

MANUEL FERIA ORTIZ Y ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA



# Genética

*de*

# poblaciones

*una perspectiva histórica*

Desde principios del siglo xx han aparecido varios trabajos que consideran diferentes aspectos relacionados con la genética de poblaciones. Alrededor de 1930, R. A. Fisher y J. B. S. Haldane desarrollaron modelos para predecir el destino de alelos mutantes sujetos a selección. Estos trabajos, y en particular otro de S. Wright escrito por las mismas fechas, proporcionaron los principales elementos teóricos de la genética de poblaciones. Algunos años más tarde, T. Dobzhansky difundió en términos más sencillos las conclusiones principales de la genética de poblaciones. La labor que realizó, en conjunción con la de otros evolucionistas tales como E. Mayr y G. G. Simpson, ha permitido que los principios teóricos de la genética de poblaciones puedan aplicarse a otras áreas de la biología. Sin embargo, desde un inicio existieron posiciones opuestas dentro de esta disciplina biológica: algunos autores, como Dobzhansky y Dubinin, pensaron que los organismos deberían ser heterocigotos en la mayoría de sus loci (punto de vista equilibrado), mientras

que otros, como Haldane, T. H. Morgan, y H. J. Muller, supusieron que la variabilidad genética era mínima y que la mayoría de los organismos deberían de ser homocigotos en casi todos sus loci (punto de vista clásico). A principio de la década de 1960, la aplicación de la técnica de electroforesis que hace posible el análisis del ADN, reveló que las poblaciones naturales comúnmente exhiben una alta variabilidad genética, lo cual comprobó el punto de vista equilibrado. No obstante, las diferencias siguieron existiendo, pero ahora respecto al significado de la variabilidad genética. Para algunos, la mayor parte de ésta debería de ser adaptativamente neutra, y por lo tanto la deriva génica sería la fuerza evolutiva principal en el nivel molecular (punto de vista neutralista). Para otros, los diferentes alelos serían desde el punto de vista adaptativo más o menos adecuados y por lo tanto la selección natural positiva sería importante tanto en el nivel morfológico como en el molecular (punto de vista selectivo).

Los primeros trabajos que prepararon el camino para que posteriormente pudiera establecerse la genética de poblaciones aparecieron a finales del siglo XIX. En este tiempo se desarrolló un enfoque estadístico para el estudio de la herencia, mismo que fue comenzado y dirigido inicialmente por un primo de Charles Darwin, Sir Francis Galton. Más tarde fue dirigido por un discípulo de éste último, K. Pearson, auxiliado por R. F. Weldon. Estos "biometristas", como ellos mismos se nombraban, estaban interesados en caracteres tales como el peso, la estatura y la inteligencia, los cuales varían de modo continuo de un individuo a otro. Sus métodos de análisis les permitieron percibir fácilmente que estas características por lo común se distribuyen de manera gaussiana y que tal distribución sólo cambia ligeramente de una generación a la siguiente. En consecuencia, al igual que Darwin, concibieron la evolución como el cambio minúsculo y constante que experimenta la población como un todo. Así, a finales del siglo XIX y principios del XX, los biometristas estuvieron entre los pocos naturalistas que apoyaron el esquema darwiniano de la evolución por selección natural.

Cuando se descubrió el escrito de Mendel en 1900, los biometristas se dieron cuenta de que la herencia de los rasgos que estudiaban no seguía las leyes establecidas por este autor. Asimismo se opusieron a las ideas de genetistas mendelianos como William Bateson, Hugo de Vries y Archival E. Garrod, quienes no sólo defendían la generalidad de los principios de Mendel sino que resaltaban la importancia de las macromutaciones en el cambio evolutivo de los organismos. De este modo comenzó una serie de discusiones entre mendelistas y biometristas que persistió durante casi tres décadas.

A principios del siglo XX la mayor parte de la investigación se centró en problemas de genética mendeliana. Por el contrario, el estudio de la evolución cayó en decadencia.

De manera paralela a los trabajos anteriores se desarrollaron otros conceptos que posteriormente serían fundamentales para el establecimiento de la genética de poblaciones. En 1902 Yule señaló que si en una población los individuos se aparean de manera aleatoria, las frecuencias genotípicas iniciales se mantienen en la población descendiente. Un año más tarde, el genetista americano W. E. Castle hizo referencia a las circunstancias bajo las cuales las frecuencias genotípicas de una población se mantendría constantes de una generación a otra, y cinco años después, de manera independiente, el matemático inglés G. H. Hardy y el médico alemán W. Weinberg,

establecieron formalmente las condiciones bajo las cuales la composición genética de una población permanecería constante generación tras generación.

