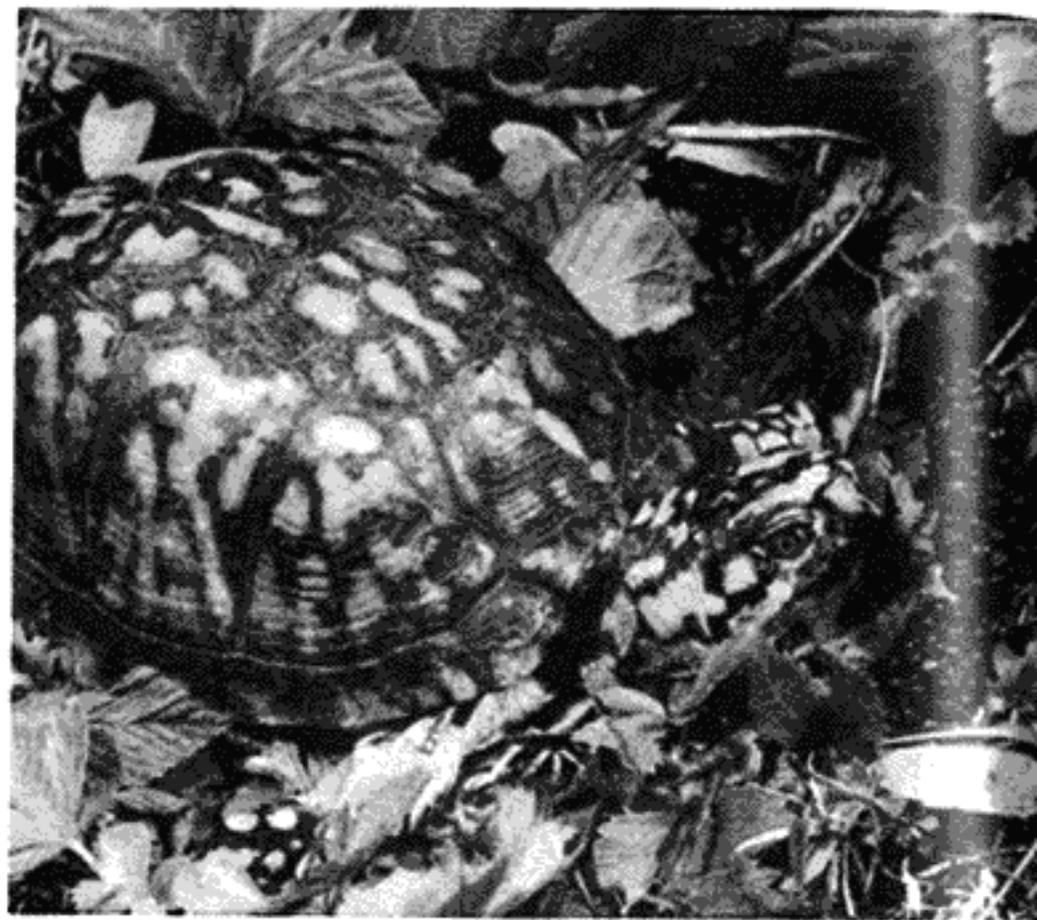
mecanismos descritos en este artículo sólo jugarían un papel secundario de ajuste fino después de que se formó la especie.

La propuesta de los Equilibrios Pautados es interesante, y señala la posibilidad de que la gran correlación entre los organismos y su medio —la adaptación— se deba a un proceso a nivel *mayor* que el de las poblaciones, a nivel de especiación y extinción diferencial, y que lo que tenga que decir la genética de poblaciones al respecto de la adaptación sea secundario y poco relevante, sólo consistiendo en ajustes finos. Creo que una manera de tratar el problema sería formalizar los equilibrios pautados matemáticamente y ver si es reducible o no a la topografía adaptativa.

11) PERSPECTIVAS Y CONCLUSIONES

En los párrafos anteriores hemos visto qué es la genética de poblaciones y qué estudia, y cómo nos ayuda a entender el proceso de la adaptación. La genética de poblaciones es, en realidad, una teoría muy compleja, con relativamente pocos datos. En los últimos años ha tenido un desarrollo inusitado porque se comenzaron a obtener datos bioquímicos de variación en las poblaciones naturales.

Sin embargo hemos visto también que hay controversia sobre cómo se da el proceso adaptativo y la relevancia de las distintas fuerzas. Estos datos sólo se obtienen a partir de estudios cuidadosos y a largo plazo en poblaciones naturales por investigadores con una buena formación tanto ecológica como genética.



Así vemos cómo la teoría de la genética de poblaciones nos ilumina y nos ayuda a entender al proceso adaptativo. Es una teoría muy compleja pero fundamentalmente se basa en modificaciones a la ley de Hardy-Weinberg, (similares a la hecha por nosotros con la Selección Natural) y en modificaciones en sistemas de herencia más complejos. La genética de poblaciones no sólo sirve para explicar la adaptación, sino que nos ayuda a entender todo el proceso evolutivo y es muy útil para entender la ecología de los organismos y también nos sirve en problemas aplicados como mejoramiento de especies, epidemiología de enfermedades hereditarias, producción de nuevas variedades y preservación de variedades y especies en peligro de extinción entre otras muchas aplicaciones. ⊕

PARA SABER MAS

La literatura sobre genética de poblaciones es muy extensa, y en muchos casos muy oscura. Voy a dar sólo algunas citas muy generales en donde se pueden encontrar más referencias.

1. Falconer, D. S. (1970) *Introducción a la genética cuantitativa*. CECSA, México.
Un buen texto de genética cuantitativa, con una amplia introducción sobre genética de poblaciones. Una razonable traducción, que lo hacen tal vez el mejor texto de genética de poblaciones en español.
2. Hartl, D. L. (1980) *Principles of Population Genetics*. Sinauer, Massachusetts.
Un texto no muy avanzado de genética de poblaciones. Incluye una buena discusión sobre la topografía adaptativa.
3. Hedrick, P. W. (1983) *Genetics of Populations Science Books International*. Boston.
Tal vez el mejor texto actualmente sobre genética de poblaciones.
4. Provine, W. B. (1971) *The origins of theoretical population genetics*. University of Chicago Press. Chicago.
La historia de la genética de poblaciones y todos sus chismes. Interesante.
5. Templeton, A. R. (1982) *Adaptation and the integration of evolutionary forces en: Milkman, (Ed.) Perspectives on evolution*. Sinauer, Massachusetts.
Discute ampliamente el ejemplo de la anemia falciforme.