

Manual de Genética de la conservación



Principios aplicados de genética para la conservación
de la diversidad biológica

**GOBIERNO
FEDERAL**

SEMARNAT



Vivir Mejor

Manual de Genética de la conservación

**PRINCIPIOS APLICADOS DE GENÉTICA
PARA LA CONSERVACIÓN DE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA**

Comisión Nacional Forestal

Coordinación General de Educación y Desarrollo Tecnológico
Gerencia de Desarrollo y Transferencia de Tecnología
Periférico Pte. 5360
Colonia San Juan de Ocotán
Zapopan, Jalisco C.P. 45019
Tel: 01 800 73 70000 y (33) 37 77 70 17
www.conafor.gob.mx
tt@conafor.gob.mx

Autora: Dra. Judy A. Loo
Recursos Naturales de Canadá
Servicio Forestal Canadiense, Centro de Silvicultura en el Atlántico.
Fredericton, New Brunswick, Canadá

Dirección actual:
Bioversity International
Via dei Tre Denari, 472/a
00057 Maccarese (Rome), Italy
Correo electrónico: j.loo@cgiar.org

ISBN: 978-607-715-007-7
Primera Edición 2011
Impreso en México

Prólogo

El objetivo de este manual es mostrar a los estudiantes la importancia de la genética y la aplicación de sus principios en la conservación de la diversidad biológica. Aquí se mencionan principios básicos de genética, según se requiere, para explicar el papel de la genética en la adaptación y evolución de las especies, y las consecuencias genéticas de la pérdida o disminución de tamaño de poblaciones. De la misma manera, nos enfocamos a entender la aplicación de la teoría genética en estrategias de conservación. Todos los campos de la genética, incluyendo la molecular y cuantitativa son considerados como base, pero la mayor parte de la teoría fundamental para la conservación, se aborda por la genética de poblaciones.

Se describen casos de estudios publicados en artículos científicos, capítulos de libros y derivados de la experiencia personal para ilustrar la teoría. Con estos ejemplos se intenta proporcionar una perspectiva práctica, pues se formularon con base en un rango amplio de disciplinas, incluyendo la silvicultura, la agricultura y el manejo de fauna silvestre. Muchos de los principios relevantes para la conservación de los recursos genéticos pueden ser aplicados a una variedad de organismos en diferentes situaciones, y la intención es proporcionar una base para el manejo y la conservación de cualquier especie.

Judy A. Loo.

Agradecimientos

En la elaboración y publicación de este manual participaron diversas personas e instituciones que apoyaron a la Dra. Judy Loo en el proceso. Los integrantes del Grupo de Trabajo en Recursos Genéticos Forestales (Jean Beaulieu, Barry Jaquish, Tom Ledig, Brad St.Clair, Cuauhtémoc Sáenz Romero y Jesús Vargas Hernández) de la Comisión Forestal para América del Norte (COFAN) apoyaron en forma entusiasta la publicación de este manual y colaboraron en la revisión del contenido de cada uno de los capítulos en la versión original en inglés. Carlos Ramírez Herrera y Jesús Vargas Hernández realizaron la revisión técnica de la traducción; Jesús Vargas Hernández se encargó de la integración, formateo y edición de la versión en castellano.

El apoyo gubernamental y de otras instituciones de los tres países integrantes de la Comisión Forestal para América del Norte fue fundamental para el éxito de este proyecto. El Servicio Forestal de Canadá apoyó con recursos económicos y en especie la participación de la Dra. Judy Loo en la impartición del curso de genética de la conservación y en la elaboración de este manual. El Servicio Forestal de Estados Unidos aportó recursos económicos para realizar la traducción al castellano del documento original. El Colegio de Postgraduados también apoyó con recursos económicos y en especie la impartición del curso de genética de la conservación y para la revisión técnica de la versión en castellano del manual. La Comisión Nacional Forestal de México proporcionó el apoyo económico para la publicación del manual. Los integrantes del Grupo de Trabajo en Recursos Genéticos Forestales expresan su agradecimiento y reconocimiento a todas las personas e instituciones que participaron en las diferentes etapas de este proyecto, en particular a la Dra. Judy Loo, autora del manual, por su esfuerzo, dedicación y entusiasmo para llevar a cabo esta tarea.

ÍNDICE

Capítulo 1. Aplicación de la biología de la conservación y la genética de poblaciones	11
1.1 Introducción a la genética de la conservación dentro del contexto de la biología de la conservación y el manejo de los recursos	11
1.1.1 Origen, historia y filosofía de la biología de la conservación.	11
1.1.2 Objetivos, principios y características de la biología de la conservación	15
1.1.3 Estrategias de conservación	17
1.2 El papel de la genética en la biología de la conservación	20
1.2.1 ¿Por qué conservar la diversidad genética?	21
1.2.2 La fuente de toda la variabilidad - cambios aleatorios en el ADN	22
1.2.3 Amenazas a los recursos genéticos	23
Capítulo 2. Principios básicos de genética aplicados a la genética de la conservación	27
2.1 La ciencia del ADN: estructura, función, concepto molecular de gen	27
2.1.1 ¿Cómo surge la diversidad genética?	29
2.2 Genética de poblaciones	30
2.2.1 Frecuencias génicas y genotípicas, Ley de Hardy-Weinberg	30
2.2.2 Procesos: mutación, selección, migración, flujo genético, sistema de apareamiento	31
2.2.3 Significado y estimación de la diversidad genética	33
2.2.4 Organización de la diversidad genética	33
2.2.5 Importancia de la estructura genética de la población	34
2.3 Métodos de genética cuantitativa	35
2.3.1 Herencia de características cuantitativas	36
2.3.2 Partición de la varianza	38
2.4 Aplicación de los estadísticos de genética de poblaciones y genética cuantitativa en estrategias de conservación	42
Capítulo 3. Evaluación de la diversidad genética: herramientas bioquímicas y moleculares	45
3.1 Propósitos de los marcadores en la genética de la conservación	45
3.2 Marcadores bioquímicos	46
3.2.1 Terpenos y aceites esenciales	46
3.2.2 Análisis de isoenzimas	46
3.3 Técnicas y herramientas para el análisis de ADN	47
3.3.1 Enzimas de restricción	47
3.3.2 Biblioteca genómica	47
3.3.3 Hibridación de ADN	47
3.3.4 Reacción en cadena de la polimerasa (PCR)	49
3.3.5 Southern blots	49

3.3.6 Secuenciación de genes	50
3.4 Marcadores de ADN	50
3.4.1 Polimorfismos en la longitud de los fragmentos de restricción (RFLP)	50
3.4.2 Minisatélites (huella digital de ADN) y microsatélites (SSRs)..	50
3.4.3 ADN polimórfico amplificado al azar (RAPD)	51
3.4.4 Polimorfismo en la longitud de los fragmentos amplificados (AFLP)	51
3.4.5 Polimorfismo de la amplificación de secuencias específicas (SSAP), polimorfismo de nucleótidos simples (SNP) y polimorfismo de marcadores de secuencias expresadas (ESTP)	51
3.5 Comparación de métodos: aplicación, interpretación, ventajas, desventajas y costos	52
3.6 Estimación de los parámetros de diversidad	58
3.6.1 Partición de la diversidad	59
3.6.2 Comparación con métodos cuantitativos	59
3.7 Consideraciones generales	60
Capítulo 4. Selección natural y evolución	63
4.1 Variabilidad genética y evolución	63
4.2 Teoría de la selección	64
4.3 Mutación	66
4.3.1 Establecimiento y tasa del aumento de las mutaciones favorables	66
4.3.2 Teoría neutral de la evolución	67
4.4 Modos de adaptación	69
4.4.1 Los efectos combinados de la migración y la selección	69
4.4.2 Efectos de la deriva genética en la selección	71
4.4.3 Características cuantitativas y cualitativas	72
4.5 Evolución de los marcadores genéticos	73
4.5.1 Selección de un gen y heterocigosidad	73
4.5.2 La variabilidad del ambiente y la diversidad enzimática	74
4.5.3 Impacto de un gen simple	75
4.5.4 Heterocigosidad y potencial adaptativo	77
4.5.5 Especies y poblaciones con heterocigosidad alta	78
4.5.6 ¿Qué tan representativos son los loci enzimáticos del genoma en su conjunto?	79
4.5.7 Heterocigosidad y potencial adaptativo - implicaciones para la conservación y la investigación	80
4.6 En síntesis	80
Capítulo 5. Endogamia, tamaño efectivo de población y poblaciones mínimas viables	85
5.1 Introducción a la teoría de endogamia y cálculo del coeficiente de endogamia (F)	85
5.1.1 Análisis del pedigrí	87
5.1.2 Cálculo de F en términos del tamaño poblacional	89
5.1.3 Estimación de F con base en la pérdida de heterocigosidad	91
5.2 Efectos de la endogamia sobre el potencia adaptativo y viabilidad de la población	92
5.2.1 Métodos para el cálculo de la depresión endogámica, asumiendo autofecundación	93

5.2.2 Bases genéticas de la depresión endogámica	94
5.2.3 Expresión fenotípica de la depresión endogámica	95
5.3 Heterocigosidad y potencial adaptativo	97
5.4 Tamaño efectivo de la población: el concepto y los métodos de estimación	98
5.4.1 Características de la población ideal	98
5.4.2 Factores que comúnmente reducen N_e con respecto a N	99
5.4.3 Tamaño efectivo de la población, factores de complicación y sus aplicaciones	104
5.4.4 Cálculo de N_e utilizando información de los análisis isoenzimáticos	105
5.4.5 Aplicaciones en conservación	105
Capítulo 6. Poblaciones pequeñas y sus consecuencias	109
6.1. Razones para un tamaño poblacional pequeño	109
6.2 Consecuencias de un tamaño poblacional pequeño	111
6.2.1 Efectos fundadores y cuellos de botella	111
6.2.2 Factores que determinan los efectos genéticos de un evento de cuello de botella	113
6.2.3 Identificación de eventos de cuello de botella pasados	114
6.2.4 Implicaciones para la conservación	114
6.2.5 Teoría: deriva genética y su relación con la selección, migración y mutación	115
6.2.6 Efectos conjuntos de la mutación y la deriva genética	118
6.3 Partición de la diversidad genética con el aislamiento de poblaciones pequeñas	119
6.4 Relación entre las poblaciones pequeñas y la diversidad genética	119
6.5 Metapoblaciones	123
6.5.1 Características de las metapoblaciones	123
6.5.2 Implicaciones para la conservación	125
6.6 Conceptos de la población mínima viable	125
6.7 Estudio de caso: <i>Picea chihuahuana</i>	126
6.8 Conclusión	128
Capítulo 7. Amenazas a los recursos genéticos	131
7.1 Cambio climático y diversidad genética	131
7.2 Efectos del aprovechamiento forestal en la diversidad genética de especies forestales	134
7.3 Efectos de la cosecha de productos forestales no maderables	132
7.4 Fragmentación del hábitat y diversidad genética	138
7.5 Efectos de la contaminación ambiental sobre los recursos genéticos forestales	141
7.6 Efectos de la invasión de especies exóticas sobre los recursos genéticos locales	143
7.7 Implicaciones para la conservación	144
7.8 Estudio de caso: <i>Fagus grandifolia</i> ; amenazas y enfoques de restauración en el este de Canadá	145

Capítulo 8. Manejo genético y restauración	149
8.1 Zonas semilleras y de mejoramiento.	149
8.2 Mejoramiento genético para resistencia y tolerancia	150
8.2.1 Ejemplo de un programa de mejoramiento genético: objetivos y métodos de programas de cruzamiento en árboles bajo ambientes cambiantes	151
8.2.2 Estrategias de cruzamiento controlado con propósitos de conservación	153
8.3 Mantenimiento de diversidad genética suficiente	154
8.4 Efectos de la domesticación	153
8.4.1 Especies forestales	158
8.4.2 Animales de zoológico	159
8.5 Monitoreo de impactos de la silvicultura en la diversidad genética	160
8.6 Estudio de caso: ceguera hereditaria en una población de lobos en cautiverio	162
Capítulo 9. Desarrollando estrategias para la conservación de los recursos genéticos	165
9.1 Conservación basada en áreas	165
9.2 Áreas protegidas y otros métodos de conservación <i>in situ</i>	165
9.2.1 Reservas de conservación genética	167
9.2.2 Manejo del flujo genético en las reservas de conservación genética	168
9.2.3 Áreas protegidas	168
9.2.4 Importancia de las reservas <i>in situ</i> para la conservación genética	170
9.3 Conservación basada en especies	171
9.3.1 Ejemplos de estrategias para la conservación y reintroducción de especies amenazadas	171
9.4 Conservación <i>ex situ</i>	173
9.5 Muestreo de recursos genéticos: ¿dónde? ¿cuántas poblaciones?	173
9.6 Elementos de una estrategia de conservación	175
9.7 Estudio de caso: caoba (de la publicación de FAO, 2003)	177
9.8 Papel de la genética en la conservación: algunas lecciones clave	177
Referencias	180
Glosario	183



Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Esta es una zona natural protegida de gran diversidad biológica, localizada entre los estados de Puebla y Oaxaca, en la Sierra Madre del Sur. Ocupa una superficie de 490,187 hectáreas, con un relieve accidentado, donde sierras que no rebasan los tres mil metros sobre el nivel del mar rodean extensos valles; la altitud varía entre los 600 y los 2,950 msnm y la precipitación promedio anual fluctúa entre 250 y 500 mm. La flora predominante en esta reserva es la xerófita, que comprende más de la tercera parte de las especies detectadas, aunque también están representadas la selva caducifolia de trópico seco, como la que se muestra en la foto, el bosque templado y el bosque mesófilo de montaña. Es considerada una de las regiones más ricas en recursos genéticos de México, pues resguarda más de 800 especies de plantas, algunas de las cuales con hasta 11 diferentes tipos de uso y otras 800 de fauna silvestre y microorganismos, con una alta proporción de especies endémicas y poblaciones únicas.

(Foto proporcionada por J. Jesús Vargas Hernández)

Capítulo 1. Aplicación de la biología de la conservación y la genética de poblaciones

1.1 Introducción a la genética de la conservación dentro del contexto de la biología de la conservación y el manejo de los recursos

La biología de la conservación es la combinación de las ciencias puras y aplicadas en las que se hace uso de los principios de genética, biología de poblaciones, ecología, economía, sociología, filosofía y otras disciplinas para resolver problemas prácticos y urgentes. La biología de la conservación intenta proporcionar una base para el manejo inteligente e informado de los ecosistemas altamente perturbados y ayuda a entender los procesos funcionales de los ecosistemas naturales para mantener su diversidad ante la expansión de la población humana quien acelera la destrucción y fragmentación de hábitats.

La biología de la conservación inició como resultado de la pérdida continua y acelerada de la diversidad biológica y de la alteración de los ecosistemas por las actividades humanas. El crecimiento exponencial de la población humana (6 mil millones actualmente), es una preocupación dominante. Los recursos renovables se están agotando; el consumo excede al reabastecimiento; las áreas de bosques naturales son destruidas en índices alarmantes; la creciente desigualdad en la distribución de la riqueza significa que millones de personas viven en pobreza extrema, mientras una pequeña minoría disfruta de un estándar de vida inigualable en la historia de la humanidad. La pobreza extrema es el factor que más contribuye a la destrucción y degradación de los ecosistemas. El gran consumo de la gente rica, en el otro extremo del espectro, contribuye por lo menos en igual medida a la pérdida de la biodiversidad.

La biología de la conservación es una “ciencia orientada a una misión”. Esto significa que ciertos postulados se asumen como ciertos, por ejemplo: “la diversidad de organismos es buena”, “la complejidad ecológica es buena”, “la evolución es buena” y “la diversidad biótica tiene un valor intrínseco” (Meffe y Carroll, 1994). Se basa en el postulado de que la vida tiene un valor innato, sin importar el valor directo o indirecto de ciertas especies para el bienestar del hombre.

1.1.1 Origen, historia y filosofía de la biología de la conservación

El impacto del uso de la tierra y sus recursos, y las raíces del movimiento de conservación

El cambio es constante; la extinción de las especies siempre ha existido, los biólogos de la conservación estiman que el índice actual de extinción es de 3 a 5 veces mayor que en la mayoría de los periodos precedentes de vida en la tierra. Estudios internacionales estiman que al menos el 15% de las especies están en peligro inmediato de extinción si no se toman medidas drásticas para su protección (Frankham *et al.*, 2002). El cálculo del índice de extinción está basado en los niveles de endemismo y en la tasa de alteración del hábitat; por ejemplo, la tasa de deforestación y la pérdida de arrecifes de coral.

