

GENÉTICA EVOLUTIVA Y CONSERVACIÓN GENÉTICA

G. ERIKSSON

Department of Forest Genetics, Swedish University of Agricultural Sciences, Box 7027,
SE 750 07 Uppsala, Sweden
gosta.eriksson@s-gen.sln.se

RESUMEN

En este artículo se resumen los aspectos más importantes para la conservación genética desde el punto de vista de la genética evolutiva. Se señala que la mayoría de los caracteres importantes para la adaptación son cuantitativos, es decir que no se segregan en clases distintivas en la progenie. Estos caracteres cuantitativos son regulados por muchos genes, la mayoría de ellos con un efecto pequeño y similar sobre el carácter, de tal forma que un gen puede ser sustituido por otro distinto con un resultado idéntico. Por lo tanto, para la conservación genética no hay necesidad de conservar genes raros. También se justifica que la presencia de varianza aditiva para un carácter es un requisito previo para el cambio por medio de la selección natural.

La evolución es el cambio de la estructura genética de una población. Los mecanismos que la ocasionan son la selección natural, la deriva genética, y las mutaciones mientras que el flujo genético y la plasticidad fenotípica la limitan. Todos ellos pueden actuar simultáneamente, conduciendo a una situación muy dinámica. La existencia continuada de genes raros (< 1 % en una población) depende de sucesos aleatorios, independientemente de que el gen contribuya a la eficacia o no. La estructura genética actual de una especie o población es una entre las muchas posibles, y es transitoria. Por tanto, no debería ser el objetivo de una conservación genética dinámica.

Una selección aleatoria de 500 árboles en una población captura casi toda la variación genética de importancia para la selección natural. Es importante distinguir entre lo que es útil para que una población se regenere naturalmente (*eficacia Darwiniana*) y lo que se exige para la el uso humano (*eficacia doméstica*). Las poblaciones de conservación de recursos genéticos y las de mejora necesitan una varianza aditiva grande, mientras que las poblaciones de producción necesitan que la variación genética sea suficiente para obtener la producción.

PALABRAS CLAVE: Conservación genética
Evolución
Adaptabilidad

INTRODUCCIÓN

Cuando Mendel descubrió las leyes de la herencia utilizó caracteres distintivos que pueden clasificarse fácilmente, como el color verde o amarillo de los guisantes. Muchos caracteres, como el crecimiento y el número de flores no muestran estas clases distintas, y por eso se han denominado *cuantitativos* o a veces *métricos*, puesto que la variación sólo se puede evaluar midiéndola. Así nos encontramos con que existe una distribución continua de las alturas de los árboles, de sus diámetros, etc. Los descendientes de unos proge-

nitores se parecen más a sus padres que cualquier población seleccionada aleatoriamente entre todos los árboles. Este parecido entre individuos se ha demostrado también para un elevado número de caracteres cuantitativos, como la altura y la densidad de la madera.

Las principales características de los caracteres cuantitativos son:

1. presentan una variación más o menos continua
2. muchos genes influyen sobre el carácter
3. cada gen tiene una influencia pequeña (infinitesimal)
4. la mayoría de los genes tienen una influencia similar sobre el carácter
5. se produce una influencia ambiental sobre el carácter

Los genes que regulan características cuantitativas siguen las leyes de la herencia descubiertas por Mendel, pero no se conoce el efecto de un gen individual puesto que tiene un efecto pequeño sobre el carácter.

La mayoría de las características de importancia para la existencia continuada de una especie son cuantitativas. El punto 1 que se ha indicado previamente no se cumple para caracteres como la supervivencia y la infección de una enfermedad. Incluso estos caracteres son cuantitativos y tenemos que asumir que diferentes genotipos difieren en la potencialidad para sobrevivir o para estar libre de infecciones. El punto 4 es reconfortante para la conservación genética, puesto que indica que la pérdida de un de gen involucrado en la regulación de una carácter cuantitativo no es una catástrofe, dado que su efecto sobre esa característica puede ser sustituido por otro gen con la misma influencia sobre el carácter.

Valor de mejora. Los ensayos de progenie se establecen para estimar el grado de la regulación genética de un carácter y cuánto influye el ambiente en la expresión de ese carácter. Un ensayo de progenie sirve para estimar el valor genético de un árbol medido a partir del comportamiento de la descendencia de ese árbol. Los ensayos de progenie incluyen a la descendencia de todos los árboles que se desea probar. El valor genético de un árbol obtenido en un ensayo(s) de progenie se llama valor de mejora.