En un artículo teórico titulado "On the Correlation Between Relatives on the Suppositions of Mendelian Inheritance", elaborado en 1918, el estadista inglés Ronald Aylmer Fisher demostró que los resultados obtenidos por los biometristas eran compatibles con los principios mendelianos. Su trabajo fue particularmente importante en la integración de ambas perspectivas, lo cual permitió eliminar las diferencias entre ellas.

También desde principios del siglo pasado, algunos trabajos contribuyeron al conocimiento de otros aspectos de la genética de poblaciones. Por ejemplo, W. E. Castle realizó experimentos para conocer los efectos de la endogamia en la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*. También con el fin de comprender los efectos de la endogamia, Sewall Wright realizó experimentos con conejillos de indias y posteriormente, en 1922, definió algunos conceptos importantes tales como el coeficiente de endogamia, lo cual hizo posible generalizar la regla de Hardy-Weinberg a situaciones distintas a la del apareamiento aleatorio. En 1918 Sumer abordó otro aspecto al analizar las diferencias genéticas que existen entre las subespecies de *Peromyscus maniculatus*.

#### La genética de poblaciones

La integración de las escuelas biometrista y mendeliana y la valoración del efecto de la endogamia en las poblaciones constituyeron un paso fundamental en el desarrollo del enfoque matemático de la genética de poblaciones. El siguiente paso consistió en analizar el efecto de las diferentes fuerzas evolutivas, en particular la selección natural, en la constitución genética de las poblaciones. Este paso se llevó a cabo en gran parte gracias a los trabajos de R. A. Fisher, J. B. S. Haldane y S. Wright.

Fisher analizó el efecto de la selección natural en poblaciones grandes. Construyó un modelo para calcular la velocidad con la que un gen ventajoso aumenta su frecuencia en una población generación tras generación. Para Fisher, la selección es un proceso determinístico que actuaba de manera lenta pero segura, aumentando la frecuencia de genes favorables. De este modo, aquellos genes que resulten ventajosos se irán integrando al genoma, lo que conduciría a incrementar cada vez más la adecuación de los organismos. Fisher también analizó el caso



de un sistema en el cual el heterocigoto tiene una ventaja adaptativa en comparación con los homocigotos y encontró que bajo esta situación los alelos involucrados permanecen en la población. Sus ideas quedaron plasmadas en un trabajo ahora clásico intitulado *Genetical Theory of Natural Selection*, publicado en 1930.

En 1932 Haldane publicó *The Causes of Evolution*, en el cual, al igual que Fisher, construyó un modelo matemático para analizar el destino de genes individuales sujetos a la selección natural. Haldane enfatizó la rapidez con la cual puede actuar la selección natural, tomando como

ejemplo el cambio de coloración de la polilla *Biston betularia* en los bosques contaminados de Gran Bretaña. Estimó que a mediados del siglo XIX, cuando las emanaciones de las industrias aún no contaminaban los bosques y los árboles estaban tapizados de líquenes blancos, la forma oscura de la polilla debería haber tenido una frecuencia extremadamente baja, mantenida por el balance entre su aparición por mutación y su eliminación por selección natural. No obstante, a partir de entonces los desechos industriales tendieron a oscurecer los troncos de los árboles y provocaron que las polillas oscuras se detectaran



menos fácilmente que las claras cuando se posaban sobre este sustrato. En consecuencia, la frecuencia de la variante oscura comenzó a aumentar de tal modo que para 1900 casi había reemplazado a la variante clara, otrora predominante en las áreas boscosas de Inglaterra.

Si bien las contribuciones de Fisher y Haldane fueron muy importantes para el desarrollo de la genética de poblaciones, sus modelos sólo tomaban en cuenta el caso de poblaciones muy grandes con apareamiento aleatorio. En consecuencia, el cambio evolutivo se percibió como un cambio unidireccional, sin ramificaciones, y no dio oportunidad de que se establecieran asociaciones con otros fenómenos evolutivos importantes tales como la especiación.