Todos hemos visto estadísticas como las anteriores y mucha gente, incluyendo las personas involucrados en la planeación de políticas gubernamentales, cree en éstas. ¿Entonces por qué no hay acciones drásticas para

revertir la pérdida de biodiversidad? Las razones son complejas pero éstas se pueden resumir, de manera simple, en términos de voluntades, necesidades y apatía. La mayoría de las personas desean un cierto grado de riqueza material, aun cuando sea a expensas de otras personas u organismos. Para muchas personas, la necesidad de sobrevivencia, basada en la explotación de ecosistemas naturales es más inmediata que el deseo de proteger los ecosistemas para un bienestar a futuro.

Inclusive, las personas que aceptan la necesidad de tomar acciones, tienen la creencia ampliamente difundida de que los individuos no pueden hacer la diferencia. La gente espera que los gobiernos tomen el liderazgo, pero estos gobiernos están comprometidos con los modelos económicos que demandan un crecimiento continuo, lo cual a su vez, fomenta la permanente expansión del consumo. Existe un rango limitado para que los gobiernos nacionales desarrollen políticas económicas que pudieran contener el consumo debido a la amplia aceptación de las políticas de libre mercado. Los gobiernos transfieren la responsabilidad del cambio de los patrones de consumo hacia los individuos, quienes regularmente visualizan tales cambios como un sacrificio personal insignificante para la naturaleza, pero altamente significativo para el individuo; de este modo, existe muy poco incentivo para el cambio.

Si la extinción es inevitable, ¿por qué luchar contra ella? Reportes científicos basados en datos del pasado geológico establecen que no hay un periodo de tiempo programado para la sobrevivencia de las especies. Algunas especies se han extinguido después de periodos de tiempo relativamente cortos en términos geológicos; mientras que otras especies permanecen más o menos sin cambios a través de cientos de millones de años. La extinción a corto plazo, no es inevitable para todas las especies.

La especie humana puede estar condenada a la extinción, la cual quizás no será pronto. Sin embargo, los humanos podríamos ser la primera especie en todos los tiempos, capaz de elegir, capaz de ver acercarse su propia extinción y tener el poder de evitarla; esto, si reaccionamos a tiempo.

¿Cómo ha influido el uso de los recursos en la pérdida de las especies y sus hábitats?

No hay nada nuevo acerca de la destrucción del ecosistema; Aristóteles, en el periodo griego clásico, mencionó la destrucción amplia de los bosques en la región de los Balcanes (Meffe y Carroll, 1994). Los paisajes estériles en Siria, Turquía, Iraq e Irán son el resultado de la destrucción de bosques frágiles en esa área. Asimismo, la región mediterránea de Italia y Grecia estuvo alguna vez cubierta de bosques. Con la expansión de la civilización humana en la región, los bosques fueron destruidos hace muchos siglos.

A través de toda Europa Central y Occidental, los bosques naturales se perdieron conforme la población humana se expandió. En muchas áreas, los bosques fueron reemplazados para abrir áreas de pastoreo y cultivo. Las civilizaciones antiguas de la India y China tuvieron efectos similares en la cubierta forestal, que fue reemplazada gradualmente por cultivos agrícolas. En Europa y Asia, los primeros esfuerzos de conservación fueron enfocados principalmente, en el establecimiento de reservas privadas para caza de animales por parte de la nobleza, y en el mantenimiento de bosques sagrados con fines religiosos.

En América, la densidad de población humana antes de la colonización europea, era tan baja que cuando los recursos se agotaban, las personas podían moverse a otros lugares. Muchas de las sociedades practicantes de la agricultura nómada implementaban también algunas formas de manejo de la conservación de los recursos

naturales. Los jardines complejos de árboles, los cuales fueron introducidos por los colonizadores europeos, son un ecosistema con mayor estabilidad que un ecosistema formado por un monocultivo con una especie. Sin embargo, existe un desacuerdo con respecto al impacto ocasionado por las personas indígenas en las Américas, debido a la extinción de algunos grandes herbívoros poco después de la llegada de los humanos al continente, lo que algunos creen fue resultado de la caza.

En Estados Unidos y en menor medida en Canadá, vastas áreas de bosques fueron destruidas para la agricultura y la obtención de productos forestales que inicialmente fueron demandados por Europa; y que posteriormente fueron utilizados para por ejemplo la construcción de vías ferroviarias dentro del continente. Los bosques parecían interminables y vagamente malignos; en muchas historias para niños, los bosques son descritos como atemorizantes. En el pasado los bosques fueron vistos por muchos, como un impedimento para la civilización. Durante los primeros siglos de colonización no hubo ningún cuidado para la conservación de los ecosistemas forestales. Sin embargo, esto comenzó a cambiar a finales del siglo XIX.

En América Central, a lo largo de la costa del Pacífico, entre los años cincuenta y setenta, casi todos los bosques húmedos costeros de especies de latifoliadas fueron destruidos, así como las sabanas costeras, los bosques perennifolios y grandes áreas de manglares. A finales de los años setenta, únicamente permanecía el 2% de los bosques costeros originales. La mayoría de estos ecosistemas fueron destruidos para la producción de algodón, desplazando a muchas especies de flora y fauna nativas. Sin duda, muchas especies fueron llevadas a la extinción.

Durante una reunión con un silvicultor guatemalteco hace unos diez años, él mostró un mapa representando las zonas florísticas del país. En estas zonas el silvicultor señaló el área apropiada para la agricultura que era relativamente muy pequeña. Él mencionó que a excepción de esa área para la agricultura, el resto del país debería permanecer forestado debido a que la tierra es más adecuada para el crecimiento de árboles que para el cultivo de maíz y otros cultivos agrícolas. Yo pregunté al silvicultor si el área mencionada bastaba para producir alimentos suficientes para la población de Guatemala. Mi anfitrión sonrió y contestó: «Habría producción suficiente para alimentar a la población de Guatemala, El Salvador y Honduras, sin embargo, ni una hectárea de esas es utilizada para producir alimento para la población de Guatemala; en toda el área se cosechan productos agrícolas que se exportan al norte del continente. Así que la gente tiene la necesidad de talar el bosque para tener áreas de cultivo». Yo pregunté si él tenía alguna estimación del número de especies desaparecidas en el proceso continuo de desmonte de la tierra y su conversión a la agricultura. Él dijo: "Sí, se han perdido especies, pero no tenemos idea de cuantas, ya que algunas nunca han sido clasificadas".

Figura 1.1. Efecto de la conversión de terrenos forestales a cultivos agrícolas en Guatemala.

Aproximadamente el 26% del territorio mexicano está cubierto con bosques cerrados, en su mayoría templados. La deforestación intensa ha ocurrido y sigue ocurriendo, especialmente en los trópicos. En 1978, sólo quedaba el 10% del bosque tropical original. En la evaluación global forestal de 1992, México fue clasificado como el primer lugar en tasa anual de deforestación y cuarto lugar en la deforestación total. Actualmente, México no es el número uno en deforestación, pero se estima que el volumen de madera aprovechado por tala ilegal de los bosques es dos veces más alta que el volumen de madera aprovechado legalmente por año. La destrucción de los bosques para ampliar el área de pastoreo de ganado, ha resultado en niveles altos de deforestación en áreas tropicales (Durand y Lazos, 2004). La tala ilegal proporciona una alternativa para campesinos que no pueden depender del mercado para vender lo que les sobra de su cosecha de maíz y talan los árboles para obtener leña (Sierra Club, 2008).

Los expertos estiman que México cuenta con el 10% del total de las especies que hay sobre la Tierra. Aproximadamente 22 mil especies de plantas han sido identificadas en México, y seguramente existen algunas que no han sido clasificadas. Una parte significativa de la diversidad de México se encuentra en el bosque tropical seco, éste es el menos complejo y ocupó alguna vez, el 8% del área forestal de México. Actualmente sólo el 1% de él se encuentra en su estado original (Sánchez-Vélez y García-Núñez, 2000).

Filosofías en las que se basa el movimiento de conservación en Estados Unidos

Los fundamentos de la ética de la conservación tienen origen en varias formas de espiritualidad indígena y en las religiones principales del mundo. Al igual que no existe nada nuevo acerca de la destrucción de los ecosistemas naturales, tampoco hay algo novedoso acerca de la ética de la conservación, sin embargo, las filosofías recientes de conservación, establecidas en occidente influyen en los enfoques actuales hacia la conservación en todo el mundo.

La ética de conservación romántica trascendental propuesta a mediados del siglo XIX establece que la naturaleza no existe únicamente para el lucro económico. Henry David Thoreau y Ralph Waldo Emerson, entre otros, fueron sus promotores en el este de Estados Unidos, mientras John Muir la promovió en el oeste de ese país (Meffe y Carroll, 2004). Los parques de vida silvestre fueron propuestos y promovidos con entusiasmo por su belleza natural, sus valores intrínsecos y espirituales. John Muir fue un inventor y naturalista, originario de Escocia, que se preocupó por la naturaleza después de que casi pierde un ojo con un invento fallido. Él trabajó larga y exitosamente en Estados Unidos, para establecer un parque nacional en donde las actividades humanas fueran excluidas y la naturaleza pudiera estar libre de la influencia del hombre. También fundó el Club Sierra, que actualmente promueve los puntos de vista de su fundador, entre los que destaca el derecho intrínseco de todas las especies a existir.

La ética de conservación de recursos puede ser sintetizada como “el bien más importante en el número más alto, por el tiempo más largo”. La naturaleza fue vista, por sus promotores como un conjunto de elementos útiles, inútiles, o nocivos. Gifford Pinchot, quien trabajó para el Servicio Forestal de Estados Unidos, fue el principal partidario de la conservación de recursos en sus etapas iniciales. Él se enfocó en la justa distribución de los recursos entre los consumidores presentes y futuros; y en la eficiencia, es decir, la ausencia de desperdicios. Gifford Pinchot fue el principal promotor del concepto de uso múltiple de los recursos, postulado que actualmente influye en los usuarios de los recursos.

La ética evolutiva-ecológica de la Tierra es el fundamento del movimiento de conservación moderno. Los promotores de esta ética creen que las partes útiles de la naturaleza son mantenidas por partes aparentemente inútiles; inclusive las partes nocivas tienen un papel importante. El funcionamiento de los ecosistemas se compara aquí con el funcionamiento de un reloj fino, los números, las manecillas, el estuche y el mecanismo por sí solos pueden tener un valor inmediato; pero el reloj es inútil sin todas las otras partes escondidas que lo mantienen funcionando suavemente. La ética de la Tierra evolutiva-ecológica se basa en la filosofía de conservación de Aldo Leopold, fundamentada en la ciencia. Este autor reconoce la importancia de mantener los procesos subyacentes y el potencial evolutivo de los ecosistemas.

Como se mencionó en el párrafo anterior, la biología de la conservación moderna está fundamentada filosóficamente en la ética evolutiva-ecológica de la Tierra; sin embargo en la práctica, la conservación incluye una mezcla de las otras filosofías mencionadas en párrafos anteriores. Esto conduce a una controversia, particularmente con respecto al uso de los recursos, ya que comúnmente los mismos términos se utilizan para referirse a cosas diferentes. Los silvicultores tienden a considerar a la conservación como sinónimo de «uso inteligente», mientras que los ambientalistas es más probable que equiparen a la conservación con la «preservación».

Las poblaciones humanas alrededor del planeta, generalmente están conscientes de la necesidad de conservar los recursos naturales. Tal vez el mayor impedimento para la conservación de los recursos naturales es el sistema global actual, donde la distribución del poder y la riqueza se basan en un modelo económico que requiere competencia y un constante incremento en el consumo. Es evidente que el crecimiento indefinido en el consumo es insostenible. La biología de la conservación se originó a partir del reconocimiento de los límites para el crecimiento.

1.1.2 Objetivos, principios y características de la biología de la conservación

La meta principal de la biología de la conservación es mantener la viabilidad de la población de todas las plantas y animales. Aunque es ampliamente reconocido que la extinción es un proceso natural, se debe admitir que la adaptación a los cambios en el ambiente y la especiación son procesos naturales que requieren de la diversidad en los tres niveles de organización. El enfoque en la viabilidad de la población de plantas y animales silvestres no implica un sistema estático. Más bien, implica un intento para prevenir pérdidas futuras a causa de las actividades humanas. La viabilidad de una población significa mantener esta población de tamaño suficiente en un hábitat de calidad para la supervivencia a largo plazo de una especie; por lo que esto implica mantener la capacidad de las especies para el cambio evolutivo.

Tres principios rectores sientan las bases de la biología de la conservación: el cambio evolutivo, la ecología dinámica y los impactos humanos.

El cambio evolutivo. La evolución es el axioma básico que unifica a la biología. “Nada tiene sentido en la biología si no se considera a la luz de la evolución” de acuerdo con Theodosius Dobzhansky. Todos los tópicos sobre conservación yacen dentro del ámbito de la biología, así que los fundamentos de la evolución deberían guiar las respuestas a los problemas de conservación. El principio básico es que para todas las poblaciones, el potencial para responder al cambio ambiental en forma adaptativa debe mantenerse.

La ecología dinámica. El mundo ecológico es dinámico y en gran parte, carente de equilibrio. Los ecosistemas son sistemas abiertos con flujos de especies materiales y energía, que deben entenderse en el contexto de su entorno. En los ecosistemas existen fuertes interacciones entre especies. Las comunidades ecológicas no son conjuntos de especies al azar, pero tampoco existe una ruta predeterminada a seguir por un tipo de comunidad particular.

La presencia humana. Debe ser incluida en el plan de conservación. Mantener a la gente fuera de las áreas, rara vez será una solución a largo plazo para proteger la biodiversidad. Pretender que las personas no son parte de la naturaleza, lleva al desdén y a la ignorancia de los sistemas naturales. Los humanos siempre han formado parte, tanto de los sistemas naturales degradados, como de los sistemas naturales saludables. El consumo alto y la pobreza conllevan a una elevada degradación de los ecosistemas. La diferencia entre los consumidores ricos y los pobres es que los ricos, generalmente, no viven en los lugares donde ocurre la degradación, y por lo tanto, ellos no entienden la conexión entre el estilo de vida del consumidor y la destrucción de los sistemas naturales; mientras que quienes viven en la pobreza no pueden escapar de ella. La educación de los ricos, la distribución equitativa de la riqueza y nuevas definiciones de los “estándares de vida”, son prerequisites para que la presencia humana sea sostenible en los ecosistemas globales.

Las características de la biología de la conservación diferencian esta disciplina de los esfuerzos de la ciencia básica, ya que la biología de la conservación está orientada a lograr una misión y se fundamenta en el principio de que la conservación en sí misma es algo necesario y bueno. La biología de la conservación es más propensa a las discusiones filosóficas que la mayoría de las disciplinas de la ciencia. Las características de la biología de la conservación, de acuerdo con Meffe y Carroll (1994a), incluyen lo siguiente:

Disciplina de crisis. La biología de la conservación no es un simple conjunto de ideas abstractas; ésta es la aplicación de la ciencia a las crisis. Las acciones, algunas veces, deben ejecutarse sin un conocimiento completo. Puede ser difícil para los científicos mantener la credibilidad mientras los encargados de planear las políticas gubernamentales les piden respuestas, sin el tiempo suficiente para esperar los resultados de una investigación, los científicos deben contestar con los conocimientos a su alcance.

Ciencia multidisciplinaria. La biología de la conservación requiere aportaciones de la genética, la biogeografía, la filosofía, la biología de poblaciones, la ecología del paisaje, la antropología, la sociología, la economía y de otras disciplinas. La biología de la conservación requiere la unión de la ciencia pura con la aplicada, y de las ciencias naturales y sociales.

Ciencia inexacta. No existe una respuesta simple a la mayoría de las preguntas acerca de la conservación. Los procesos ecológicos regularmente son impredecibles y las funciones ecológicas aun no se entienden por completo.