El valor de mejora es el doble de la desviación del valor medio de la progenie de un árbol particular respecto al valor medio de todas las progenies.

En la Tabla 1 se incluye un ejemplo de cómo se calcula el valor de mejora. Asumamos que los 10 valores de la segunda columna son los valores medios de las progenies de 10 árboles obtenidos por cruces con varios árboles. Su media es 12, y el valor de mejora del primer árbol es $2 \times (-6) = -12$, mientras que el valor de mejora del último árbol es $2 \times (+6) = 12$. Los valores de mejora de los otros 8 árboles varían entre -8 y $+8$. La razón por la que multiplicamos la desviación por 2 es porque sólo la mitad de los genes en la descendencia de un árbol proviene del árbol madre, y la otra mitad viene de los árboles padre.

La varianza, que es la suma de las desviaciones respecto de la media al cuadrado dividida por el número de observaciones, es uno de los diferentes parámetros utilizados para estimar la variación. Para los valores de la tabla, la suma de las desviaciones al cuadrado es 122 y dividiendo este valor entre 10 observaciones conduce a una varianza de 12,2.

TABLA 1
VALORES DE UN CARÁCTER
Y SUS DESVIACIONES RESPECTO AL VALOR MEDIO

Value of a trait and their deviations from the mean value

Árbol N.º	Valor	Desviación	Desviación al cuadrado
	x_i	$x_i - \bar{x}$	$(x_i - \bar{x})^2$
1	6	-6	36
2	8	-4	16
3	9	-3	9
4	11	-1	1
5	12	0	0
6	12	0	0
7	14	2	4
8	14	2	4
9	16	4	16
10	18	6	36
<i>Suma</i>	120	0,0	122,0
	<i>media 12,0</i>		<i>varianza 12,2</i>

LA VARIANZA ADITIVA ES EL COMBUSTIBLE EN EL PROCESO EVOLUTIVO

La varianza de los valores de mejora se denomina *varianza aditiva*. La cantidad de varianza aditiva determina la potencialidad para el progreso por medio de la selección natural o artificial y puede considerarse como el combustible necesario para la selección natural y la mejora puesto que es la parte genética que tanto los mejoradores como la selección natural pueden explotar. La varianza aditiva es el numerador en la relación que constituye la *heredabilidad*. La varianza fenotípica, es decir, la variación total en un ensayo de progenie, es el denominador en esta relación.

La heredabilidad de un carácter es una estimación del parecido, para ese carácter, de individuos emparentados.

Parece bastante evidente que cuanto más fuerte sea la selección mayor será el progreso mediante el proceso de selección. Sin embargo, si no hay varianza aditiva para el carácter bajo selección, no habrá progreso independientemente de lo fuerte que sea la selección.

Ganancia genética. El progreso por medio de la selección se denomina a veces *ganancia genética*, que es igual a heredabilidad $\times$ intensidad de selección. Esta fórmula es válida tanto para la selección natural como para la artificial.

Frecuencias genéticas. La varianza aditiva depende de las frecuencias genéticas, podemos mostrar su significado a través de un ejemplo. Supongamos que tenemos una po-

blación de 50 individuos, los genotipos en un locus de un cromosoma se indican en la Tabla 2, en la que **A** y **a** designan dos alelos en este locus.

TABLA 2
GENOTIPOS DE 50 ÁRBOLES, EN UN LOCUS CON DOS ALELOS,
Y CÁLCULO DE LAS FRECUENCIAS GENÉTICAS

Genotypes of 50 individuals in one population, in one locus with two alleles, and computing of gene frequencies

N.º Individuos	Genotipo	N.º de gametos A	N.º de gametos a
30	AA	$30 \times 2 = 60$	0
10	Aa	10	10
10	aa	0	$10 \times 2 = 20$

Para obtener las frecuencias genéticas de los alelos **A** y **a** tenemos que analizar la frecuencia de gametos formados en esta población. Aceptamos que los individuos contribuyen con gametos en relación a su número en la población. Si éste es el caso, los 30 árboles **AA** contribuirán con 60 gametos **A**, los 10 **Aa** contribuirán con 10 gametos de cada tipo **A** y **a**, mientras que los 10 **aa** contribuirán con 20 gametos **a** (Tabla 2). Resumiendo, tendremos 70 gametos **A** y 30 gametos **a**, y las frecuencias genéticas en esta población serán de 70 % **A** y 30 % **a**.