En 1932 Wright adoptó un enfoque diferente. En lugar de concebir una población grande, consideró que una especie está integrada por una serie de poblaciones locales pequeñas (demes) en donde la endogamia, a pesar de ser limitada, es capaz de crear nuevos sistemas de interacción genética. Dentro de este contexto, los sistemas que resultarían ventajosos a los organismos serían favorecidos por la selección natural. Wright ideó un panorama genético, su paisaje adaptativo, compuesto por cimas de adecuación con diferentes alturas separadas por valles, áreas de baja adaptación, de profundidad también variable. En su modelo, los cambios aleatorios en la constitución genética de las poblaciones locales, o deriva génica, podrían provocar que una población local "descendiera" de una cima y se ubicara en la base de otra cima. En esta nueva situación, la selección natural conduciría a la población hacia un nuevo pico local, el cual podría ser más alto. De esta manera, bajo los efectos conjuntos de la selección, la deriva génica y la endogamia, una población podría cambiar de una cima adaptativa a otra.

Con las contribuciones de Fisher, Haldane y, en particular, la de Wright, la genética de poblaciones adquirió todos sus elementos básicos. No obstante, quedó planteada en términos eminentemente teóricos y, dada la complejidad de los modelos matemáticos involucrados, muy pocos biólogos apreciaron el alcance de la teoría. Además, los escritos de los fundadores de la genética de poblaciones prácticamente fueron desconocidos por aquellos naturalistas de campo que también estuvieron interesados en problemas evolutivos pero que abordaron el tema desde una perspectiva diferente. En consecuencia, la extensión y aplicación de la genética de poblaciones hacia otros campos de la biología tuvo que esperar un tiempo más.

## El impacto de la genética de poblaciones

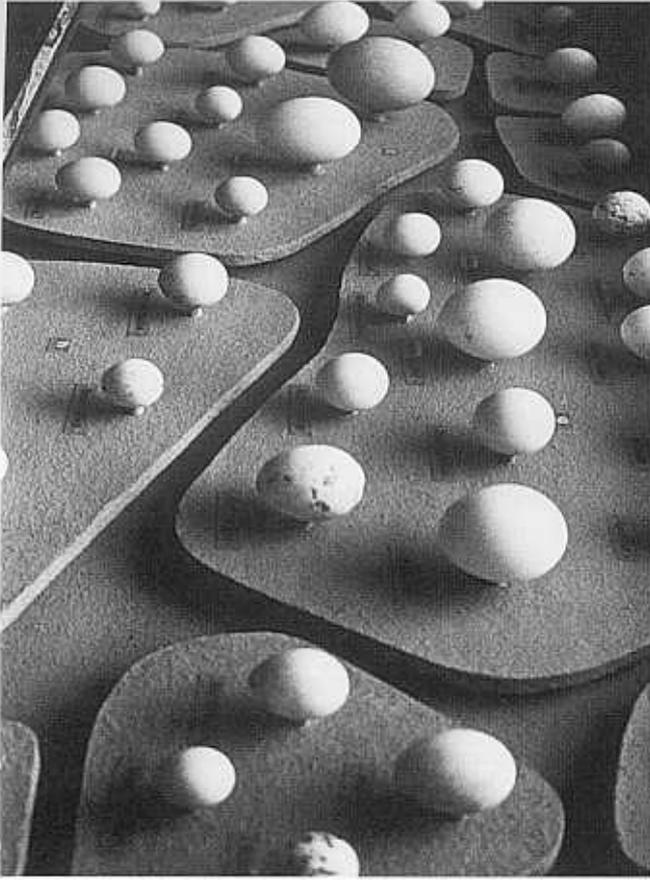
El evolucionista ruso Theodosius Dobzhansky revisó los trabajos teóricos de los genetistas de poblaciones, en particular los de S. Wright, y los planteó en términos más sencillos. Además, desde que llegó a Estados Unidos, en 1927, comenzó a trabajar extensivamente con poblaciones silvestres y cultivadas de moscas del género *Drosophila*. Los datos que obtuvo le permitieron, entre otras cosas, contrastar los modelos teóricos de la genética de poblaciones con la situación real encontrada en la naturaleza. De este modo, la labor de Dobzhansky creó un puente entre los planteamientos teóricos de los primeros genetistas y los resultados obtenidos por los biólogos de campo.

La obra principal de Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, se publicó por primera vez en 1937. La importancia que dio Dobzhansky a la genética de poblaciones se refleja en su afirmación siguiente: "dado que la evolución es un cambio en la composición genética de las poblaciones, los mecanismos de la evolución son asunto de la genética de poblaciones".