Ciencia orientada a valores. Todas las áreas de la ciencia tienen una orientación hacia valores implícitos, pero la biología de la conservación la tiene en forma explícita. La meta es conservar los ecosistemas naturales, los organismos y los procesos involucrados, por su valor para la sociedad; por lo tanto, existe un interés explícito en los objetivos de la conservación. Sin embargo, sin importar los valores que definan las preguntas asociadas a la investigación, la ciencia debe ser objetiva por sí misma en cuanto a metodología y aplicación.

La escala del tiempo evolutivo. La escala del tiempo en términos evolutivos es muy diferente de aquel que se maneja con un horizonte de tiempo de 25 años para cosechas sustentables de un paisaje forestal. Las metas de la biología de la conservación se cumplirán cuando un sistema retenga la diversidad de su estructura y función en una escala de tiempo evolutivo.

Ciencia de eterna vigilancia. Las áreas protegidas serán destruidas si la demanda por los recursos que hay en ellas es lo suficientemente grande, y si los argumentos para su mantenimiento como áreas protegidas son débiles, o si esos argumentos son respaldados débilmente por el público. Una población natural manejada de manera sustentable debe ser monitoreada con el paso del tiempo para asegurar su continuidad.

1.1.3 Estrategias de conservación

Las estrategias de la conservación incluyen: métodos que se basan en áreas de terreno, tales como los elementos de conservación del manejo sustentable de los recursos (el enfoque del ecosistema aplicado al manejo de bosques, la agricultura orgánica, la agro silvicultura) y áreas protegidas; y métodos basados en las especies como: la reproducción en cautiverio, bancos de germoplasma y el manejo de la restauración.

¿Exactamente, qué deberíamos conservar? la convención sobre diversidad biológica reconoce la importancia de la conservación a tres niveles: ecosistemas, especies y genes. También, es ampliamente reconocido que la conservación de los procesos ecológicos que se mantienen entre las especies es crucial. Estos procesos involucran agua, suelo y aire.

Definir las prioridades, especialmente en áreas con escasos recursos (económicos o humanos), y con un número elevado de especies amenazadas, es un reto significativo. Es imposible conservar muestras que representen el rango de variación genética de cada una de las especies. Las categorías de especies con alta prioridad para su conservación se agrupan en cuatro:

- Especies amenazadas. Se han elaborado listas a nivel nacional e internacional de las especies que están en riesgo; sin embargo, las listas de especies amenazadas son largas y la pregunta de cuáles son prioritarias para incluirlas en un programa de conservación es constante.
- Especies ecológicamente importantes. Éstas incluyen a las centrales, llamadas “especies clave” ecológicamente, por estar ampliamente conectadas en las comunidades ecológicas. La teoría es que la conservación de éstas tendrá el máximo impacto sobre la conservación de las demás especies en el ecosistema; debido a que la pérdida de las especies clave ecológicamente ocasionará probablemente la pérdida de especies asociadas.
- Especies útiles para los humanos. Este enfoque es más sencillo de promover entre los planeadores de políticas gubernamentales y entre las comunidades locales. Estas especies se utilizan para la alimentación, la producción de medicamentos o la fabricación de ropa. En esta categoría se encuentran los ancestros silvestres de especies domesticadas, así como especies con usos futuros identificables.

- Especies con valor no utilitario. Muchas actividades de conservación se han enfocado en especies carismáticas, usualmente animales grandes que son conocidos ampliamente, como el oso panda o el jaguar, entre muchos otros. Un argumento de valor para este enfoque es que al mantener el hábitat suficiente para éstas, se asegura la sobrevivencia de muchas otras especies que requieren un hábitat similar, pero un menor espacio vital.

La conservación basada en áreas geográficas

Muchas agencias de conservación se enfocan a proteger áreas de alta prioridad, en lugar de especies por sí mismas. Son comunes dos enfoques:

- Seleccionar áreas que tienen alta diversidad o altos números de especies endémicas o amenazadas. Las áreas con altas concentraciones de especies endémicas son clasificadas como “hotspots” o sitios prioritarios; su identificación y conservación exitosa tienen un efecto positivo desproporcionado sobre la conservación de la diversidad biológica. La escala es muy importante, un metro cuadrado de pradera contendrá más diversidad que un área similar de bosque tropical húmedo, pero 100 hectáreas de bosque tropical húmedo contendrán mucha mayor diversidad que 100 hectáreas de praderas.
- Aplicar una clasificación ecológica y asegurar la representatividad ecorregional en un sistema de áreas de conservación. Si los paisajes a gran escala que incluyen mucha de la variabilidad abiótica de una ecorregión son protegidos, la mayor parte de la biodiversidad en las ecorregiones se asume como protegida.

Si se tiene poco conocimiento de la ubicación específica de las especies de interés, o de las áreas con alta diversidad, el segundo método, conocido como el enfoque de filtro grueso, capturará mucha de la variabilidad que está asociada con gradientes ambientales o con materiales subyacentes originarios del suelo. Sin embargo, es muy probable que se pierdan los sitios prioritarios. El mejor enfoque es una combinación de los dos, estableciendo áreas protegidas basadas en la representatividad ecorregional, y aplicando un análisis de escala fina (enfoque de filtro fino) para capturar especies conocidas y áreas de interés.

Áreas protegidas

Muchos practicantes de la conservación consideran a las áreas protegidas como la primera línea de defensa para la conservación de la biodiversidad. Las áreas que han sido identificadas como poseedoras de alto valor para la conservación y que se encuentran protegidas de alteraciones humanas adicionales, tienen un papel importante dentro de la conservación, pero no pueden mantenerse por sí solas y en muchas áreas no debería ser el enfoque principal. Los retos asociados con el establecimiento de nuevas áreas protegidas son significativos (Anónimo, 2002). Las áreas que tienen un alto valor de conservación también tienen un valor económico alto, pero además están densamente pobladas. Muchas de las áreas de conservación son afectadas por las actividades humanas, por lo que requieren un mantenimiento continuo y en algunos casos, la restauración sin esperar que los procesos naturales mantengan la biodiversidad nativa. Finalmente, los ecosistemas no son estáticos y no funcionan como islas, así que debe mantenerse la conectividad en hábitats similares a lo largo del paisaje, aunque se encuentre protegido o no. El manejo de la tierra fuera de las áreas protegidas puede tener un impacto significativo sobre las funciones ecológicas dentro del área protegida, dependiendo del tamaño de ésta.

Manejo sustentable de recursos

En la mayor parte de los paisajes del mundo, el enfoque más factible para la conservación de la biodiversidad es aplicar un enfoque del ecosistema en el cual el manejo de recursos sea importante. Esto significa intentar mantener los procesos naturales con el manejo diario de los sistemas naturales. Lo anterior reconoce la necesidad de la extracción de recursos y la producción agrícola, pero trata de asegurar la sustentabilidad del sistema natural en el cual se aplica el manejo. En el manejo de bosques, este enfoque significa que la silvicultura se practique de tal forma que las alteraciones naturales de los procesos se reflejen en el régimen de cosecha y, en la medida de lo posible, se mantenga una mezcla natural de especies en la unidad de manejo. En la producción agrícola de granos está implícita la aplicación de principios de agricultura orgánica que mantienen todo tipo de fauna en el suelo y, asimismo, conservan la variedad de cultivos agrícolas y razas de plantas locales que retienen la diversidad genética.

Los retos asociados con tal manejo incluyen un completo entendimiento de los procesos naturales del ecosistema para lograr un mantenimiento continuo, que conserve la sustentabilidad económica del ecosistema. Los sistemas verdes de certificación elaboran estándares ampliamente aceptados que intentan involucrar, tanto una sustentabilidad económica como una ecológica. El sistema de certificación de bosques del Consejo de Administración Forestal (FSC por sus siglas en inglés) y la Asociación para el Mejoramiento de Cultivos Orgánicos (OCIA por sus siglas en inglés) en el caso de la agricultura, son ejemplos de los sistemas verdes de certificación.

Conservación basada en las especies

Los enfoques de conservación antes descritos pueden ser calificados como acercamientos *in situ*; es decir, que tienen como objetivo conservar a las especies en su hábitat natural. Con frecuencia, las estrategias de conservación efectivas requieren una combinación de estos enfoques con prácticas de conservación *ex situ*, lo que significa el manejo de la conservación lejos del hábitat natural de las especies. Estos enfoques están basados en las especies.

Conservación *ex situ*

En casos extremos, especialmente en animales, los programas de reproducción en cautiverio son utilizados para mantener y restaurar especies en peligro de extinción. Tales programas están establecidos para especies en peligro de extinción que ya no existen como poblaciones silvestres viables. Un ejemplo es el lobo mexicano (ejemplares de esta especie se mantienen en zoológicos y son cruzados evitando endogamia excesiva, esto con la esperanza de que el lobo mexicano regrese a los ecosistemas naturales).

Existen retos significativos asociados con este enfoque de conservación. Por ejemplo, es muy difícil reproducir los procesos naturales en un ambiente artificial como en un zoológico. Puede ocurrir la domesticación no intencional como resultado de la asociación cercana con los humanos, lo que ocasiona dificultad o inhabilidad de las especies para ser reintroducidas exitosamente a su ambiente silvestre. Mantener poblaciones suficientes para evitar la pérdida de la diversidad genética puede ser un reto difícil en cautiverio (Laikre *et al.*, 1993). Finalmente, existe un alto costo asociado con la implementación de las soluciones para cada uno de los obstáculos anteriores.

Los bancos de germoplasma se han construido por diferentes razones. Inicialmente, su propósito fue el mantener una reserva de germoplasma que representara la variabilidad genética de los cultivos agrícolas. Los esfuerzos se enfocaron principalmente a mantener colecciones de germoplasma provenientes de parientes silvestres de las especies cultivadas que pudieran ser útiles en programas de reproducción futuros. Por la misma razón, se mantienen bancos de genes para muchos árboles forestales bajo mejoramiento genético.

Más recientemente, los bancos de germoplasma han sido considerados como un componente importante de los esfuerzos de conservación para plantas en peligro de extinción. Los bancos de germoplasma pueden ser clasificados como banco de semillas, bancos de clonación, jardines botánicos, almacenamiento criogénico o muestras de ADN. Los bancos de germoplasma nunca deben sustituir la conservación *in situ*; sin embargo, pueden ser un complemento valioso para otros esfuerzos de conservación.

Algunos de los retos asociados con este enfoque incluyen los costos y la dificultad de recolectar muestras adecuadas, el tiempo de vida finito de las muestras en el banco de germoplasma (por lo menos cuando se usan métodos convencionales de almacenamiento) y la posibilidad de cambios genéticos durante el almacenamiento.

Manejo activo y restauración

En algunos casos, cuando los factores ambientales están amenazando directamente la sobrevivencia de una especie, la protección por sí sola, ya sea *in situ* o *ex situ*, no salvará a la especie. Puede ser necesaria la intervención activa seleccionando y reproduciendo individuos resistentes o tolerantes a nuevas plagas y enfermedades, o a factores climáticos. Al final, el establecimiento de poblaciones modificadas y restablecidas en su hábitat original o en uno nuevo, constituirá una forma de conservación *ex situ*.

El mayor reto es la disponibilidad de recursos para las especies con poco o ningún valor comercial inmediato.

1.2 El papel de la genética en la biología de la conservación

La genética es una disciplina importante dentro del ámbito de la biología de la conservación. Los principios genéticos y las prácticas relacionadas con la conservación son conocidos como genética de la conservación. Ahora existen libros y una revista científica titulada *Genética de la conservación*; y esta área de estudio ha sido reconocida como una subdisciplina dentro del campo de la genética.

La conservación de recursos genéticos tiene una larga historia dentro de la agricultura y su preocupación principal ha sido mantener la diversidad genética de los cultivos agrícolas, con un enfoque sobre las reservas de los ancestros silvestres de especies cultivadas.

El establecimiento de centros de investigación y bancos de genes se inició en varios países durante el siglo pasado. Generalmente, la conservación de genes estuvo en manos de científicos, patrocinados por países ricos, con un enfoque fuertemente utilitario, basado en las necesidades de la industria agrícola en América del Norte y Europa. Las compañías de semillas han tenido acceso a los bancos de semillas y pueden patentar cualquier variedad que se desarrolle a partir de la reserva original.

Los árboles forestales no han recibido el mismo nivel de esfuerzo de conservación que los cultivos agrícolas; sin embargo, en las cuatro décadas pasadas se ha proporcionado una atención considerable a mantener la diversidad genética adecuada para el mejoramiento continuo en programas de reproducción de especies comerciales. Actualmente existen bancos de semillas, huertos semilleros, archivos clonales, y existen pruebas de procedencias-progenies para la mayoría de especies utilizadas en plantaciones forestales. Este tipo de acciones son contribuciones a la conservación de los genes de especies utilizadas en el establecimiento de plantaciones.

En el contexto de la biodiversidad, la conservación de los genes tiene un origen y un enfoque muy distinto. La conservación de los genes se basa en la ética de la Tierra evolutiva-ecológica, en la cual se establece que las especies tienen un valor inherente y, por lo tanto, se debe permitir a éstas continuar adaptándose a los cambios y evolucionar con el transcurso del tiempo. Regularmente, el enfoque principal para la conservación de genes es sobre las especies amenazadas, en lugar de las especies comercialmente importantes.

Muchos conservacionistas han unido esfuerzos con el movimiento para el control local y la remuneración local del uso de los recursos genéticos. Muchas reservas locales de recursos genéticos valiosos residen en países subdesarrollados; sin embargo, frecuentemente esas reservas están controladas por compañías o agencias de países desarrollados.

1.2.1 ¿Por qué conservar la diversidad genética?

A pesar del reconocimiento de la evolución como el principio unificador de la biología y el papel central del potencial evolutivo en la biología de la conservación, el debate continúa respecto al papel de la genética y su importancia relativa en los programas de conservación. En parte, esto surge por razones prácticas. Es difícil medir la diversidad genética y la variabilidad a nivel genético ya que no es una característica obvia de los ecosistemas naturales.

Los tres argumentos principales que se mencionan en contra de los esfuerzos explícitos para la conservación genética, son los siguientes:

1. Cualquier especie en peligro de extinción será víctima de la aleatoriedad en la demografía poblacional, antes de que la genética tenga algún efecto. La controversia sobre las especies de felinos que habitan el continente africano muestra un ejemplo de esto: estudios genéticos han indicado niveles muy bajos de diversidad genética en poblaciones naturales de chitas. Estos niveles bajos de diversidad genética fueron considerados como un factor determinante en la posibilidad de sobrevivencia de la especie. Los argumentos fueron rebatidos por ecólogos que señalaron que, a pesar de la falta de variabilidad genética, la sobrevivencia de la progenie de los chitas fue similar a las progenies de otras especies de carnívoros mayores; por lo tanto, otras amenazas tendrían más probabilidad de causar la extinción de las especies.
2. La magnitud de los problemas que enfrenta la biota de la Tierra es tan grande que enfocarse en la genética es una distracción costosa, ya que es poco probable que salve especies en el corto plazo. En otras palabras, existe más por ganar, especialmente en el corto plazo, enfrentando los problemas inmediatos, tales como la pérdida de hábitat.

3. Abundan los ejemplos de endogamia extrema o de especies con baja diversidad genética, así que la genética es irrelevante. Se ha encontrado que muchos mamíferos grandes tienen una diversidad genética baja y siguen teniendo la habilidad de reproducirse y sobrevivir. La población de alces en Terra Nova muestra un ejemplo de una población fundadora muy pequeña que dio origen a una población exitosa de miles de animales, la cual tiene niveles muy bajos de diversidad genética. *Pinus resinosa* es una especie que tiene un área de distribución natural moderadamente amplia, formando grandes poblaciones saludables, a pesar de los niveles bajos de diversidad genética.

En algunos casos, sin embargo, el conocimiento y la manipulación de la variabilidad genética es el único camino para salvar a las especies. Por ejemplo, en el este de Norteamérica, una enfermedad introducida está destruyendo las poblaciones de *Juglans cinerea* debido a que la resistencia a la enfermedad existe en frecuencias muy bajas en las poblaciones naturales de esta especie (Loo *et al.*, 2007b). En tal situación, es vital conservar los genotipos que tienen resistencia a la enfermedad. Esto permitirá un programa de reproducción para una reserva de plantas a establecerse en plantaciones de restauración.