La relación entre la frecuencia genética y la varianza aditiva en el supuesto de acción aditiva completa del gen se presenta en la Fig. 1. *Acción aditiva* completa del gen significa que el valor de **Aa** es exactamente intermedio a los valores de **AA** y **aa**. A partir de la Fig. 1 se observa que los genes con frecuencias bajas (< 5 %) y con frecuencias altas (> 95 %) no contribuyen mucho a la varianza aditiva. Esto significa que no se puede incrementar las frecuencias de genes con porcentajes muy bajos (< 1 %) mediante la selección artificial o natural. Su existencia en una población dependerá únicamente de sucesos aleatorios. De forma similar, los sucesos aleatorios serán responsables de los incrementos de genes con frecuencias muy altas (> 99 %).

Una vez que un gen que proporciona una ventaja a su poseedor ha alcanzado, gracias al azar, frecuencias que pueden ser objeto de selección, aumentará lentamente su frecuencia durante las primeras generaciones. Los cambios serán más rápidos gradualmente y la velocidad máxima se alcanza con una frecuencia alélica del 50 %. Entonces su incremento será cada vez más lento, para cesar a frecuencias muy altas cuando los sucesos aleatorios nuevamente serán los responsables de cualquier aumento o disminución. Los alelos que se encuentran en frecuencias intermedias (20-80 %), son los que responden mejor a la selección, tanto en la naturaleza como en la mejora.

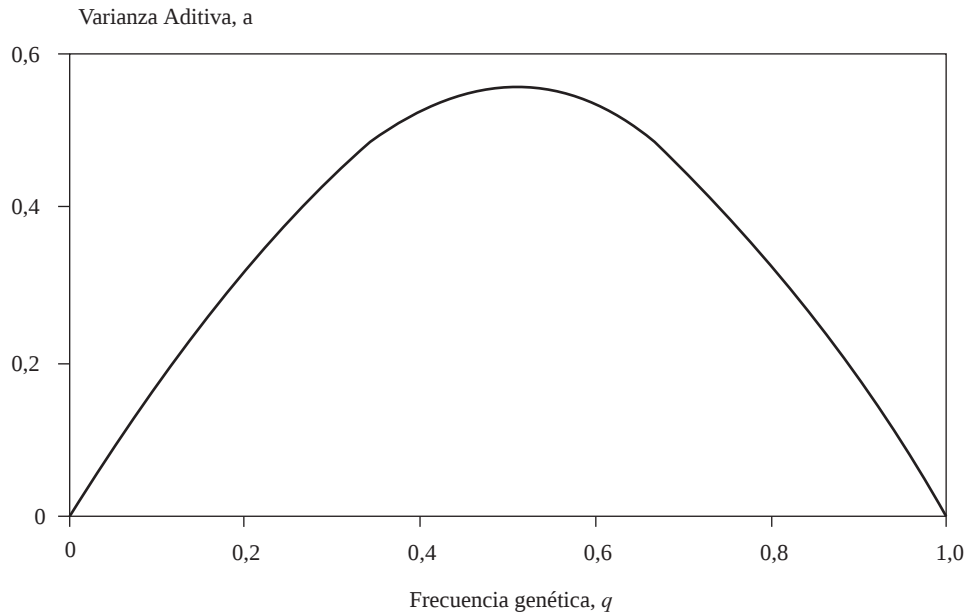


Fig. 1.—Relación entre la frecuencia genética de un alelo y su varianza aditiva
Relationship among gene frequency and additive variance for one allele

EVOLUCIÓN

En primer lugar, se debe enfatizar que la evolución es un cambio de la estructura genética de una población. La evolución puede, o no, mejorar el *Grado de Adaptación* de una población. *Grado de Adaptación*, *adaptación*, *adaptabilidad* y *eficacia* son los conceptos que se usan en las discusiones evolutivas. Puesto que, a veces, su uso es conflictivo, en el Cuadro 1 se recogen las definiciones de estos términos.