El trabajo del biólogo ruso Sergei Chetverikov también jugó un papel fundamental en promover que la genética de poblaciones pudiera aplicarse en otros campos de la biología evolutiva. Chetverikov, al igual que Dobzhansky, trabajó con *Drosophila*. Mediante cruces entre poblaciones silvestres demostró la existencia de una gran variabilidad genética al interior de las poblaciones, la cual normalmente no se puede apreciar debido a que están involucrados muchos alelos recesivos. Chetverikov fue darwinista e influyó de manera notable en el pensamiento de Dobzhansky.

Si bien autores como Fisher, Haldane, Wright y Dobzhansky ya habían abordado el tema en torno a la formación de nuevas especies, fue el ornitólogo Ernst Mayr, quién a través de su trabajo clásico *Systematics and the Origin of Species*, publicado en 1942, demostró más formalmente que este proceso podía explicarse con base en los principios teóricos de la genética de poblaciones. De acuerdo con este autor, los cambios que normalmente ocurren en la estructura genética de poblaciones geográficamente aisladas, dado el tiempo suficiente, pueden conducir a la formación de nuevas especies.

De este modo, gracias a los trabajos clásicos de autores como Dobzhansky, Mayr y Simpson, los principios teóricos de la genética de poblaciones pudieron aplicarse en otras áreas de la biología, lo que originó, en términos de



T. H. Huxley, "la síntesis moderna de la teoría evolutiva". Desde entonces, la genética de poblaciones quedó constituida como la base teórica fundamental de la biología evolutiva.

#### La estructura genética de las poblaciones

Por el tiempo en el que se integrara la síntesis hubo un aspecto que suscitó posiciones encontradas dentro de la genética de poblaciones. Éste consistió en tratar de establecer cuál debería de ser la naturaleza de la variabilidad genética en las poblaciones naturales, así como de los mecanismos responsables de mantener una estructura genética particular. Desde principios de la década de 1930, Haldane y T. H. Morgan, y después H. J. Muller, contribuyeron al desarrollo del denominado punto de vista clásico, el cual concebía a las poblaciones como líneas genéticas prácticamente puras. Partían de la suposición de que cada individuo debe ser homocigoto para un alelo silvestre o "normal" en la gran mayoría de sus loci. El estado heterocigoto existente en algunos pocos loci se de-

be a mutaciones, las cuales casi siempre son deletéreas y por lo tanto tarde o temprano son eliminadas por la selección natural. El número de generaciones necesarias para eliminar a un gen depende de la medida en que éste disminuye la adecuación del individuo. Dentro del contexto de la visión clásica, el papel de la selección natural consiste principalmente en eliminar o en mantener en frecuencias muy bajas a las mutaciones deletéreas que tienden a disminuir la adaptación de los organismos. En consecuencia, la variabilidad genética está directamente relacionada con la adecuación promedio de las poblaciones.

En 1950 Muller se refirió más explícitamente a la presencia de alelos deletéreos originados por mutación como una "carga de mutaciones". Este concepto, denominado ahora simplemente carga genética, fue formalmente definido por Crow, en 1958, como: "la proporción en la que la aptitud (o cualquier otra característica que se considere) resulta disminuida en comparación con la de un genotipo óptimo". Enfatizó que la carga genética puede originarse no sólo a través de la mutación, sino también a través de otros procesos como la segregación de homocigotos en un sistema en el que los heterocigotos tienen una mayor adecuación.

En oposición al punto de vista clásico, algunos autores, como Chetverikov y N. P. Dubinin, ya habían reparado en la existencia de muchos alelos deletéreos recesivos protegidos de la selección en individuos heterocigotos. No obstante, fue Dobzhansky el que a través de experimentos de cruce demostró más claramente la existencia de una gran cantidad de variación genética en poblaciones naturales de *Drosophila*. En contraposición con el modelo clásico, Dobzhansky propuso que la condición típica de un individuo particular es que sea heterocigoto en la gran mayoría de sus loci. Desde su punto de vista, la selección natural equilibradora es el principal mecanismo que mantiene los polimorfismos. Esta visión constituyó el modelo equilibrado de la estructura genética de las poblaciones, en el cual se reconoce la diversidad genética como un fenómeno fundamental en la naturaleza.