El conocimiento genético no puede prevenir la pérdida de hábitat, pero puede ayudar a la restauración de ese hábitat. Entender la variabilidad adaptativa y la tolerancia de diferentes recursos genéticos a condiciones ambientales particulares, incrementará la probabilidad de éxito de cualquier iniciativa de restauración.

Es cierto que muchas especies tienen una baja diversidad genética y han existido con aparentemente pocos problemas por miles de años, pero quizá estas especies no han sido confrontadas por nuevas enfermedades o parásitos. Es muy probable que tales especies sean menos hábiles para resistir los retos que plantean los ambientes cambiantes, que las especies con mayores niveles de variabilidad, especialmente en características de importancia adaptativa.

La genética de la conservación significa conservar la habilidad de las poblaciones y de las especies para adaptarse a los cambios; es decir, conservar su potencial evolutivo, en lugar de intentar mantener todos los individuos diferentes.

1.2.2 La fuente de toda la variabilidad - cambios aleatorios en el ADN

¿Qué significa “potencial evolutivo”? Que toda la variabilidad genética es el producto de la mutación y la recombinación (nuevas combinaciones que aparecen a partir de la fertilización). La tasa de mutación varía ampliamente en áreas diferentes del genoma. El ADN contiene regiones con genes que codifican para proteínas y frecuentemente, una gran cantidad de otras regiones que no tienen un propósito conocido. La tasa de mutación es menor en las regiones que codifican para genes, que la tasa de mutación para las regiones del ADN que no codifican genes. Es extremadamente difícil estimar la tasa de mutación representativa del genoma. Muchas mutaciones son sustituciones de una base en la cadena de ADN. En algunos casos las mutaciones pueden no tener efecto alguno o pueden ocasionar un malfuncionamiento total y desarrollar una falla en las funciones del organismo.

Los cambios mutacionales no tienen valor adaptativo por sí mismos; es decir, no se sabe que las condiciones ambientales provoquen la presencia de ciertas mutaciones que pudieran conferir un mayor valor adaptativo al genotipo. Muchas mutaciones son deletéreas o letales. Las mutaciones pueden compararse con cambios

aleatorios, hechos en una máquina altamente compleja y cabe considerar la probabilidad de que uno de estos cambios pueda ser ventajoso.

Las mutaciones aparecen constantemente, dando lugar a una pregunta: ¿Por qué estar preocupados acerca de la variabilidad existente? Los científicos han declarado que no importaría si mucha de la variabilidad se perdiera en las poblaciones de árboles, ya que se reconstituiría con el paso del tiempo. Sin embargo, es poco probable que pudieran reconstituirse las mismas variantes, debido a que muchas de las variaciones que existen en una población aparecen y sobreviven por casualidad.

El número de generaciones requeridas para reconstituir la diversidad genética de la mayoría de las especies es demasiado grande para ser útil en las actuales condiciones cambiantes del ambiente, ya que se requieren de 100 a 1,000 generaciones.

Actualmente, la variabilidad en las poblaciones es vital para la adaptación a las condiciones ambientales cambiantes. Las mutaciones en las poblaciones pueden ser medianamente deletéreas, neutras o benéficas. Cuando ocurren cambios ambientales abruptos, no hay tiempo para que una nueva variabilidad aparezca. Cuando los ambientes cambian rápidamente, las variantes deben estar presentes dentro de las poblaciones afectadas que experimentan estas condiciones cambiantes, para responder a los cambios.

Las poblaciones periféricas, o que se encuentran cerca del límite del rango geográfico de las especies, pueden tener una variabilidad adaptativa importante. Algunas veces estas poblaciones tienen diferentes características, genéticamente controladas, debido a diferentes condiciones ambientales. Las poblaciones periféricas pueden ser muy importantes para contrarrestar los efectos del cambio climático. La pérdida de poblaciones periféricas podría significar la pérdida de variantes genéticas que confieren adaptación a esas condiciones climáticas.

En términos genéticos, el potencial evolutivo es la suma de la variabilidad nueva y la existente. El potencial se refiere a la posibilidad de que tal variación incremente la aptitud de los individuos que poseen la variante bajo ciertas condiciones ambientales. Sin la variabilidad nueva y la existente, las poblaciones no pueden responder al cambio ambiental.

1.2.3 Amenazas a los recursos genéticos

La pérdida del hábitat es la amenaza número uno para los recursos genéticos globales, resultando en la reducción del tamaño de las poblaciones lo cual, a su vez, puede asociarse con la pérdida aleatoria de genes. Cuando desaparecen las poblaciones, las variaciones adaptativas en esas poblaciones comúnmente se pierden. La fragmentación de poblaciones que usualmente acompaña a la pérdida del hábitat, trae como consecuencia la creación de poblaciones pequeñas y aisladas con una pérdida asociada de la diversidad genética que ocurre con el paso del tiempo, debido a la interrupción de la migración. Los impactos de especies exóticas son la segunda amenaza más grande a la biodiversidad en general, y para los recursos genéticos en particular (McNeely, 2003).

Los impactos incluyen la competencia por los recursos con especies nativas, especialmente en ambientes perturbados; además, incluye a los frecuentes y devastadores efectos de nuevas plagas y enfermedades sobre las especies que no han coevolucionado mecanismos de defensa.

El cambio climático amenaza a las especies y a las poblaciones (Aitken *et al.*, 2008), especialmente a especies que crecen en el límite sur del hemisferio norte o cerca de la cima de las montañas. El probable impacto del cambio climático, combinado con la fragmentación extensiva de los paisajes, y el potencial para interacciones con patógenos y plagas introducidas será masivo; sin embargo, ese impacto no es cuantificable con el conocimiento actual.

La explotación y la destrucción de las poblaciones ponen en peligro a las especies y a los ecosistemas. En algunos casos la remoción continua de los mejores individuos a través de varias generaciones, puede llevar a cambios poco ventajosos en las frecuencias génicas y erosiona el acervo genético valioso.

Cada una de las amenazas antes mencionadas es un peligro serio a la diversidad genética; sin embargo, la diversidad genética es la clave para la adaptación de las especies y la persistencia de los ecosistemas frente a estas amenazas. En conclusión, preservar el potencial evolutivo de las especies es crucial en las estrategias de conservación para contrarrestar las principales amenazas globales a la biodiversidad.



Ensayo de procedencias y progenies de *Pinus pinceana* en un ambiente común.

P. pinceana es un pino piñonero endémico de México que tiene una distribución natural limitada, con menos de 15 poblaciones pequeñas, dispersas y discontinuas, que crecen en ambientes semiáridos de las laderas interiores de la Sierra Madre Oriental en los estados de Coahuila, Zacatecas, San Luis Potosí, Querétaro e Hidalgo. La especie tiene importancia ecológica y económica para los habitantes de esas regiones al ser la principal fuente de leña y combustible, así como de piñones comestibles (piñón blanco) y forraje para animales domésticos. Además, este pino es uno de los elementos estructurales clave de los ecosistemas de piñonares y de él dependen muchas especies vegetales y animales. La mayoría de las poblaciones se encuentran amenazadas por el pastoreo, los incendios y la extracción de leña y frutos; además, la tendencia en el aumento de temperatura y sequía asociadas con el cambio climático amenaza a las poblaciones localizadas en los ambientes de mayor aridez. Varios estudios, como el que se muestra en la foto, han demostrado que existe una diferenciación genética importante entre las poblaciones que se adaptan a las condiciones de estrés hídrico y térmico que enfrentan en su hábitat natural, incluyendo la tasa de crecimiento, la acumulación y distribución de biomasa, el contenido de cera cuticular, la eficiencia en el uso del agua, y crecimiento de la raíz, entre otras.

(Foto proporcionada por J. Jesús Vargas Hernández)

Capítulo 2. Principios básicos de genética aplicados a la genética de la conservación

2.1 La ciencia del ADN: estructura, función y concepto molecular de gen

El ADN funcional (el ácido desoxirribonucleico) es una doble hélice –una forma ahora familiar para todos– con dos cadenas complementarias unidas por enlaces químicos. Cada cadena consiste de una secuencia de nucleótidos. Existen cuatro nucleótidos diferentes: timina (T), adenina (A), guanina (G) y citosina (C); estos nucleótidos, en un número interminable de combinaciones, contienen la información genética.

Por lo menos un conjunto completo de una doble cadena de ADN, característica de una especie en particular, se encuentra en la mayoría de las células de un organismo. Muchos organismos superiores tienen juegos duplicados de ADN; existe un juego completo de ADN en cada uno de los dos cromosomas en una célula. Cuando ocurre la división celular, el ADN se duplica a través del proceso conocido como mitosis. Las dos cadenas complementarias de ADN se separan y posteriormente se replican con la unión de un juego complementario de nucleótidos en cada cadena. El resultado de este proceso es una replicación exacta de dos cadenas complementarias para cada célula nueva, excepto por errores ocasionales, que originan las mutaciones. El proceso mediante el cual las células germinales se dividen se conoce como meiosis, el cual origina cuatro gametos haploides a partir de cada célula original. El ADN también se replica durante la meiosis, pero debido a la recombinación y al agrupamiento independiente de los cromosomas en cada célula gamética, el contenido genético de cada célula es único.

Cada serie de tres nucleótidos (codón) codifica un aminoácido. Existen 64 codones posibles, los cuales en su mayoría codifican para la formación de aminoácidos. Existen veinte aminoácidos que, en diferentes combinaciones forman las proteínas. El hecho de que existan más codones (64) que aminoácidos significa que existe una redundancia; esto es, más de un codón puede codificar para un mismo aminoácido. Un codón, conocido como “codón de iniciación”, señala el inicio de la secuencia de codificación de la proteína. Existen tres codones de terminación que señalan el final de la codificación de la proteína. Las proteínas son secuencias de aminoácidos, que de acuerdo con el orden y número de éstos, determinan la estructura y la función de la proteína.

Un gen es la secuencia de codones que codifica para una proteína, conocida como la unidad de transcripción o estructura abierta de lectura con el codón de iniciación al principio y el codón de terminación al final. Además, una secuencia de codones, conocida como promotora (gen promotor), se localiza usualmente cerca del codón de iniciación. El gen promotor es necesario para iniciar la biosíntesis de proteínas. También existen secuencias reguladoras que controlan la tasa de iniciación del proceso.

En la doble hélice del ADN, la adenina (A) se enlaza con la timina (T) y la guanina (G) se enlaza con la citosina (C). Cada par de nucleótidos enlazados se conoce como “un par de bases”, el cual es la unidad fundamental de la información genética. El tamaño de un gen se describe en términos del número de pares de bases o por el número de codones que contiene. Un gen típico tiene alrededor de 1,000 codones; sin embargo, los genes pueden variar en longitud enormemente debido a un número variable de secuencias no codificadoras conocidas como “intrones”.

La síntesis de proteínas involucra varias etapas. Primero, el proceso de transcripción en donde se produce el ácido ribonucleico (ARN) mensajero a partir de un gen. El ARN es una secuencia de nucleótidos, similar al ADN, excepto que el uracilo (U) reemplaza a la timina y la ribosa reemplaza a la desoxirribosa. El ARN mensajero es una plantilla que es “traducida” para construir una cadena de aminoácidos, la cual forma una proteína. La traducción involucra tres clases de ARN; además del ARN mensajero, se requiere el ARN ribosomal y el ARN de transferencia.

Frecuentemente, se requieren dos o más cadenas de aminoácidos para hacer una proteína funcional y las proteínas requieren una modificación posterior a la traducción, antes de ser funcionales. Por lo tanto, se pueden necesitar varios genes para producir una proteína funcional.

El ADN es una molécula altamente compleja. Hasta finales de los años setenta, se suponía que todo el ADN funcionaba como el ADN bacteriano, con una relación directa entre un segmento discreto de ADN y la producción de una proteína y sin ningún ADN de desecho. Sin embargo, en 1977 fue una sorpresa para los biólogos moleculares descubrir que las regiones codificadoras del ADN de organismos superiores estaban interrumpidas por, aparentemente, regiones no codificadoras (Lewin, 1997). Regularmente estas regiones que no codifican son mucho más largas que el gen en sí. Además, algunos genes aparentemente no tienen ninguna función, excepto la de preparar a otros genes para la transcripción, remover o cortar y quitar las regiones de ADN que no codifican y modificar las cadenas de aminoácidos sintetizados para hacer proteínas funcionales.

Los intrones, regiones de los genes que no codifican proteínas, están comúnmente integrados por series de bases repetidas en pareja. Los intrones deben ser removidos del ARN antes de que el gen interrumpido sea funcional.

Antes del desarrollo de la tecnología de secuenciación, cuando estos segmentos de ADN repetido fueron observados por primera vez como bandas oscuras en un tubo de centrífuga, se creyó que eran anomalías en el ADN; esto es, alguna forma inusual de ADN, por lo que fueron llamados “satélites”, formados por segmentos relativamente largos de ADN repetido. Posteriormente fue posible secuenciar segmentos más cortos de ADN repetido, los cuales fueron nombrados minisatélites (<65 pares de bases). Los minisatélites fueron el último tipo de ADN repetido en ser descubierto, en forma de segmentos muy cortos (de dos a seis pares de bases). Por lo anterior, el nombre “satélite” no tiene ninguna relación con la localización de las repeticiones.

Los organismos superiores tienen dos tipos de ADN: el nuclear, descrito en párrafos anteriores y el ADN citoplasmático que es mucho más similar al ADN de las bacterias; el ADN citoplasmático está presente en las mitocondrias de animales, insectos, hongos y plantas, así como en los cloroplastos de las plantas. El ADN citoplasmático es mucho más simple que el ADN nuclear y para algunos propósitos, provee marcadores más útiles. Las mitocondrias son generalmente heredadas de la madre. Los cloroplastos también son heredados de la madre en las especies de plantas no leñosas y en latifoliadas, pero en las coníferas, el ADN en los cloroplastos se hereda del padre.

1. Genoma nuclear (ADNn, cromosomas); decenas de miles de genes en plantas; tamaño altamente variable, dependiendo de la cantidad de ADN no codificador; (más de 45,000 genes en Populus reportado por Tuskan et al., 2006).

2. Genoma mitocondrial (ADNmt, moléculas múltiples de ADN circular en cada célula); plantas y animales; cerca de 50 genes, la mayoría relacionados con la glicólisis y el transporte de electrones, cantidad alta de ADN no codificador altamente variable en animales; menor en algunas plantas.

3. Genoma cloroplástico (ADNcp, moléculas múltiples de ADN circular); sólo en plantas; 100 – 120 genes que codifican principalmente para componentes de la fotosíntesis, poca variabilidad.

Figura 2.1 Resumen de la estructura del genoma.

2.1.1 ¿Cómo surge la diversidad genética?

La mutación es la fuente de la diversidad genética. Los cambios en la secuencia de nucleótidos ocurren como errores durante la replicación del ADN, incluyendo la sustitución o la adición de nucleótidos. A nivel cromosómico, la mutación ocurre por eliminación, duplicación, inversión o por translocación de un nucleótido individual o de grupos de nucleótidos.

Las mutaciones que ocurren en el transcurso de la división celular que no están en la línea germinal, usualmente, sólo afectan a las células hijas de ese individuo y no son transferidas a la progenie. Estos cambios en el ADN son conocidos como mutaciones somáticas. Las mutaciones que se presentan durante la producción de las células de la línea germinal son transferidas a la progenie. En las plantas, esto incluye a las mutaciones en las células somáticas que dan origen a las yemas reproductivas.

El dogma central de la genética molecular (Lewin, 1997):

1. La información genética puede pasar de ADN a ADN por medio de la replicación y del ADN a las proteínas por medio de la traducción, pero no de las proteínas al ADN. Las enzimas, que son proteínas, modifican la función del ADN pero no pueden generar información nueva por medio de nuevas secuencias de ADN.

2. Los ácidos nucleicos son el único medio en que la información se transmite entre generaciones. Todos los cambios en el ADN son en forma de mutaciones accidentales.