CUADRO 1

DEFINICIONES DE TÉRMINOS RELACIONADOS CON LA ADAPTACIÓN

Definitions of terms concerned to Adaptation

Adaptabilidad (Adaptability) = la capacidad de una población para responder genéticamente o fenotípicamente al cambio de condiciones ambientales
Adaptación (Adaptation) = el proceso de estar adaptado
Grado de Adaptación (Adaptedness) = el grado al que un individuo ha llegado a estar adaptado a un cierto ambiente
Eficacia = la aptitud de un individuo para transferir sus genes a la próxima generación

De estas definiciones es evidente que el *grado de adaptación* y la *eficacia* se relacionan muy estrechamente.

Para propósitos de conservación genética estamos más interesados en la evolución que se manifiesta en forma de diferenciación entre poblaciones. La razón es obvia, queremos capturar tanta variación genética como pueda existir en una especie. En la Fig. 2 se muestra cómo la *selección natural*, las *mutaciones* y la *deriva genética* causan la evolución.

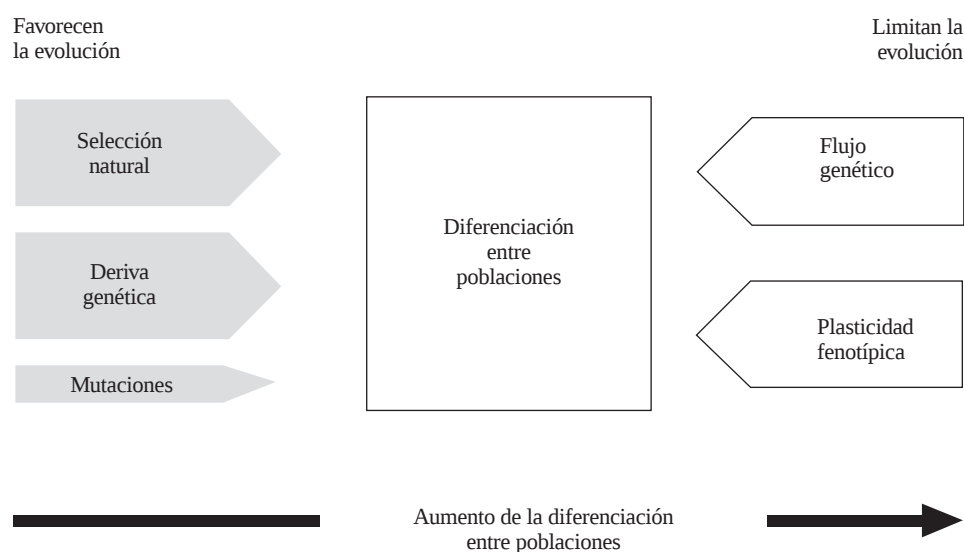


Fig. 2.—Diagrama simplificado de las causas y limitaciones a la variación entre poblaciones
Schematic illustration of causes of among-population variation and constraints to among-population variation

De estas tres causas, sólo la *selección natural* conduce a mejorar el grado de adaptación. Aunque la selección natural se describe frecuentemente como una fuerza activa, tal descripción podría equivocarnos, puesto que la selección natural es meramente el resultado de la variación en el éxito para transferir genes a la siguiente generación. Los cambios genéticos ocasionados por la selección natural se pensó que eran más bien pequeños, pero se ha demostrado que también pueden producir grandes cambios.

La *deriva genética* es importante en poblaciones pequeñas y conduce a pérdidas aleatorias de genes, tanto si los genes contribuyen a la eficacia como si no. La pérdida de genes conduce a una disminución de la varianza aditiva. Por lo tanto, es importante saber cuán grande es la pérdida de varianza aditiva para diferentes tamaños de población. En muchos libros se muestra la pérdida de varianza aditiva para centenares de generaciones, lo que es de interés limitado para los árboles forestales que presentan dilatados intervalos generacionales. En la Fig. 3 se muestra la pérdida de varianza aditiva después de 10 generaciones. La curva en la figura ilustra que para tamaños poblacionales de menos de 20 individuos, la de-