En 1966 Lewontin y Hubby utilizaron la técnica de electroforesis en gel para cuantificar la variabilidad genética en varias poblaciones de *Drosophila pseudobscura* y para mediados de la década de 1970 ya se había estudiado con esta técnica la composición genética de muchas especies de vertebrados e invertebrados. De este modo quedó demostrado que las poblaciones naturales típica-

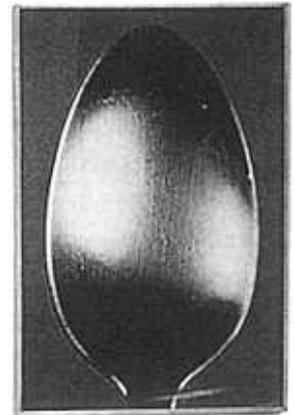
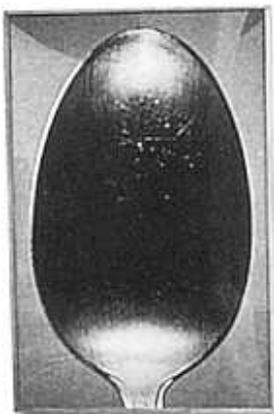
mente poseen una cantidad enorme de variabilidad genética. Indudablemente, estos estudios dieron un apoyo considerable al modelo equilibrado y desacreditaron el punto de vista clásico. A pesar de esto, aún permanecía el problema de esclarecer el significado biológico de la variación. Una respuesta consistió en suponer que las diferentes variantes de algún gen o de una proteína particular poseían diferentes valores de adecuación, y por lo tanto su evolución debería de estar controlada principalmente por una selección natural dirigida.

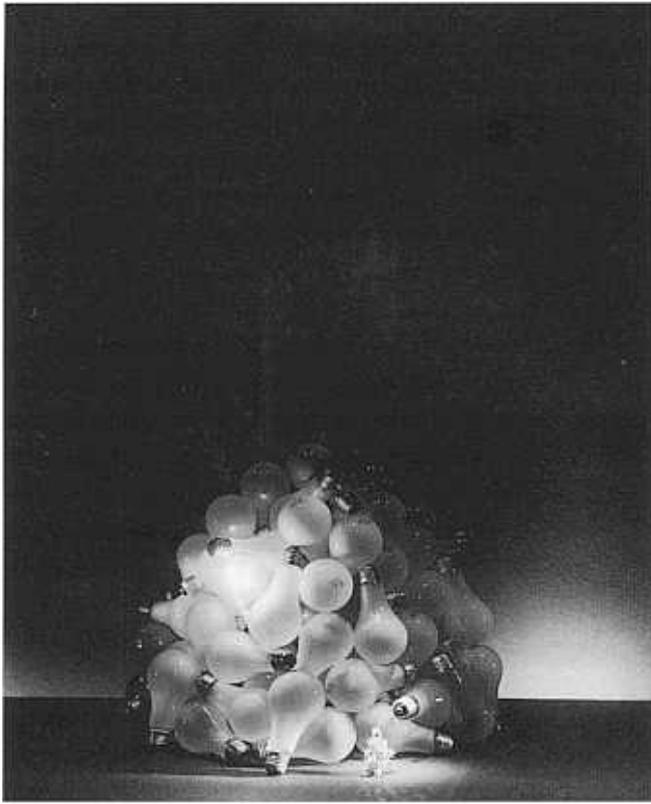
No obstante, el genetista japonés M. Kimura propuso una respuesta diferente: se adhirió a la idea de que la mayoría de los nuevos alelos que aparecen por mutación son perjudiciales, pero consideró que una porción significativa de los mismos deberían de ser selectivamente neutros y que sólo unos cuantos resultarían ser ventajosos. Así, dada la rareza de las mutaciones benéficas y la predominancia de las deletéreas, la función principal de la selección consistiría en eliminar las mutaciones perjudiciales, mientras que el destino de las mutaciones neutras, las cuales explican la variabilidad genética presente en las poblaciones naturales, dependería de la deriva génica.

#### La teoría neutral de la evolución molecular

En 1971 Kimura y Otha propusieron que la variabilidad genética es un fenómeno transitorio en la evolución molecular. Su ocurrencia representa el balance entre los nuevos alelos que ingresan a la población a través de la mutación y la pérdida de los mismos por deriva génica. Argumentaron que la selección equilibradora no puede ser el mecanismo que mantiene el alto grado de polimorfismo observado en las poblaciones naturales, debido a que si esto fuera así, se generarían cargas genéticas absurdamente grandes.

Por otro lado, gracias a los avances de la biología molecular, para principios de la década de 1960 ya se había logrado obtener la secuencia de aminoácidos de las moléculas de la hemoglobina y del citocromo *c* en una variedad de organismos pertenecientes a distintos taxones. De nuevo, Kimura interpretó estos datos a la luz de la genética de poblaciones; con base en la comparación de las secuencias de aminoácidos de ambas proteínas, calculó la tasa de evolución de estas últimas. En seguida, extrapolar sus resultados a todo el genoma y estimó una tasa de evolución de una sustitución génica cada dos o tres años.