Existen algunas excepciones al dogma central. Por ejemplo, en algunos organismos el ARN contiene la información genética en lugar del ADN. Además, los genes no están fijos en los cromosomas; los elementos transponibles se mueven de un sitio del cromosoma a otro, y pueden actuar como controladores moleculares para regular la expresión de genes. Las secuencias de ADN y las secuencias proteínicas no son colineales. Un ARN de transcripción puede ser extensamente editado. Las secuencias de ADN no codificadoras se intercalan con secuencias del ADN codificadoras. Diferentes órdenes de las secuencias de ADN pueden resultar en

diferentes ARN mensajeros, los cuales codifican para diferentes proteínas. Además, una secuencia sencilla de ADN puede ser leída en varios marcos de lectura traslapados, y traducidos subsecuentemente en diferentes proteínas. Finalmente, las respuestas adaptativas pueden ser transmitidas a la progenie como resultado de etapas diferentes de la activación de los genes, durante la diferenciación celular.

2.2 Genética de poblaciones

2.2.1 Frecuencias génicas y genotípicas, Ley de Hardy-Weinberg

Los genes pueden ser concebidos como secuencias de nucleótidos en una cadena de ADN, las cuales generalmente codifican para una proteína o parte de ésta. El “locus” es la localización física de la secuencia de ADN en un cromosoma.

Los organismos diploides tienen dos copias de cada locus, uno en cada cromosoma; cada uno de los progenitores aporta una copia. Los genes regularmente existen en formas diferentes, las cuales son conocidas como alelos. Los dos alelos de un locus particular pueden ser idénticos o diferentes. Cada individuo tiene dos alelos para una característica determinada, por lo que, el número de alelos en una población es dos veces el número de individuos.

Frecuencia génica o frecuencia alélica es la proporción de loci ocupados por una forma alélica en una población. Los dos términos son intercambiables. Un individuo homocigótico es aquel que tiene alelos idénticos en ambos cromosomas. Si todos los individuos en una población son homocigóticos, el número de alelos idénticos en la población será $2N$, donde N es el número de individuos. Si todos los loci en la población fueran ocupados por un solo alelo, la frecuencia del alelo o frecuencia génica sería 1.0. Si todos los individuos fueran heterocigotos para tal alelo significaría que tal alelo está presente en uno de los cromosomas en cada individuo de la población, por lo que el número de loci ocupado por este alelo sería N y la frecuencia génica para tal alelo sería 0.5.

La frecuencia génica es un parámetro muy importante en la genética de poblaciones. De hecho muchos aspectos de la estructura genética y de cruzamiento de una población son medidos en términos de las frecuencias génicas. Por ejemplo, las frecuencias génicas son un parámetro de diversidad genética y ayudan a deducir si la selección o endogamia están dirigiendo los cambios evolutivos de una población.

El equilibrio de Hardy-Weinberg o ley de Hardy-Weinberg es un concepto muy útil que se usa como punto inicial o una hipótesis nula. Esta ley establece que, en una población ideal, infinitamente grande, en ausencia de mutaciones, selección, migración y deriva genética, y bajo condiciones de apareamiento al azar, las frecuencias génicas y genotípicas permanecerán constantes por generaciones (Falconer y Mackay 1996).

Proporción de Hardy-Weinberg: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$

Las frecuencias genéticas para dos alelos (A y a) en un locus, en un individuo diploide se definen de la siguiente manera:

Genotipo	AA	Aa	aa	Total
Número	n_1	n_2	n_3	N
Frecuencia	$P=n_1/N$	$Q=n_2/N$	$R=n_3/N$	1

$$p = f(A) = P + 1/2 Q, q = f(a) = R + 1/2 Q \quad p+q=1$$

Así, las frecuencias génicas son $p = f(A)$ y $q = f(a)$, el resultado de p más q siempre es 1.0. La frecuencia de AA, Aa, aa son las frecuencias genotípicas y se definen en términos de p y q .

En una población con cruzamiento al azar con dos alelos en un locus particular, $f(A) = p$ y $f(a) = q$, la probabilidad de que un individuo reciba el alelo A de un progenitor masculino es igual a $f(A) = p$, y la probabilidad de recibir el alelo A de un progenitor femenino es $f(A) = p$, así, la probabilidad de recibir el alelo A de cada progenitor (esto es, que el individuo sea AA) es $p \times p$ o p^2 . Asimismo para el alelo a, la probabilidad de que el individuo sea homocigótico aa es q^2 .

Para el heterocigoto, la probabilidad de recibir el alelo A de un progenitor femenino y el alelo a de un progenitor masculino es pq , y la probabilidad de recibir el alelo A de un progenitor masculino y el alelo a de un progenitor femenino es pq , así $f(Aa) = 2pq$.

Debido a que $p^2 + 2pq + q^2 = 1$, se puede estimar la frecuencia de los genotipos si se conoce p , o si se conoce la frecuencia de uno de los alelos, debido a que $q = 1 - p$, siempre y cuando la población se cruza al azar.

La ley de Hardy-Weinberg se cumple sólo si el cruzamiento entre individuos en la población es al azar, las frecuencias de p y q son las mismas en machos y hembras, p y q son frecuencias entre gametos exitosos que contribuyen a los cigotos, y las frecuencias entre cigotos se registran antes de que ocurra la selección. Las condiciones antes descritas raramente ocurren en poblaciones naturales, así que el verdadero valor de la ley de Hardy-Weinberg está en la determinación de cómo las frecuencias génicas en las poblaciones divergen de las frecuencias génicas en equilibrio.

2.2.2 Procesos: mutación, selección, migración, flujo genético, sistema de apareamiento

En la naturaleza una población de organismos no existe en una condición ideal de acuerdo con la ley de Hardy-Weinberg. Es importante entender los procesos genéticos y ecológicos que originan e influyen en la diversidad genética. Como se mencionó anteriormente, las mutaciones son la única fuente de diversidad genética nueva. La frecuencia de mutaciones espontáneas varía entre organismos diferentes y entre regiones diferentes de un genoma. La estimación del índice de mutación varía ampliamente en la literatura debido probablemente a diferencias en la forma en que se calcula el índice de mutación. Por ejemplo, se mencionan índices diferentes de mutación dependiendo de si el índice de selección fue estimado a nivel división celular o por generación.

La selección es una de las fuerzas evolutivas que generalmente disminuye la diversidad genética, debido a que ésta actúa en contra de las mutaciones deletéreas o incrementa la frecuencia de genes favorables en la

población, como resultado de las presiones ambientales. Bajo el modo más simple de selección, las frecuencias génicas cambian en forma direccional, y los alelos que confieren ventajas a los individuos, incrementan su frecuencia, mientras que los alelos que confieren desventajas, disminuyen su frecuencia en la población. Sin embargo, el proceso de selección no es tan simple. Si diferentes condiciones fenotípicas o fisiológicas son óptimas bajo diferentes condiciones ambientales, o si los heterocigotos tienen mayores ventajas que los homocigotos, la selección resultará en un polimorfismo balanceado.

La migración o flujo génico es el movimiento de genes entre las poblaciones. El efecto de la migración sobre las frecuencias alélicas en una población depende del tamaño de esa población, de la cantidad de flujo génico y de la diferencia inicial en las frecuencias alélicas entre las poblaciones. La diversidad genética de poblaciones pequeñas se mantiene debido a la migración periódica de poblaciones cercanas. La frecuencia génica de una población pequeña puede cambiar considerablemente en el caso de un movimiento alto de migrantes provenientes de una población que tiene una frecuencia génica muy diferente.

La deriva genética es un cambio aleatorio en las frecuencias génicas como resultado de un error de muestreo entre generaciones. El efecto mayor en las frecuencias génicas ocurre en las poblaciones pequeñas donde los alelos pueden perderse en el transcurso de algunas generaciones, simplemente por el efecto aleatorio de muestreo. La deriva genética en poblaciones pequeñas está relacionada muy de cerca con los efectos de la endogamia.

Los sistemas de cruzamiento que ocurren en forma natural pueden ser endogámicos o de cruzamiento entre individuos genéticamente diferentes. Las plantas se pueden autopolinizar, aumentando la homocigosidad en la mayoría de los loci. La mayoría de las especies arbóreas tienen polinización cruzada y regularmente tienen mecanismos que evitan la autofecundación. Muchas especies animales tienen un comportamiento que reduce la probabilidad de endogamia o de apareamiento entre individuos genéticamente relacionados. El sistema de cruzamiento influye en las frecuencias génicas de diferentes formas. El cruzamiento entre individuos genéticamente diferentes contribuye al mantenimiento de la diversidad genética dentro de las poblaciones, especialmente en presencia de migración. Una población con autofecundación es menos influenciada por la migración. La selección puede trabajar más rápidamente en una población con endogamia alta que en una población con cruzamiento entre individuos genéticamente diferentes, debido a que la endogamia incrementa la probabilidad de unión de mutantes recesivos deletéreos.

2.2.3 Significado y estimación de la diversidad genética

Los organismos diploides tienen dos juegos de cromosomas, por lo tanto poseen dos juegos de material genético. En cualquier locus de un gen, los alelos pueden ser los mismos, esto es, homocigotos, o diferentes, heterocigotos. La acumulación de diferencias entre individuos, poblaciones y especies constituye la diversidad genética.

La diversidad genética es necesaria para la adaptación de las especies a ambientes nuevos. La combinación de diversidad genética nueva, a través de la mutación, y la diversidad genética existente, producto de mutaciones previas, es necesaria para que ocurra la adaptación de las especies a cambios ambientales. La diversidad existente puede ser considerada como un amortiguador contra los eventos catastróficos en virtud de las variantes pre-adaptadas. La existencia de variantes que ya tienen una resistencia genética o tolerancia a una nueva amenaza ambiental es vital para la supervivencia bajo condiciones de un cambio ambiental rápido. La diversidad genética dentro de los individuos puede ser importante para la supervivencia en algunas circunstancias. Para algunas especies hay correlaciones entre características que confieren ventajas a los individuos y la heterocigosidad. La existencia de tales correlaciones depende de las especies, los rasgos examinados y el ambiente en el cual se desarrolla la población.

La pérdida de heterocigosidad en pocas generaciones es un indicador de que la población está en peligro de extinción (Frankham *et al.*, 2002). En algunos casos, la heterocigosidad confiere ventajas a los individuos de una especie a causa de un fenómeno conocido como sobredominancia. Un ejemplo documentado es el locus de la hemoglobina humana en África. Los individuos homocigóticos son susceptibles a la malaria o pueden padecer anemia drepanocítica (de células falciformes). Los heterocigotos son resistentes a la malaria y sólo presentan anemia moderada. Una explicación para la superioridad presente en los individuos heterocigóticos, puede ser la dominancia que ejercen alelos dominantes sobre los alelos deletéreos.

La restauración de la diversidad genética con la cruce de individuos procedentes de áreas distantes parece lógica, pero se pueden generar problemas utilizando esta estrategia debido a la adaptación local. Cuando las poblaciones están adaptadas a condiciones locales, la cruce de individuos de poblaciones adaptadas a diferentes condiciones ambientales puede resultar en que los individuos estén adaptados pobremente a ambos ambientes. Esto es conocido como heterosis negativa o depresión exogámica.

2.2.4 Organización de la diversidad genética

La teoría de genética de poblaciones depende del concepto de "población" y generalmente supone una estructura de la diversidad genética en la que se incluyen al menos tres niveles (individuos, poblaciones y especies). Frecuentemente, las poblaciones se ubican en regiones definidas, por lo que la región es considerada como otro nivel de organización para evaluar la diversidad genética.

Individuos. Un individuo puede ser heterocigótico u homocigótico para cada locus y la acumulación de las condiciones de todos los loci da como resultado un fenotipo único el cual es comúnmente observado para cada individuo de origen sexual. Los individuos diploides tienen dos alelos por locus, así que la diversidad genética a nivel individuo es la proporción de loci que son heterocigóticos.

Población. Una población puede tener un alto nivel de diversidad genética con muchos alelos para un locus en particular. Alternativamente, una población puede tener muy baja diversidad genética, dependiendo de su tamaño, aislamiento e historia. La medida de diversidad genética a nivel de población es el número de loci que son polimórficos (esto es, con dos o más alelos), el número promedio de alelos por locus, y la heterocigosidad promedio.

Especies. A nivel de especies, la diversidad genética está representada por el total de loci, alelos por locus y heterocigosidad total.

2.2.5 Importancia de la estructura genética de la población

Los biólogos de la conservación deben saber dónde y cómo se distribuye la diversidad para establecer las prioridades de conservación. Por ejemplo, si existe una diferencia pequeña entre las poblaciones, pero una alta variabilidad entre los individuos dentro de las poblaciones, no importaría cual población se incluya en un programa de conservación, mientras se mantenga un número de individuos alto. Si unas poblaciones son más diversas (un número alto de alelos por locus, una heterocigosidad promedio alta) que otras, entonces los esfuerzos de conservación deberían enfocarse en las poblaciones que tienen los niveles más altos de diversidad genética, en ausencia de otra información. En lo posible, es importante evaluar, tanto características adaptativas, como la diversidad de los alelos neutros, lo cual requiere estudios cuantitativos a largo plazo.

La relación entre la estructura de la diversidad genética y las características de la historia de vida de las especies vegetales fue resumida por Hamrick *et al.* (1996). Estos autores enfatizaron que las relaciones son generales y sirven como hipótesis, no como predicciones precisas para especies individuales. Algunos aspectos de la distribución de la diversidad genética coinciden con lo esperado, aunque hay muchas excepciones a estas expectativas. Las generalizaciones de Hamrick se resumen en el cuadro 2.1 y pueden ser útiles para el desarrollo de hipótesis.

Es importante notar en dicho cuadro, la aparente anomalía con respecto al tipo de reproducción. Si se incluyera la reproducción puramente asexual, se encontrarían diferencias entre las poblaciones. De hecho, en publicaciones anteriores, Hamrick (1983) y Hamrick y Godt (1990) encontraron diferencias entre el grupo sexual y asexual con respecto al grupo sexual. Es importante señalar que la información en el cuadro 2.1 aplica a la diversidad genética de caracteres neutros. Se esperaría que las características que tienen valor adaptativo y que están por tanto bajo la influencia de la selección, se comporten en forma diferente.

2.3 Métodos de genética cuantitativa

Las características cuantitativas son producto de la acción de varios o muchos alelos en varios o muchos loci y de las condiciones ambientales en las que los individuos crecen. Los métodos de genética cuantitativa se aplican al fenotipo, esto es, las propiedades observables o medibles de un organismo. El fenotipo es la manifestación física de los genes de un individuo en un ambiente en particular. Es difícil reconocer los efectos fenotípicos de un locus en particular, y la variación genética de los rasgos cuantitativos se estima utilizando métodos estadísticos incluidos en genética cuantitativa. La genética cuantitativa se basa en la medición de características fenotípicas de grupos de individuos relacionados genéticamente. Esos grupos familiares se establecen en diseños experimentales que permiten determinar la proporción de la variación fenotípica entre individuos, producto de los efectos genéticos y la proporción de la variación fenotípica que se debe al efecto del ambiente.

Cuadro 2.1. Relaciones generalizadas entre la estructura de la diversidad genética dentro y entre poblaciones, basada en el trabajo de Hamrick (Hamrick *et al.*, 1991).

Características	Diversidad genética		
	Dentro de especies (nivel)	Dentro de poblaciones (nivel)	Entre poblaciones (proporción)
Estatus taxonómico			
Dicotiledóneas	Bajo	Bajo	Alto
Angiospermas			
Gimnospermas y Monocotiledóneas	Alto	Alto	Bajo
Forma de vida			
Plantas perennes de vida larga	Alto	Alto	Bajo
Plantas perennes de vida corta y anuales	Bajo	Bajo	Alto
Distribución geográfica			
Especies endémicas	Bajo	Bajo	Sin diferencia
Especies con distribución amplia	Alto	Alto	
Distribución regional			
Especies de áreas boreales templadas		Bajo	Bajo
Especies de áreas templadas y tropicales	Sin diferencia	Alto	Alto
Sistema de cruzamiento			
Autopolinización, mixta, polinizada por animales	Bajo	Bajo	Alto
Polinizada por viento	Alto	Alto	Bajo
Dispersión de semillas			
Dispersión explosiva	Bajo	Bajo	
Dispersión por animales o el viento	Alto	Alto	Bajo
Dispersión por gravedad			Alto
Modo de reproducción			
Sexual vs. sexual y asexual	Sin diferencia	Sin diferencia	Sin diferencia
Estatus sucesional			
Sucesión temprana		Bajo	Alto
Sucesión tardía	Sin diferencia	Alto	Bajo

En contraste, las mediciones en genética de población, generalmente se basan en loci discretos, utilizando marcadores moleculares regularmente. La genética de poblaciones examina la diversidad genética más directamente, pero generalmente sin una conexión conocida con características medibles. El desarrollo de marcadores funcionales que consisten en secuenciar el ADN dentro de genes conocidos está cambiando esto. Neale e Ingvarsson (2008) describen cómo usar los enfoques de la genética de poblaciones y la genética cuantitativa para un entendimiento mejor de la relación entre la diversidad genética y la diversidad fenotípica. La asociación genética, conocida como mapeo de ligamento de disequilibrio se usa para identificar la relación entre marcadores moleculares y las características fenotípicas.