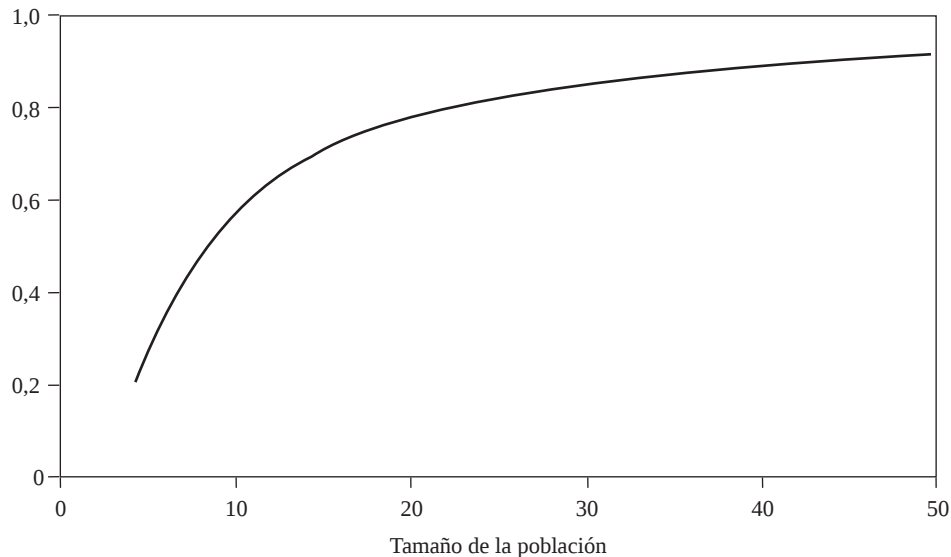


Fig. 3.—Fracción remanente de la varianza aditiva tras 10 generaciones en función del tamaño de la población

Remnant fraction of the additive variance in function of the population size

riva genética es una causa poderosa de cambio genético. La razón por la que la deriva genética ocasiona un aumento de la diferenciación entre las poblaciones es simplemente la pérdida de genes diferentes en poblaciones diferentes. En poblaciones pequeñas la deriva genética puede ocasionar una considerable diferenciación entre las poblaciones.

Las *mutaciones* son la fuente de la variación genética. La tasa de cambio en un locus individual es baja (*locus*: posición sobre un cromosoma donde se ubican genes alternativos que influyen una característica). La estimación por generación varía aproximadamente entre uno por diez mil a uno por millón. La razón por la que las mutaciones ocasionan diferenciación entre las poblaciones es porque con la tasa de cambio tan baja es poco probable que la misma mutación aparezca en dos poblaciones diferentes. La flecha delgada en la Fig. 2 indica que las mutaciones no ocasionarán mucha diferenciación entre las poblaciones.

Cuando poblaciones que están adaptadas a diferentes condiciones de sitio intercambian semillas o polen, los geneticistas hablan de *flujo genético*. Si dos poblaciones adyacentes están adaptadas a sus condiciones de sitio, significa que varían respecto a su estructura genética. Si se produce flujo genético entre las dos poblaciones, se tiende a nivelar las diferencias en la estructura genética entre las dos poblaciones. Por este motivo, el flujo genético es una limitación a la evolución y puede ser una limitación fuerte para las especies polinizadas por el viento.

La *plasticidad fenotípica* de una entrada genética (entendida como un individuo, una progenie, o una población) se define como la amplitud máxima de una característica estu-

diada bajo al menos dos condiciones ambientales. Especialmente plantas con un crecimiento no determinado pueden mostrar gran plasticidad fenotípica. Diferentes caracteres tendrán grados diferentes de plasticidad fenotípica. Así, las estructuras florales tienen menos plasticidad fenotípica que la altura del árbol. La plasticidad fenotípica puede entenderse como un disfraz de los genotipos (todos los genes de un individuo). Esto significa también que hay menos correspondencia entre el genotipo y el fenotipo (las características que son visibles). Olvidando por un momento que la selección natural no es una fuerza activa, podríamos decir que ésta difícilmente identificaría el genotipo de un individuo cuando el carácter tiene una plasticidad fenotípica grande. De esta forma, la plasticidad fenotípica es una limitación a la evolución. Generaciones largas y un flujo genético elevado entre las poblaciones son dos de las condiciones que favorecen el desarrollo de una gran plasticidad fenotípica. Podría incluso contribuir a la eficacia en especies con estas características. Por lo tanto, el papel de la plasticidad fenotípica es algo ambiguo.

Hay una creencia popular de que la selección natural ha cincelado genotipos perfectos para diferentes condiciones de sitio. Esto es una equivocación. Para obtener un grado de adaptación perfecto se necesita que: 1) todas las características sean independientes unas de otras, y 2) no se produzca ningún cambio ambiental.