Previamente, en 1957, a través de una serie de suposiciones teóricas, Haldane había calculado que la selección natural únicamente podría provocar una tasa de evolución máxima de una sustitución génica cada trescientas generaciones. Una velocidad más alta implicaría un costo de selección, muertes genéticas necesarias para que ocurra la sustitución de un alelo por otro, demasiado alto como para permitir la existencia de cualquier especie. No obstante, la estimación de Kimura era casi cien veces mayor a este valor. Por ello, éste pensó que la selección natural no era el mecanismo que producía esta tasa de evolución. En cambio sugirió que a nivel molecular la evolución debería de estar gobernada principalmente por la deriva génica al actuar sobre mutaciones neutras o casi neutras.

Un año más tarde, con base en datos bioquímicos, King y Jukes llegaron a una conclusión similar a la de Kimura. Desde 1962, antes de que este último realizara sus estudios comparativos, Zuckerkandl y Pauling también habían comparado las secuencias de aminoácidos de las moléculas de la hemoglobina y el citocromo *c* en diferentes especies de mamíferos. Llegaron a un resultado diferente pero que tenía implicaciones importantes para la hipótesis propuesta por Kimura, King y Jukes: encontraron que en

ambas moléculas la tasa de sustitución de aminoácidos era similar en diferentes linajes. Pensaron que este patrón de evolución era típico para todas las proteínas y propusieron lo que se conoce como la hipótesis del reloj molecular, de acuerdo con la cual la tasa de evolución de cualquier proteína es similar en los distintos linajes. En 1969 Kimura utilizó esta hipótesis para apoyar la suya propia respecto a la naturaleza de la evolución a nivel molecular.

Los estudios comparativos realizados por King y Jukes y por Dickerson durante la segunda mitad de la década de los sesentas y principios de los setentas, demostraron tres cosas: i) que las sustituciones de aminoácidos con propiedades fisicoquímicas similares son más frecuentes que las sustituciones entre aminoácidos con propiedades distintas; ii) que las partes de las proteínas que son menos importantes para su función evolucionan más rápidamente que las partes que son más importantes; iii) que las proteínas que realizan funciones más importantes para el organismo evolucionan más lentamente que las que realizan funciones menos relevantes. Estos hallazgos, de acuerdo con los neutralistas, apoyan la hipótesis de que en el nivel molecular la mayoría de las sustituciones alélicas ocurren entre variantes selectivamente neutras. Desde su punto de vista, las mutaciones que provocan el cambio de un aminoácido por otro equivalente o que afectan a partes o proteínas cuya función es poco relevante para el organismo, típicamente producen variantes proteicas con propiedades fisicoquímicas similares, que realizan su función con aproximadamente la misma eficiencia, y por lo tanto tienden a ser selectivamente neutras.

#### La controversia entre neutralistas y seleccionistas

Muchos autores rechazaron la hipótesis neutralista de la evolución molecular debido a que minimizaba el papel positivo de la selección natural y en consecuencia confinaba a la evolución adaptativa al nivel morfológico. De esta manera se originó una fuerte controversia entre los defensores de ambos puntos de vista, la cual actualmente es conocida como la controversia entre neutralistas y seleccionistas. Algunos autores, como Milkman y Maynard Smith, se opusieron al argumento de que si la selección equilibradora fuera el mecanismo responsable del polimorfismo detectado al interior de las poblaciones se generaría una alta carga genética. Según estos autores, si

la selección favorece a un organismo particular puede favorecer simultáneamente a varios loci, de modo que si hay ventaja del heterocigoto en varios de ellos se puede favorecer una alta variabilidad genética sin generar cargas excesivas. Además, se señaló la existencia de otros modos de selección —como la selección dependiente de frecuencias—, los cuales pueden mantener la variabilidad genética sin necesidad de generar una carga genética.