La aplicación más común de la genética cuantitativa ha sido en los programas de cruzamiento; el cruzamiento de plantas utilizadas en los cultivos agrícolas y de animales domésticos para incrementar la producción. Sin embargo, también hay aplicaciones hacia la conservación. Muchas características de los individuos que son importantes para la adaptación son cuantitativas. En la medida en que se asocie un mayor número de características cuantitativas con marcadores moleculares, se aumentará la capacidad para determinar el potencial adaptativo, aspecto importante en los esfuerzos de conservación.

2.3.1 Herencia de características cuantitativas

La altura de las personas es un ejemplo de una característica cuantitativa con un fenotipo fácilmente medible. Recibimos genes de nuestros padres para un crecimiento potencial, los cuales tienen una influencia importante en la altura que alcanzamos. El ambiente en el que crecemos también influye. Si de jóvenes no tenemos una alimentación adecuada, no seremos tan altos como seríamos con suficientes proteínas en nuestra dieta. En América del Norte, la altura promedio de la generación joven en etapa madura es mayor que la altura promedio de los padres. La causa que influye en la altura de esos jóvenes no es un cambio en la composición genética, o en la selección de personas altas; es simplemente que las generaciones recientes tienen una alimentación más abundante y nutritiva.

El ambiente y varios o muchos genes influyen en la expresión de la altura y otras características cuantitativas. Se requieren diferentes métodos de la genética de poblaciones y de la genética cuantitativa para cuantificar la variación en características cuantitativas.

La variación genética es la proporción de la variación total de una característica particular, la cual es el resultado del efecto de alelos diferentes.

$$P = G + E + G \times E$$

$$\text{Var}(P) = \text{Var}(G) + \text{Var}(E) + \text{Var}(G \times E)$$

Donde: P es el valor fenotípico

G es el efecto genotípico, y

E es el efecto del ambiente

GxE es la interacción del genotipo por el ambiente

El efecto genético en una característica cuantitativa puede consistir en componentes aditivos y dominantes. $G = A + D + I$, donde G es el genotipo, A es el efecto genético aditivo, D es el efecto de dominancia e I es la interacción entre genes en loci diferentes, conocido como epistasis. En la práctica, la epistasis es raramente estimada o considerada.

Considere 2 loci (A y B), cada uno con 2 alelos: A, a, B y b

A o B = 3 unidades

a o b = 2 unidades

Así, considerando únicamente los efectos aditivos, los valores genéticos para la característica que es controlada por dos loci A y B, cada uno de los cuales tiene dos alelos son:

AABB = 12

AABb = 11

AaBB = 11

AaBb = 10

aaBB = 10

AAbb = 10

aaBb = 9

Aabb = 9

aabb = 8

Con dominancia completa, un alelo domina al otro y se expresan los efectos de únicamente un alelo en un locus, sin importar el segundo alelo; así, el alelo homocigótico dominante tiene el mismo fenotipo que en estado heterocigótico.

Asumiendo los mismos valores para A, a, B y b:

AABB = 12

AABb = 12

AaBB = 12

AaBb = 12

aaBB = 10

AAbb = 10

aaBb = 10

Aabb = 10

aabb = 8

En ocasiones, es de interés estimar la proporción de la varianza genética que puede ser transferida de progenitores a progenie. Los efectos aditivos son transferidos consistentemente. El valor genético de la progenie será, en promedio, intermedio entre el valor genético de cualquiera de los progenitores para las características que son heredadas aditivamente. Sin embargo, los efectos de dominancia no son transferidos en forma consistente. En el ejemplo anterior, si un progenitor tiene un genotipo AABB, la progenie tendrá el mismo fenotipo sin importar el genotipo del otro progenitor.

En las características cuantitativas pueden estar involucrados muchos loci y varios alelos en cada locus; por ejemplo A1, A2, A3 en un locus, B1, B2, B3, B4 en otro locus, C1, C2, C3 en otro locus diferente, y así para otros loci. Observe que con más de dos alelos por locus, los alelos se numeran regularmente, a diferencia de cuando se indica la existencia de dos alelos en cada locus los cuales se identifican con mayúsculas y minúsculas como en el ejemplo previo.

El ambiente también influye en las características cuantitativas de los individuos. Los métodos utilizados en genética cuantitativa están diseñados para separar los efectos ambientales de los efectos genéticos para una característica en particular, y para medir con qué certeza se transfieren los efectos genéticos de los progenitores a la progenie.

También se pueden examinar las jerarquías de la varianza genética, de manera similar a las técnicas de genética de poblaciones, para determinar la distribución de la variación. La variación genética dentro de los individuos no puede ser examinada y hay límites para comprender la varianza genética entre individuos usando métodos cuantitativos. Se requieren clones para examinar la variación entre individuos porque en la ausencia de condiciones ambientales perfectamente uniformes, los efectos genéticos y los ambientales se confunden a nivel individual.

2.3.2 Partición de la varianza

- Individuos dentro de familias (los efectos genéticos y los ambientales están confundidos, a menos que se utilicen clones)
- Familias dentro de poblaciones
- Poblaciones dentro de regiones
- Regiones dentro de especies

La partición de la varianza depende de diseños experimentales adecuados y propiedades conocidas de muestreo para separar la variación, debido a efectos genéticos de aquellos que son producto de los efectos ambientales.

Ejemplo:

Supongamos que el crecimiento rápido de la raíz en el primer año es una característica adaptativa importante para una especie de planta perenne que crece en regiones áridas. Para conservar la especie, es importante conocer que poblaciones se seleccionarán y si hay variación genética para ésta y otras características que pueden ser importantes para la supervivencia de la especie.

Diseño de un experimento en genética cuantitativa para plantas.

A continuación se describen los pasos para establecer un experimento genético cuantitativo para el ejemplo antes descrito.

1. Identificar las poblaciones que crecen en ambientes diferentes y están distribuidas en todo el rango de condiciones de humedad del suelo.
2. Colectar material reproductivo de 15 a 30 individuos distribuidos dentro de cada población; si la planta se propaga fácilmente a través de partes vegetativas, puede recolectarse material vegetativo; en caso contrario, se deben recolectar semillas
3. Utilizar el material reproductivo colectado para establecer pruebas de campo, las cuales son conocidas como pruebas de progenie. Si la planta se reproduce a través de semillas, se debe utilizar un diseño experimental que proporcione datos para un análisis de varianza. Si la biología reproductiva de la especie es conocida y se dispone de suficiente tiempo y dinero, las cruces controladas entre . individuos procedentes de cada población proporcionarán una información más precisa; sin embargo, es más común recolectar semilla de polinización libre.

Cuando se establece una prueba de progenies con semillas de polinización libre, generalmente se supone que las plántulas son medios hermanos, lo que significa que éstas comparten el progenitor materno, pero el donador del polen es diferente para cada plántula. Dependiendo del sistema de apareamiento de las especies esto puede ser o no verdad; así que es importante conocer la biología reproductiva de la especie para decidir si los supuestos son o no realistas.

Para el ejemplo, se supone que las semillas son de polinización libre, por lo que las plántulas son medios hermanos. Las plántulas crecerán en condiciones ambientales controladas bajo un diseño experimental que maximice la exactitud de la estimación de la varianza. Las plántulas provenientes de un individuo muestreado constituyen una familia.

Diseño experimental.

Suponga ocho poblaciones, 15 familias por población y 30 plántulas por familia. Esto da por resultado 3,600 plántulas que serán establecidas en bloques (o repeticiones); suponga seis bloques, con cinco plántulas por familia en cada bloque (Figura 2.2). El experimento será establecido en un invernadero o en camas localizadas en un vivero. El régimen de riego debe simular las condiciones naturales.

Todas las plántulas estarán sujetas a los mismos tratamientos en un ambiente lo más uniforme posible. Los bloques tienen la intención de eliminar los efectos del gradiente o variación en las condiciones a lo largo del campo. Al final de un periodo designado de crecimiento, se medirán las características de interés en las plántulas. Esas características serán el largo de la raíz, la altura de la plántula y la biomasa.

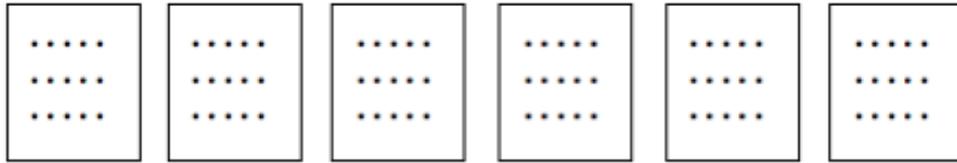


Figura 2.2 Distribución de la prueba de campo en un diseño al azar con seis bloques. En cada bloque hay cinco plántulas de cada una de las 15 familias de cada población.

El experimento se repetirá en varios sitios localizados en ambientes diferentes para estimar el desempeño de las familias bajo condiciones diferentes. Esto permite probar la uniformidad de la respuesta de las familias a través de varios ambientes. Si una familia responde de manera diferente dependiendo de las condiciones ambientales, en relación con otras familias, el efecto es conocido como interacción genotipo por ambiente.

Cuando las plántulas crecen en un experimento bien diseñado, la variación entre familias se debe al genotipo. La covarianza entre hermanos es igual a la varianza entre familias, así que bajo condiciones donde la variabilidad ambiental puede ser eliminada, el grado promedio de similitud entre individuos dentro de una familia (covarianza), es la varianza genética aditiva promedio. Asimismo, la similitud promedio entre familias dentro de las poblaciones, es el promedio entre la varianza genética poblacional.

Los datos se analizarán mediante un análisis de varianza (Cuadro 2.2) para examinar las fuentes de variación y para separar los componentes de varianza asociados con los diferentes niveles de variación. Éste es el caso más simple, y los componentes de varianza por familia y por población pueden ser comparados para determinar la importancia relativa en términos de la variabilidad de la característica en estudio.

Cuadro 2.2. El análisis de varianza es utilizado para determinar la estructura de la varianza.

Fuente	Cuadrados medios	Componentes de varianza
Repetición		
Población	MSP	$\text{var}(e) + \text{var}(f) + \text{var}(rxp) + \text{var}(p)$
Rep x población	MSR _{xP}	$\text{var}(e) + \text{var}(f) + \text{var}(rxp)$
Familia (población)	MSF	$\text{var}(e) + \text{var}(f)$
Error	MSE	$\text{var}(e)$

El componente de varianza de familias, en este caso, es únicamente la varianza genética aditiva, debido a que cada familia de medios hermanos tiene sólo un progenitor en común. La varianza epistática, que contribuye al componente de varianza de familia, es la interacción entre los efectos genéticos aditivos, así que ésta, generalmente se considera como parte de la varianza genética aditiva. La varianza de familias puede examinarse a mayor profundidad para determinar cuáles poblaciones tienen más variabilidad, y se pueden calcular las medias y varianzas de las familias individuales para determinar cuáles individuos son más valiosos en la conservación *ex situ*.

La heredabilidad es una estadística que estima la proporción de la varianza fenotípica observada que se debe a efectos genéticos. Para propósitos prácticos, la heredabilidad se utiliza para estimar cuánto cambio puede ser alcanzado a través de la selección en una generación.

En un programa de cruzamiento, se escogen los individuos superiores como progenitores de la generación siguiente. En nuestro ejemplo, los individuos con un crecimiento de raíz más rápido podrían seleccionarse como progenitores de la generación siguiente. Estos progenitores serán polinizados y la progenie será evaluada. Cuando se selecciona a los individuos superiores de la presente generación, la ganancia genética se calcula con base en los mejores individuos de la generación previa, si la característica tiene una heredabilidad de moderada a alta. El avance que se puede hacer en cada generación es una función de la heredabilidad. En nuestro ejemplo, el componente de varianza de familias es la varianza aditiva.

La heredabilidad se puede estimar de muchas maneras pero, en general, ésta es la proporción de la varianza genética en relación con la varianza fenotípica. Si la varianza genética es aditiva, se le llama heredabilidad en sentido restringido (h^2); si se incluye dominancia en el cálculo de la heredabilidad, ésta se conoce como heredabilidad en sentido amplio (H^2).

$$h^2 = \text{Var (A)} / \text{Var (P)}$$

$$H^2 = \text{Var (G)} / \text{Var (P)}$$

La heredabilidad “en sentido restringido” es una medida de la proporción de la varianza fenotípica para una característica particular que un progenitor transmite a su progenie.

Suponiendo una selección en curso y un programa de cruzamiento para una característica particular, el cambio de una generación a la siguiente es:

$$R = i \times DS (P) \times h^2$$

R= la diferencia entre generaciones para la característica en cuestión.

i = intensidad de la selección, una función de la diferencia en los valores fenotípicos entre la población general y los individuos seleccionados.

DS = desviación estándar fenotípica

La información proporcionada por un análisis genético cuantitativo incluye: el modo de herencia, la estructura jerárquica de la variabilidad, la heredabilidad de las características, y el potencial para un programa de selección que dé lugar a un resultado deseado.

Los enfoques genéticos cuantitativos no son usualmente los más populares en el establecimiento de estrategias de conservación, debido a que éstos requieren mucho tiempo y un costo alto. Sin embargo, para conservar algunas características deseables, tales como características adaptativas, los métodos cuantitativos son esenciales.

2.4 Aplicación de los estadísticos de genética de poblaciones y genética cuantitativa en estrategias de conservación

En resumen, los estadísticos derivados de la genética de poblaciones son útiles en los programas de conservación para evaluar las relaciones filogenéticas entre especies y entre poblaciones ampliamente separadas; para estimar la cantidad relativa de diversidad genética en diferentes niveles de organización dentro de las especies; para identificar dónde se localiza una alta diversidad genética y cómo está estructurada; y para estimar la cantidad de flujo génico entre poblaciones.

Es apropiado utilizar métodos cuantitativos en un programa de conservación genética en diferentes situaciones con metas específicas. Los ejemplos incluyen:

1. Determinar si la variación genética tiene un patrón geográfico y si es probable que sea una respuesta adaptativa.
2. Seleccionar poblaciones con una varianza genética alta en características adaptativamente importantes.
3. Cruzar plantas para desarrollar resistencia a una plaga o patógeno exótico amenazante cuando la herencia es cuantitativa; por ejemplo el nogal blanco en Canadá y Estados Unidos.
4. Establecer programas de reproducción en cautiverio; por ejemplo, especies en peligro de extinción con sólo pequeñas poblaciones remanentes en los zoológicos.
5. Aumentar la capacidad de adaptación al cambio climático.
6. Reconstituir la pérdida de adaptación a condiciones específicas del hábitat mediante cruza de individuos ampliamente diferentes para características de interés y su reproducción con fines de selección, a través de generaciones para adaptación.



Plantación de conservación de *Pseudotsuga menziesii* en Ixtepeji, Oaxaca.

P. menziesii es una de las especies forestales de mayor importancia económica a nivel mundial, y desde mediados del Pleistoceno ha sido el principal componente de los bosques del oeste de Norteamérica, con una distribución natural que va desde los 55° de latitud norte en Canadá, hasta los 17° 10' en el estado de Oaxaca, México, localidad que representa el límite sur del área de distribución conocida del género *Pseudotsuga* en el mundo. La especie forma bosques puros y continuos de gran extensión en la región costera y en las cordilleras del interior de Canadá y Estados Unidos; en cambio, en el suroeste de este último y en México su distribución se vuelve discontinua y fragmentada, especialmente en el centro y sur de México donde existen varias poblaciones pequeñas en riesgo de desaparecer. Debido a la variación topográfica y microambiental, y a su aislamiento y posición geográfica marginal, las poblaciones mexicanas han estado sujetas a procesos de diferenciación genética en relación con otras regiones de Norteamérica, como se ha demostrado en varios estudios que han utilizado diferentes tipos de marcadores moleculares. Dichos estudios confirman que las poblaciones mexicanas de esta especie presentan los menores niveles de diversidad genética, pero el mayor grado de diferenciación genética con respecto a sus similares de E. U. y Canadá, y además enfrentan los mayores riesgos de extinción por diferentes amenazas, por lo que deben tener prioridad en la conservación de sus recursos genéticos.