La *eficacia* de un individuo es una eficacia promedio de todas las características que posee ese individuo, lo que significa que una característica puede mejorarse por selección mientras que hay una regresión en otra característica, si hay una correlación negativa entre ambas. Las condiciones ambientales no son nunca estables. Por tanto, ninguna de estas dos condiciones se cumple.

Como es evidente por lo señalado anteriormente, la selección natural no es la única causa de la evolución. Por otra parte existen limitaciones en forma de flujo genético y plasticidad fenotípica que pueden considerarse mediadores de la imperfección en el grado de adaptación. En la naturaleza los cinco factores recogidos en la Fig. 2 interactúan de una manera compleja de tal forma que nunca se puede lograr un perfecto grado de adaptación. Además, como se dijo en el primer párrafo, para los caracteres cuantitativos muchos genotipos distintos pueden dar origen a los mismos fenotipos, lo que significa que la estructura genética existente de una población es una entre las muchas posibles y que es transitoria.

Para la conservación genética esto significa que la estructura genética existente no es nada que debamos tener como meta para la conservación, pero que es útil como material de partida en una conservación genética dinámica.

EL NÚMERO MÁGICO DE 500

Frecuentemente se hace la pregunta: «¿Cuántos árboles necesitamos para una captura satisfactoria de la variación genética?» De nuevo, lo importante es la cantidad de varianza aditiva que permanece en la población después de realizar la selección de árboles para la conservación genética de la población. Si esta selección es aleatoria, la tasa de pérdida de varianza aditiva en porcentaje es igual a $100/2N$, donde N es el número de árboles que se cruzan para dar origen a la siguiente generación. Por lo tanto, el porcentaje restante será igual a $100 - (100/2N)$. Si aceptamos que el número de árboles es igual a 10 ($N = 10$) vemos que el valor en el paréntesis es 5 y una resta de 5 a 100 significa que incluso tras la

selección de esta pequeña población de 10 árboles, la varianza aditiva restante es el 95 % de la varianza total. Si muestreamos 500 árboles, el valor en el paréntesis será 0,1 %. Así, tras una selección aleatoria de 500 árboles, se mantiene el 99,9 % de la varianza aditiva total. Una selección aleatoria de otros 500 árboles conduce a un valor en el paréntesis de 0,05. Esto significa que un aumento tan grande de la población únicamente ocasiona una contribución adicional de 0,05 % a la varianza aditiva en la población seleccionada. Así, esperamos que se mantenga el 99,95 % de la varianza total si se seleccionan 1.000 árboles. Un aumento de la población de conservación genética desde 500 a 1.000 árboles no parece beneficioso. Un requisito previo es que todos los árboles participen en los cruzamientos que producen la nueva generación.

Estudios de la tasa de mutación en caracteres cuantitativos sugieren que esta tasa podría ser igual a lo que se pierde al muestrear 500 árboles. En otras palabras, las mutaciones que aumentan la varianza aditiva equiparan las pérdidas por muestrear simplemente 500 árboles.

Este conocimiento sobre la pérdida y la ganancia de varianza aditiva es la razón por la que algunos genetistas de poblaciones hablan del número mágico de 500. Esta cifra se ha cambiado recientemente puesto que parte de la varianza aditiva podría reducir la eficacia de su portador. Para superar esto, 5.000 árboles sería una estimación mejor del número necesario. Por otra parte, la selección direccional sobre 100 generaciones en poblaciones mucho más pequeñas de 500 ha ocasiona una respuesta continua a este tipo de selección. Esto indica que había suficiente varianza aditiva disponible durante todas estas generaciones. Si uno prefiere un enfoque de muestreo conservador, se necesita un número más grande. Sin embargo, esto significa que raramente estarán disponibles para la conservación genética suficientes árboles de especies forestales raras y poco comunes.

CONTAMINACIÓN GENÉTICA

El flujo genético a veces se denomina contaminación genética, por varias razones.

- la creencia de que el grado de adaptación es perfecto y que cualquier flujo genético reducirá el grado de adaptación de la población receptora, y
- la creencia de que cualquier flujo genético romperá una estructura genética muy afinada de la población receptora, conduciendo a una drástica reducción de la eficacia.