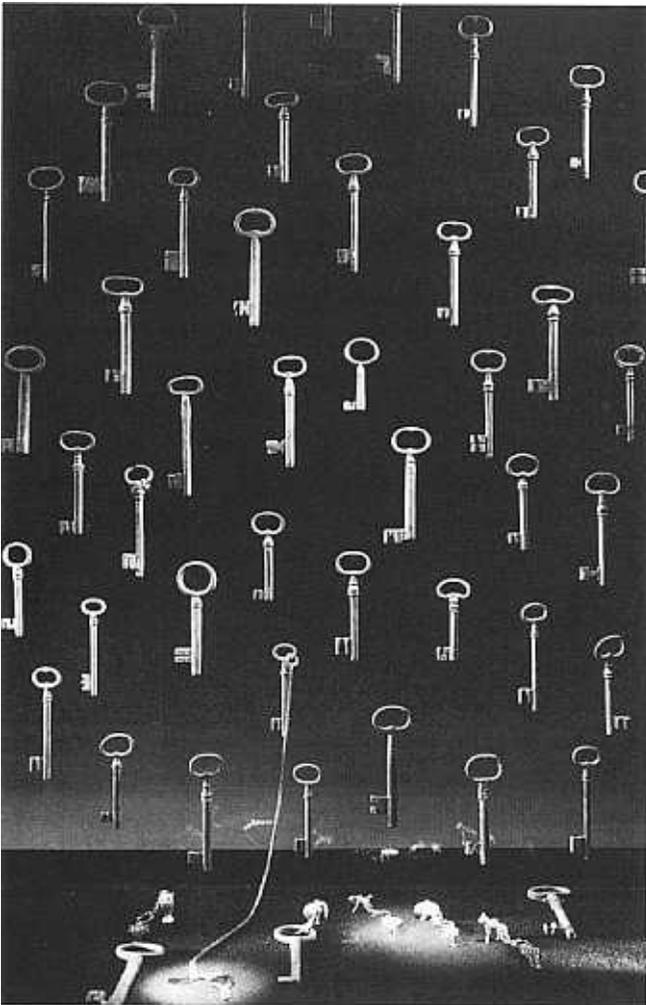
Se originó una oposición similar a la idea de que la sustitución génica por selección natural no puede proceder a velocidades muy elevadas debido al alto costo en término de muertes que esto implica. Este razonamiento es aplicable sólo si se asume que ninguna de las muertes genéticas que se necesitan para que haya una sustitución génica están incluidas en las muertes que ocurren debido a las adversidades ecológicas; esto es si se asume que la selección es totalmente dura. No obstante, mientras las muertes selectivas estén representadas en la mortali-

dad ecológica natural, la selección natural podrá proceder a velocidades muy altas sin originar costos a la población. También se criticó la manera en que Haldane calculó el costo de selección, ya que, al igual que en el argumento de la carga genética, se consideró que los diferentes loci actúan de manera independiente. Aun así, entre más loci interactúen de manera dependiente menos realistas resultan las estimaciones del costo de selección.

Por otro lado, investigadores como Goodman y Czelusniak rechazaron la idea de que las proteínas evolucionan de manera constante. También hubo controversia respecto al efecto que debe tener el tiempo de generación sobre el ritmo de la evolución molecular; si la velocidad de sustitución de aminoácidos se debe a la deriva génica, como lo sugirió Kimura, entonces la evolución proteica debería reflejar el tiempo de generación: es decir que la velocidad de cambio debería ser mayor en organismos que tienen tiempos de generación cortos que en aquellos con tiempos de generación relativamente largos. No obstante, los datos muestran que una proteína dada evoluciona a una tasa similar en organismos con tiempos de generación largos o cortos.

A principios de los setentas Clarke sostuvo que el hecho de que la tasa de evolución de una proteína o parte de la misma dependa de la importancia de la función que realiza puede explicarse mejor desde un punto de vista seleccionista que desde uno neutralista. Las mutaciones con efectos estructurales grandes tienen mayores probabilidades de ser perjudiciales que las que provocan sólo cambios ligeros. Del mismo modo que las mutaciones que afectan a proteínas cuya función es poco relevante para el organismo tienen, con mayor probabilidad, efectos pequeños en el organismo, y es de esperarse que la tasa evolutiva sea más alta en este tipo de moléculas que en aquellas que realizan funciones fundamentales.

Simultáneamente, Otha modificó el modelo teórico de la teoría neutralista de la evolución molecular pues pensó que una porción grande de las nuevas mutaciones debería de consistir en mutaciones ligeramente desventajosas. La selección natural entonces debería actuar en contra de ellas. Sin embargo, dado el poco efecto que tienen sobre los organismos, su destino evolutivo dependería principalmente de la deriva génica. Con esta modificación, la teoría neutralista predice un nivel de heterosis menor al predicho si se piensa en mutaciones neutras. También bajo esta perspectiva, la tasa de evolución no tendría que ser constante y dependería del tamaño de las

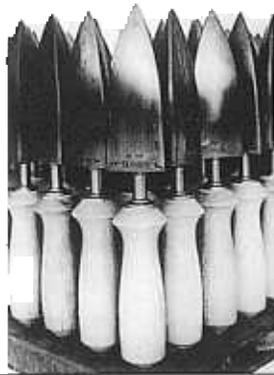


poblaciones; bajo neutralidad pura la tasa de evolución debe de ser igual a la tasa de mutación neutra. Así, esta modificación eliminó varias de las dificultades inherentes a la hipótesis neutralista pura.