(Foto proporcionada por J. Jesús Vargas Hernández)

Capítulo 3. Evaluación de la diversidad genética: herramientas bioquímicas y moleculares

3.1 Propósitos de los marcadores en la genética de la conservación

Los marcadores tienen una gran variedad de usos en la genética de la conservación (Glaubitz y Moran, 2000). Los tipos de marcadores y sus posibilidades de uso cambian continuamente. Un marcador es una secuencia de ADN, una molécula identificable o incluso una característica morfológica que puede ser asociada con un locus particular. Los marcadores útiles son altamente polimórficos. Los loci monomórficos no proveen información de la estructura genética de la población. A continuación se enumeran algunos ejemplos de usos de los marcadores moleculares:

1. Medir la diversidad genética y la diferenciación dentro y entre poblaciones naturales, manejadas y de mejoramiento genético. Esto incluye la evaluación de los niveles de diversidad genética en poblaciones naturales para desarrollar estrategias de conservación para especies de interés, monitorear cambios en poblaciones protegidas y determinar el impacto de las prácticas de manejo forestal.
2. Estimar la tasa de flujo génico entre poblaciones. Determinar el nivel de aislamiento genético entre poblaciones y los efectos probables de la deriva genética y la endogamia a lo largo de generaciones. Estos pueden ser también importantes para determinar el grado de contaminación de una población natural por especies exóticas que pueden cruzarse con las especies locales, o estimar el grado de contaminación de cultivos agrícolas y especies forestales genéticamente modificadas.
3. Caracterizar el sistema de cruzamiento (exogámico o endogámico). El cálculo del grado de homocigosidad, y la distribución de la variación entre y dentro de poblaciones permiten estimar la endogamia presente en una población.
4. Analizar la paternidad o parentesco. Los marcadores moleculares son importantes en programas de cruzamiento, y también pueden ser útiles para determinar el tamaño efectivo de la población.
5. Evaluar la eficiencia de los programas de cruzamiento. Los marcadores que están asociados con características conocidas pueden ser muy útiles en los programas de cruzamiento, para evaluar y mejorar la eficiencia de la selección, mediante la selección asistida utilizando marcadores.
6. Huella digital del ADN o verificación. En poblaciones pequeñas, puede ser posible “determinar la huella digital” de cada individuo y de este modo conocer la tasa exacta de migración. Los agricultores pueden caracterizar sus líneas mejoradas de plantas y animales para reducir la probabilidad de pérdida de la propiedad.

7. Estudio de la filogenia o la taxonomía. A través de los marcadores genéticos se puede determinar el grado de parentesco entre individuos o poblaciones. Un entendimiento bajo de las relaciones filogenéticas o la taxonomía entre especies emparentadas puede dificultar el establecimiento de medidas de conservación apropiadas.

8. Estudios fitogeográficos con marcadores en organelos. Los marcadores en el ADN de las mitocondrias y los cloroplastos son efectivos en la detección de eventos históricos y su impacto en la estructura actual de la población.

9. Evaluación de selección natural. Se utilizan marcadores de las secuencias expresadas de ADN; las frecuencias inusuales de genes individuales pueden indicar selección.

3.2 Marcadores bioquímicos

3.2.1 Terpenos y aceites esenciales

Se mencionan los terpenos y los aceites esenciales porque antes de la disponibilidad de los marcadores de ADN, numerosos estudios utilizaron la variación de estos compuestos como marcadores. Hay tres grupos de terpenos presentes en los árboles que se han utilizado como marcadores en estudios genéticos: monoterpenos, sesquiterpenos y diterpenos, los cuales contienen dos, tres y cuatro unidades de cinco carbonos, respectivamente. La composición de los terpenos se determina a través de cromatografía de gas-líquido. Los terpenos se han usados principalmente en coníferas; los aceites esenciales en los eucaliptos y la melaleuca también son terpenos.

La interpretación de los terpenos no es fácil a diferencia de la interpretación de otros marcadores, por lo que ya no son muy utilizados para este propósito.

3.2.2 Análisis de isoenzimas

En las dos décadas pasadas, el análisis de isoenzimas fue el método más popular para el análisis de tópicos relacionados con genética de poblaciones. Este análisis es aun útil para muchos propósitos. Antes de la década de los cincuenta, no había disponibilidad de muchos genes con un sólo locus para estudiar. El desarrollo de las técnicas de isoenzimas abrió las puertas a una amplia gama de temas de investigación que no era posible hacer antes.

La técnica permite visualizar formas diferentes de enzimas estrechamente relacionadas, que se separan en geles a través de electroforesis. Las enzimas son proteínas que catalizan las reacciones metabólicas que permiten el funcionamiento de los organismos. La mayoría de los organismos, sean formas de vida simple o compleja, requieren en gran medida de las mismas funciones enzimáticas básicas.

Alrededor de 40 enzimas son de uso común para el análisis de isoenzimas. Las isoenzimas se pueden encontrar en especies y tejidos diferentes. Las isoenzimas son formas de una enzima particular que tiene la misma función, pero difieren en la secuencia de aminoácidos. Más precisamente, las formas de una enzima son conocidas como "aloenzimas" si son alélicas, lo que significa que los genes que codifican para tal enzima se encuentran en el mismo locus. Por ejemplo, en una población hipotética, dos genes que codifican la enzima alcohol deshidrogenasa, pueden encontrarse en dos loci diferentes. Cada uno de los genes produce una enzima que tiene la misma función, pero, con pequeñas diferencias en su composición de aminoácidos, lo que ocasiona diferencias en sus cargas eléctricas. Tres o más alelos diferentes pueden estar asociados con cada uno de los loci. Todas las variantes producidas por estos loci son conocidas como isoenzimas debido a que son formas diferentes de una misma enzima; sin embargo, en un locus particular, los alelos diferentes producen aloenzimas.

El proceso de análisis de isoenzimas es muy simple. El tejido es recolectado y manejado cuidadosamente para mantener la enzima activa. El tejido fresco generalmente se mantiene sobre hielo para evitar el deterioro de la actividad enzimática durante el transporte. Las enzimas son proteínas que se desnaturalizan rápidamente si no se manejan cuidadosamente. Los tejidos de las semillas se manejan con mayor facilidad que los tejidos de hojas y raíces. Las enzimas se extraen de los tejidos y los extractos se absorben utilizando tiras de papel absorbente que se colocan en un gel de almidón el cual es expuesto a una corriente eléctrica, proceso conocido como electroforesis. Las tiras de papel absorbente que contienen los extractos se colocan en un extremo del gel de almidón y al aplicar la corriente eléctrica las isoenzimas presentes se mueven hacia el polo opuesto, dependiendo del tipo de carga. Las isoenzimas se separan de acuerdo con su tamaño, forma o carga. La mayoría de las isoenzimas que se incluyen en los análisis electroforéticos tienen carga negativa por lo que se mueven hacia el polo positivo. Las isoenzimas se visualizan utilizando colorantes específicos para detectar el sustrato al cual se une cada enzima particular.

Al aplicar los sustratos y químicos las enzimas se visualizan como manchas o bandas sobre el gel y de esta forma se pueden interpretar. En el caso más simple, una banda en un locus significa que el individuo es homocigótico, aunque también podría significar que un segundo alelo no es funcional. La presencia de dos bandas significa que el individuo es heterocigótico para ese locus. En ocasiones es posible visualizar tres o más bandas para un locus lo que depende del número de cadenas polipeptídicas que constituyen la enzima. Por ejemplo, un dímero consiste en dos cadenas polipeptídicas, por lo que un homocigoto revela sobre el gel como una banda hecha de dos polímeros de proteínas idénticos, pero un heterocigoto aparece sobre el gel como tres bandas. Generalmente en el heterocigoto, la banda de en medio es más oscura que las bandas de los extremos, debido a que se forma una unidad de proteína "híbrida" que contiene el doble de las bandas con polímeros idénticos.

3.3 Técnicas y herramientas para el análisis de ADN

En casi todas las técnicas moleculares se usa algún tipo de electroforesis en gel para separar fragmentos de ADN. Esto es similar al análisis de isoenzimas, ya que se utiliza una corriente eléctrica para mover las moléculas a través de un medio poroso, y los tamaños, formas y cargas diferentes, asociadas a estas moléculas, ocasionan que se muevan a diferentes velocidades; así, en un periodo de tiempo dado, estas fracciones de ADN se mueven a distancias diferentes en un gel, produciendo patrones de bandeo que son visualizados usando diferentes técnicas.

3.3.1 Enzimas de restricción

Las enzimas de restricción son quizás la herramienta más poderosa en biotecnología, debido a que éstas cortan el ADN en una manera predecible y reproducible. El nombre de “enzima de restricción” se originó cuando los científicos observaron que cepas de *Escherichia coli* resistían el ataque de algunos bacteriófagos, debido a la presencia de unas enzimas, las cuales fueron nombradas como enzimas de restricción. Las enzimas de restricción tienen la habilidad de “restringir” el crecimiento y la reproducción de estos fagos. Estas enzimas son endonucleasas que cortan el ADN del “fago” en lugares particulares. A la fecha se ha descubierto un número elevado de enzimas de restricción que cortan el ADN en ciertas secuencias palindrómicas; esto es, secuencias de nucleótidos que se leen de la misma manera hacia adelante en una cadena de ADN que hacia atrás en la cadena complementaria. La frecuencia de cortes, o el tamaño de fragmentos de ADN, depende de la longitud de las secuencias de reconocimiento. Las secuencias de reconocimiento más cortas ocurren con mayor frecuencia en el genoma objeto de estudio.

3.3.2 Biblioteca genómica

Una biblioteca genómica es una colección de bacterias que contienen vectores de plásmidos (ADN bacterial natural) o de fagos (ADN viral) dentro de los cuales se insertan los fragmentos de ADN del organismo de interés. Para preparar el ADN, primero se fragmenta éste, utilizando enzimas de restricción. Posteriormente, los fragmentos se clonan utilizando copias sencillas de secuencias de ADN, típicamente de 1,000 a 5,000 pares de bases en longitud. Los fragmentos clonados se insertan en plásmidos o fagos, que también han sido fragmentados por enzimas de restricción. El ADN en una biblioteca genómica se replica como si éste fuera ADN bacterial, por lo que la biblioteca se mantiene al mantener a la bacteria.

3.3.3 Hibridación de ADN

La hibridación de ADN involucra la separación de la cadena doble del ADN de las especies de interés. El ADN se corta en fragmentos de alrededor de 500 pares de bases. Al mismo tiempo, el ADN se expone al calor para disociar las cadenas. Cuando una cadena de ADN simple de una especie es incubada con una cadena de ADN simple de una especie diferente o de la misma, las regiones homólogas (misma secuencia de ADN) se unirán.

La fuerza de unión de las cadenas simples depende de la semejanza de las cadenas. Al calentar el ADN nuevamente, las cadenas se separarán a una velocidad dependiente de la fuerza de unión entre las bases complementarias, esto es, el grado de semejanza. El índice al que las cadenas de ADN se disocian puede ser considerado una medida de la distancia genética entre individuos. Usualmente se evitan las secuencias repetidas en la hibridación de ADN.

3.3.4 Reacción en cadena de la polimerasa (PCR)

El descubrimiento de una bacteria (*Thermus aquaticus*) que habita en las aguas termales, hizo posible el desarrollo de la PCR. *T. aquaticus* produce la Taq polimerasa. Las polimerasas son una familia de enzimas que se requieren para copiar el ADN. La Taq polimerasa se utiliza para replicar secuencias de ADN bajo condiciones en las cuales las polimerasas no tolerantes al calor, se desnaturalizan. Se requieren iniciadores sintéticos (secuencias cortas de ADN) para iniciar la réplica del ADN. Los iniciadores sintéticos son secuencias cortas de ADN complementarias a las regiones flanqueantes del ADN que se pretende replicar. Para la réplica de ADN, los iniciadores sintéticos se mezclan con una muestra muy pequeña de ADN, nucleótidos libres y la Taq polimerasa. Durante una serie de ciclos de calentamiento y enfriamiento, el ADN es desnaturalizado, entonces la estructura helicoidal del ADN se rompe y las dos cadenas de ADN se separan. Los iniciadores se adjuntan a las regiones flanqueantes del ADN de interés y la polimerasa duplica este ADN. La cantidad de ADN de interés se duplica con cada ciclo. Cada secuencia recién creada será duplicada junto con la original.

La PCR permite que el análisis de ADN se realice en muestras muy pequeñas de ADN. Una desventaja es que debe conocerse la secuencia de las regiones flanqueantes del ADN de interés. Para muchos propósitos se pueden seleccionar al azar los iniciadores. Actualmente se pueden amplificar secuencias muy grandes, lo cual no era posible al inicio del desarrollo de la técnica de la PCR.

3.3.5 Southern blots

El uso de "Southern blots" e hibridaciones es una técnica común para identificar fragmentos polimórficos de ADN que difieren en tamaño. Esta técnica incluye el uso de enzimas de restricción que cortan el ADN, el cual es posteriormente desnaturalizado, y los fragmentos de ADN se separan en geles en electroforesis. Los fragmentos de ADN se transfieren a un filtro de nitrocelulosa o nylon donde quedan permanentemente adheridos en una ubicación que depende del tamaño del fragmento. Los fragmentos de ADN de interés se hibridan con "sondas" marcadas radiactivamente en el filtro de nylon. La hibridación del ADN ocurre y el exceso de la sonda se lava. En el filtro quedan sólo las sondas que se unieron a un fragmento complementario de ADN. Los fragmentos de ADN híbrido se visualizan utilizando rayos X. Las sondas adheridas en el ADN se manifiestan como bandas en la película de rayos X. En cada mancha se deduce que hay una secuencia de ADN complementaria en el fragmento. Las longitudes diferentes indican una pérdida o ganancia de los sitios de restricción, así como variación en el ADN.

3.3.6 Secuenciación de genes

La tecnología de secuenciación ha mejorado enormemente en los últimos años, por lo que la secuenciación de fragmentos cortos es ahora una rutina simple. La secuenciación se puede utilizar para comparar segmentos de ADN homólogos entre individuos emparentados, para determinar relaciones filogenéticas. Antes del desarrollo del proceso de la PCR, el mayor problema era el aislamiento de fragmentos homólogos de ADN para comparación. Ahora se pueden sintetizar los iniciadores si se conoce la secuencia de la región flanqueada y se puede producir una gran cantidad del ADN de interés de una forma rápida y sencilla.

3.4 Marcadores de ADN

3.4.1 Polimorfismos en la longitud de los fragmentos de restricción (RFLP)

La variación del tamaño entre fragmentos de ADN que resulta de la incubación con enzimas de restricción puede ser vista en los geles como distancias diferentes de migración, y se conoce como “polimorfismos en la longitud de los fragmentos de restricción” (RFLP por sus siglas en inglés). Comercialmente hay más de 100 enzimas de restricción disponibles. Cada enzima de restricción reconoce una secuencia distinta de ADN, constituida por 4, 5, 6 u 8 bases. Mientras más pequeño es el sitio de reconocimiento, más pequeña es la longitud promedio del fragmento y mayor el número de fragmentos obtenidos.

Un uso común de esta técnica es la inspección de la diversidad alélica y la diferenciación entre poblaciones de animales utilizando el ADN mitocondrial. Este ADN produce un número pequeño pero suficientemente de fragmentos que pueden ser interpretados. La diversidad se mide como la presencia o ausencia de sitios de restricción en el ADN. Si un sitio de restricción está ausente, el fragmento esperado no se observa. Si todo el ADN nuclear es digerido, producirá muchos RFLP que aparecen como una mancha y no se pueden distinguir las bandas individuales, por lo que para el análisis de RFLP, primero deben ser identificados los fragmentos de ADN de interés.