La segunda creencia requiere que se haya producido una adaptación específica a las condiciones particulares de sitio de tal forma que la actividad de muchos genes dependa de la presencia de muchos otros genes. Una vez que se rompe esta combinación específica de genes mediante cruces con polen ajeno, el grado de adaptación se reduciría drásticamente. Tales situaciones pueden existir pero es menos probable para la mayoría de las especies de frondosas nobles polinizadas por el viento.

Debe asumirse que las diferencias entre poblaciones en especies de polinización por viento son debidas más a diferencias en las frecuencias genéticas que a diferencias en sus conjuntos de genes. Esas diferencias en las frecuencias genéticas son resultado de la selección natural. Por lo tanto, no hay ninguna diferencia esencial entre el flujo genético y la selección natural, pues ambos causan un cambio en las frecuencias genéticas. Por lo tanto, es excesivo denominar «contaminación» al flujo genético, aunque debe admitirse

que el flujo genético en la mayoría de los casos reducirá el grado de adaptación de la población receptora.

¿POR QUÉ EN LOS ENSAYOS DE PROCEDENCIAS LA POBLACIÓN LOCAL ES SUPERADA EN CRECIMIENTO?

Aunque esto no es cierto para todos los ensayos de procedencias, hay un elevado número de ensayos por todo el mundo en los que la población local es superada por poblaciones introducidas. Intuitivamente se piensa que la población local debería estar mejor adaptada a las condiciones locales que otras poblaciones originadas en otras condiciones ambientales. Sin embargo, debe recordarse que un ensayo de procedencias es diferente de la regeneración natural de un rodal. Esto significa que las condiciones que se ofrecen a las plantas en una plantación pueden ser bastante diferentes de las de regeneración natural. Para una plantación hay necesidad de que por lo menos sobrevivan el 80 % de las plantas, mientras que bajo condiciones naturales sólo es necesario que cada árbol maduro sea sustituido por una nueva planta para mantener el tamaño de la población. Puesto que, por ejemplo, los pies de pino silvestre pueden producir un millón de semillas, es evidente que desperdician mucha energía en la producción de semilla. Aun cuando una frondosa noble no produce un millón de semillas durante su vida es obvio que el número de semillas de un árbol excede ampliamente el número requerido para mantener el tamaño de la población de esa especie.

Por lo tanto, es importante distinguir entre lo que es útil en la naturaleza y en las plantaciones. Por eso se identifican dos tipos de eficacia: la darwiniana y la doméstica, que son raramente idénticos.

Eficacia darwiniana: es la capacidad de una población para transferir sus genes a su progenie.

Eficacia doméstica: es la capacidad de una población para producir utilidades exigida por el hombre.

La población que produce utilidades para el hombre (= población de producción) no necesita tener tanta varianza aditiva como una población de conservación de recursos genéticos. En este tipo de población, parte de la variación podría reducir su vigor doméstico. Es decir, las poblaciones de conservación de recursos genéticos y las poblaciones de mejora necesitan mantener una varianza aditiva grande. Las poblaciones de producción solamente necesitan que la cantidad de variación genética sea suficiente para la producción de las utilidades exigidas.

SUMMARY

Evolutionary genetics and gene conservation

In this paper, the main aspects to consider from an evolutionary genetic point of view in gene conservation are summarised.

Most traits of adaptive significance are quantitative which means that no distinctive classes are segregating in the progeny. These traits are regulated by many genes, most of them have a small and identical effect on the trait, and one gene may be substituted by another resulting in the same effect. Therefore, there is no need to conserve rare genes in gene conservation. Presence of additive variance for a trait is a prerequisite for change via natural selection.

Evolution is change of genetic set-up of a population. Natural selection, genetic drift, and mutations cause evolution while gene flow and phenotypic plasticity are constraints to it. All of them may act simultaneously, leading to a very dynamic situation. The continued existence of rare genes (< 1 % in a population), is dependent on chance events whether the gene contributes to fitness or not. The present genetic set-up is one out of many possible and it is transient. Therefore, it should not be the target in a dynamic gene conservation.

A random selection of 500 trees in a population capture almost all genetic variation of importance for natural selection. It is important to distinguish between what is useful for a population for natural regeneration (*Darwinian fitness*) and what is demanded for production of human utilities (*domestic fitness*). Gene resource populations and breeding populations need a large additive variance. Production populations only need the amount of genetic variation that is satisfactory for production of the utilities demanded.

KEY WORDS: Gene Conservation
Evolution
Adaptability