En las décadas de los sesentas y setentas las posiciones teóricas en torno a la controversia entre neutralistas y seleccionistas se apoyaron principalmente en datos obtenidos en proteínas. No obstante, en las siguientes dos décadas, conforme el desarrollo de las técnicas de la ingeniería genética hizo posible la obtención de un número cada vez mayor de secuencias de ADN y ARN, la polémica dio un giro. Los cuatro hallazgos obtenidos con proteínas también aplican a nivel del ADN: existe una gran cantidad de variabilidad genética (mucho mayor que en el caso de las proteínas), la tasa de evolución es relativamente alta y constante, y existe una restricción funcional. En consecuencia, muchos de los argumentos seleccionistas y neutralistas aplican tanto a las proteínas como al ADN. No obstante, se

ha observado que la teoría neutralista se ajusta más a los datos obtenidos con los ácidos nucleicos que a los obtenidos con proteínas. En el caso del ADN se ha detectado que la tasa evolutiva refleja un efecto de tiempo de generación; esto significa que es más alta en organismos con tiempos de generación más cortos. Asimismo, se ha observado que la tasa de evolución de los pseudogenes es mayor que la de los genes funcionales. También, tal y como lo había predicho Kimura, la tasa de sustituciones silenciosas es mayor que la tasa de sustituciones significativas.

La controversia entre neutralistas y seleccionistas aún no termina. Pero ahora resulta claro que la deriva genética juega un papel mucho más importante del se había considerado en un principio. Desde otra perspectiva, también ha quedado demostrado que, al menos con lo que respecta a la evolución de las proteínas, el papel de la selección natural positiva no es tan insignificante como lo pensó Kimura.



Manuel Ferial Ortiz

Facultad de Estudios Superiores Zaragoza,

Adrián Nieto

Facultad de Ciencias,

Universidad Nacional Autónoma de México.

Hanson, E. D. 1981. *Understanding evolution*. Oxford University Press, Nueva York.

Kimura, M. 1992. "The neutral theory", en Fox K. E. y A. E. Lloyd (eds.), *Key words in evolutionary biology*. Harvard University Press, Cambridge, Ma.

Lenay, C. 1993. *La evolución. De la bacteria al hombre*. RBA Editores, Barcelona.

Mayr, E. 1991. *One long argument*. Harvard University Press, Cambridge, Ma.

Panchen, A. 1993. *Evolution*. St. Marin's Press, Nueva York.

Ridley, M. *Evolution*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Ridley, M. (ed.). 1997. *Evolution*. Oxford University Press, Nueva York.

Rothhammer, F. 1977. *Genética de poblaciones humanas*. Secretaría General de la Organización de

los Estados Americanos. Serie Biología, monografía Número 15.

Tamarin, H. R. 1996. *Principios de Genética*. 4a. ed., Editorial Reverté, Madrid.

Wright, S. 1960. "Genetics and twentieth century darwinism. A review and discussion", en *American Journal of Human Genetics*, vol. 12, núm. 3, pp. 365-372.

#### IMÁGENES

P. 32: Sarti Lucchesi, *Los griegos revelan sus pensamientos*, 1960. Gene Moore, p. 35: *Pascua*, 1980; p. 36: *Pascua*, 1970; p. 40: sin título, 1962; p. 41: *Escasez de petróleo árabe*, 1974, (Vitrinas de la tienda departamental Tiffany's). P. 38: Seiichi Furuya, *Mémoires*, 1995. P. 39: Patrick Tosani, *I.D.H.E.*, 1988. P. 42: Alfred Renger-Patzsch, fierros para calentar.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ayala, F. J. (ed.). *Molecular evolution*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Ca., Massachussets.

Bowler, J. P. 1989. *The mendelian revolution*. The John Hopkins University Press, Baltimore.

Bowler, J. P. 1989. *Evolution. The history of an idea*. University of California Press, Berkeley.

Dobzhansky, T. 1970. *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, Nueva York.