3.4.2 Minisatélites (huella digital de ADN) y microsatélites (SSRs)

Una cantidad importante del genoma nuclear de muchas especies está constituido por secuencias repetidas en tándem. Al ser observados estos segmentos hechos de secuencias repetidas como bandas oscuras en los tubos de centrifuga, se pensó que esas manchas correspondían a ADN extra nuclear, por lo que se les dio el nombre de “ADN satélite”. Actualmente se conoce que estas secuencias repetidas se esparcen a través del genoma, regularmente dentro de los intrones. El nombre de “satélite” permaneció. Primero se descubrieron los minisatélites, que son secuencias repetidas mayores de 64 pares de bases. Los microsatélites, conocidos como repeticiones de secuencias cortas (SSR por sus siglas en inglés) o repeticiones en tándem cortas (STR por sus siglas en inglés) son secuencias repetidas muy cortas, que pueden estar constituidas con un número de bases que varía de dos a seis nucleótidos.

Los microsatélites se pueden encontrar a través del genoma. Estos son muy útiles en el mapeo genético. Las mutaciones son comunes en los sitios de ADN donde se encuentran los microsatélites, debido a que estas secuencias no codifican para proteínas por lo que las mutaciones no tienen efectos negativos sobre la supervivencia de los organismos. Lo anterior hace a los microsatélites útiles como marcadores.

3.4.3 ADN polimórfico amplificado al azar (RAPD)

En esta técnica se usa un iniciador corto de diez bases de una secuencia arbitraria en una modificación de la técnica de PCR. Para permitir la unión del iniciador se expone a temperaturas bajas de alineación. El iniciador se une a las secuencias del ADN al azar en muchos lugares en un genoma promedio. En algunas ocasiones, los iniciadores se unen en secuencias lo suficientemente cercanas para permitir la amplificación por PCR. En genomas grandes, el iniciador puede amplificar varios loci, lo cual origina de tres a 20 bandas identificables en el gel. El polimorfismo entre los individuos se detecta como la pérdida o la ganancia de secuencias amplificadas como resultado de mutaciones en los sitios iniciadores, o de grandes inserciones entre sitios haciendo la distancia muy grande como para que ocurra la amplificación (Williams *et al.*, 1990).

3.4.4 Polimorfismo en la longitud de los fragmentos amplificados (AFLP)

Este método es una combinación de las técnicas de RFLP y PCR. Una muestra de ADN se digiere con dos enzimas de restricción. Dos secuencias “adaptadoras” cortas de doble cadena con bases sobresalientes complementarias a los extremos producidas por las enzimas de restricción, se unen a los fragmentos de restricción. Se agregan a la reacción los iniciadores utilizados en PCR, los cuales tienen secuencias que se acoplan a los adaptadores. La mezcla antes descrita se sujeta a amplificación por PCR. Los iniciadores de PCR están marcados para permitir la visualización de las bandas; en un ensayo se producen muchas bandas (Vos *et al.*, 1995).

3.4.5 Polimorfismo de la amplificación de secuencias específicas (SSAP), polimorfismo de nucleótidos simples (SNP) y polimorfismo de marcadores de secuencias expresadas (ESTP)

Los nuevos enfoques para el desarrollo de marcadores incluyen el uso de secuencias conservadas que pueden ser asociadas a genes particulares. El polimorfismo de la amplificación de secuencias específicas (SSAP) utiliza la misma técnica básica que el AFLP, pero con un iniciador específico basado en una secuencia conservada. La variación funcional se puede detectar si se usan secuencias específicas en donde se conoce que afectan caracteres específicos. La amplificación por PCR se enfoca a familias de genes conocidos. El polimorfismo de un nucleótido simple (SNP) es un sitio polimórfico donde las variantes difieren por la eliminación, inserción o sustitución de un sólo nucleótido. Para ello, primero se deben determinar las secuencias por secuenciación y luego se incorporan a los iniciadores de PCR. Un marcador de secuencia expresada (EST) es una secuencia de ADN construida a partir de un ARNm. Estos marcadores tienen el potencial de incrementar significativamente la capacidad de evaluar la diversidad de genes que tienen significancia adaptativa (Vasemagi y Primmer, 2005).

3.5 Comparación de métodos: aplicación, interpretación, ventajas, desventajas y costos

Aloenzimas

Métodos

Electroforesis en gel de almidón—muestra obtenidas de un tejido vivo. El extracto se absorbe en tiras de papel las cuales se colocan sobre un gel al que se le aplica una corriente eléctrica. La velocidad de las moléculas a lo largo del gel depende de la carga molecular y de la configuración de la proteína. Las enzimas se visualizan por tinción usando un sustrato de éstas para unirlo al tinte por lo que sólo aparece la enzima específica.

Costo: bajo

Aplicaciones

- Estimación de la diversidad genética.
- Estimación del flujo genético.
- Estructura genética de la población.
- Estatus taxonómico.
- Detección de híbridos.
- Presencia de endogamia.

Interpretación de los datos

- Se supone que son marcadores genéticos selectivamente neutros, aunque hay excepciones.
- Se supone que son producto directo de un gene, aunque hay excepciones donde la variabilidad es causada por la modificación pos traducción.
- Se supone que son representación de los genes funcionales.
- Herencia mendeliana, alelos codominantes.

Ventajas

- Barato, rápido, variantes genéticas fácilmente identificadas.
- Abundante cantidad de información disponible a partir de estudios previos.
- Propiedades estadísticas entendidas y disponibilidad de programas para realizar el análisis.
- Los patrones de herencia de la mayoría de las aloenzimas son bien conocidos.
- Mide la diversidad de los productos genéticos funcionales.

Desventajas

- Existe un número pequeño de marcadores comparado con el número de marcadores de ADN disponibles para el análisis.
- La neutralidad y la representatividad son cuestionables.
- Las enzimas no son ADN, así que no son los marcadores ideales.
- A veces no se detecta variabilidad en especies en peligro de extinción.
- Únicamente se detectan diferencias en los nucleótidos que dan lugar al cambio en la carga de un aminoácido o en su configuración.

Ejemplo

Hay miles de ejemplos en la literatura. Uno de ellos es un estudio que realizó Glenn Furnier y sus estudiantes en la UNAM sobre las especies del género *Abies* en México y Guatemala (Aguirre-Planter *et al.*, 2003). En esta investigación se incluyeron cuatro especies para identificar los niveles y patrones de diversidad genética entre poblaciones aisladas, utilizando 16 loci enzimáticos. Se encontraron niveles relativamente bajos de diversidad dentro de poblaciones, altas deficiencias de heterocigotos, y alta diferenciación entre poblaciones. Los resultados indicaron que se deben incluir tantas poblaciones como sea posible en una estrategia de conservación para capturar la diversidad dentro de cada una de las especies. El análisis de isoenzimas fue una herramienta apropiada en este caso porque hay suficiente diversidad enzimática dentro de las especies para diferenciar las poblaciones. Se incluyeron 33 poblaciones, en caso de haber realizado el estudio utilizando técnicas de ADN, hubiera sido más costoso y tardado el análisis de ADN.

RFLP

Métodos

- El ADN es cortado y desnaturalizado en lugares específicos utilizando enzimas de restricción.
- Muchos fragmentos de diferentes tamaños son visualizados con sondas marcadas para una secuencia de interés o para un segmento al azar de una biblioteca genómica, empleando la técnica de Southern blot.
- Con la PCR (reacción en cadena de la polimerasa) se pueden generar fragmentos amplificados “largos” y posteriormente cortarlos.

Costo: alto

Aplicación

- Análisis de exclusión parental.
- Cualquiera que las isoenzimas puedan hacer.

Interpretación de los datos

- Puede detectarse homocigosidad y heterocigosidad.
- Frecuencias “alélicas”, similar a los datos de isoenzimas.

Ventajas

- Interpretación relativamente fácil.
- Muchos marcadores potencialmente disponibles.
- Puede funcionar cuando las isoenzimas no son suficientemente variables.

Desventajas

- Alto costo.
- Requiere de mucho tiempo.
- Usualmente los alelos no tienen una función o su función no es conocida.

Ejemplo

Raybould y otros (1996) compararon los RFLP y las isoenzimas en un estudio de betabel (*Beta vulgaris*) recolectado en diez poblaciones. El objetivo fue determinar la diversidad dentro y entre poblaciones con cada método. El número de loci fue bajo (isoenzima 7 y RFLP 6), así que éste no fue un estudio definitivo. En el estudio se encontraron niveles similares de diversidad dentro de poblaciones (se observó heterocigosidad y número de alelos por locus), utilizando ambas técnicas. Sin embargo, se detectó una mayor proporción de diversidad entre las poblaciones utilizando RFLP. Esto respalda la idea de que los RFLP pueden ser usados para detectar diferencias entre poblaciones, cuando las isoenzimas no son suficientemente diversas.

RAPD

Métodos

- Los marcadores son producto de la acción de la PCR con iniciadores aleatorios cortos.
- Los patrones resultan de la presencia/ausencia de sitios complementarios de alineación.
- La variación "alélica" es la presencia o ausencia de productos de amplificación separados en gel de agarosa y teñidos con bromuro de etidio.

Costo: moderado

Aplicación

- Distancia genética.
- Diversidad genética y estructura poblacional.
- Flujo genético.

Interpretación de los datos

- Presencia/ausencia de marcadores.
- "Dominancia" exhibida por marcadores, por lo que no se puede detectar la heterocigosidad directamente; la frecuencia alélica se calcula a partir de la frecuencia de homocigotos nulos (esto es, ausencia en ambos cromosomas).

Ventajas

- Rápido y eficiente, comparado con los RFLP.
- Se obtiene información precisa acerca de las bases genéticas de los polimorfismos.
- Más muestra aleatoria del genoma de la que es posible con las isoenzimas.

Desventajas

- La heterocigosidad no puede ser detectada directamente.
- La repetibilidad puede ser un problema.
- Los alelos no tienen una función conocida.
- G_{ST} con sesgo cuando se deriva de huellas digitales dominantes.

Ejemplo

Steve Strauss y otros examinaron la cantidad y patrones de diversidad en *Pseudotsuga menziesii* utilizando, tanto los RAPD (36 loci) como las isoenzimas (20 loci) en seis poblaciones (Aardgard *et al.*, 1998). Se hicieron varias aproximaciones estadísticas y pruebas de supuestos para hacer comparables los datos de los RAPD y las isoenzimas. Los resultados de los dos métodos fueron comparables para la mayoría de la diversidad estadística; aunque los RAPD tienden a ser más diversos, las diferencias fueron, en general, no significativas. Se encontró un número mayor de alelos isoenzimáticos, pero los RAPD mostraron una diversidad ligeramente más alta, lo que probablemente se debe a que los RAPD fueron de regiones no codificadoras, las cuales presentan un índice más alto de mutación detectable que las regiones codificadoras del ADN.

Análisis de ADN mitocondrial

Métodos

- Aislar ADN mitocondrial.
- Metodología RFLP, simplificada por la relativamente pequeña cantidad de ADN.

Costo: moderadamente alto

Aplicación

- Principalmente útil en animales.
- Detecta recientes eventos fundadores.
- Estructura de la población.
- Análisis de maternidad.
- Distancia genética.

Interpretación de los datos

- Herencia materna en la mayoría de los animales superiores.
- No nuclear, así que la herencia es no mendeliana.

Ventajas

- Más fácil para trabajar que el ADN nuclear.
- Mayor índice de mutación que muchas regiones de ADN nuclear.

Desventajas

- No representa al genoma como un todo.
- Alto costo.

Ejemplo

Awise y otros (1995) usaron ADN mitocondrial para examinar distancias genéticas entre poblaciones. En uno de tales estudios se examinaron las diferencias entre poblaciones de tuzas en el sureste de Estados Unidos. En este estudio se encontraron diferencias claras entre las poblaciones localizadas en el este y aquellas localizadas en el oeste, implicando que la separación tuvo lugar desde hace mucho tiempo, como resultado de una dispersión

muy baja de estos animales. Por otro lado, se encontró poca diferenciación en mirlos de alas rojas al examinar el ADN mitocondrial de éstos a lo largo de la distribución natural de la especie. Esta poca diferenciación entre las poblaciones de pájaros se debe a que una proporción pequeña de los pájaros se dispersa ampliamente en cada generación.

Minisatélites

Métodos

- Encontrar secuencias cortas repetidas en tándem, utilizando enzimas de restricción para cortar ADN en fragmentos más pequeños.
- Separar fragmentos por tamaño e hibridizar para repetir las secuencias de las sondas.
- Se detectan diferencias de longitud de fragmentos.

Costo: alto

Aplicación

- Parentesco.
- Determinar el éxito reproductivo de los individuos.
- Evitar apareamiento de parientes cercanos en programas de reproducción en cautiverio.
- Flujo genético.
- Estimados de diversidad cuando otros marcadores no funcionan.

Interpretación de los datos

- Podrían ser varios loci y varios alelos, imposibles de separar.
- Estadística todavía incompleta.

Ventajas

- Gran cantidad de información.
- Unicidad de secuencias.

Desventajas

- Técnica larga y complicada.
- Los análisis estadísticos requieren desarrollo.
- Alto costo.
- Los alelos no tienen una función

Ejemplo

Wesneat utilizó isoenzimas (9 loci) para mostrar que 37 de 257 de las crías de azulejos (*Passerina cyanea*) probadas tenían genotipos que no eran compatibles con los del progenitor masculino putativo. Posteriormente, usó minisatélites como huellas digitales de ADN para detectar más diferencias entre la progenie y el padre putativo. El autor pudo demostrar una alta frecuencia de apareamientos fuera de la pareja. Esta técnica es particularmente útil en programas de reproducción en cautiverio para evitar apareamientos entre parientes cercanos.

Microsatélites

Métodos

- Repeticiones en tándem muy pequeñas (2-6 bases) identificadas por exploración de las bibliotecas genómicas con sondas repetidas en tándem cortas.
- Amplificar la región objetivo utilizando PCR.
- Separar por tamaño en gel de acrilamida.
- Resolver diferencias tan pequeñas como dos pares de bases.

Costo: moderado

Aplicación

- Exclusión/identificación de paternidad.
- Identificación individual.
- Determinar éxito reproductivo de individuos.
- Evitar apareamiento de parientes cercanos en un programa de reproducción en cautiverio.
- Flujo genético.
- Estructura poblacional.

Interpretación de los datos

- Locus simple, 30-50 alelos.
- Mismos procedimientos de análisis que los usados para las isoenzimas.

Ventajas

- Potencial de grandes cantidades de información.
- Alta sensibilidad.
- Una vez que los iniciadores son desarrollados, la técnica es bastante simple y barata.

Desventajas

- Se requiere tiempo y dinero para desarrollar los iniciadores.
- Los iniciadores de otro taxón relacionado pueden dar lugar a falsas conclusiones.
- Los fragmentos del mismo tamaño pueden ser diferentes secuencias.
- Las propiedades estadísticas no se comprenden en su totalidad.
- Los alelos no tienen función.

Ejemplo

Un grupo de investigadores en Israel utilizaron las técnicas de isoenzimas, RAPD y de microsatélite para examinar patrones de diversidad genética y divergencia en trigo (*Triticum dicoccoides*). Se encontraron diferencias más altas entre poblaciones con isoenzimas que con las otras dos técnicas; sin embargo, se encontró mayor diferenciación dentro de las poblaciones utilizando RAPD y microsatélites. Las subpoblaciones en hábitats más secos tuvieron significativamente mayor heterocigosidad de la esperada con todas las mediciones. Las poblaciones separadas por mayores diferencias en la humedad del suelo tendieron a tener mayor distancia genética en todas las mediciones.

Secuenciación (con PCR)

Métodos

- Regiones específicas seleccionadas para amplificación usando PCR si se conoce la secuencia de la región flanqueante.
- La región amplificada es secuenciada.

Costo: moderado.

Aplicación

- Detectar sustituciones de bases específicas.
- Divergencia de poblaciones.

Interpretación de los datos

- Los datos son una lista de los nucleótidos.

Ventajas:

- Mayor información detallada y completa acerca de la secuencia objetivo.

Desventajas

- Técnicamente desafiante.
- Costosa para usarse como marcador molecular.

3.6 Estimación de los parámetros de diversidad

Las medidas comunes de diversidad, incluyendo la heterocigosidad promedio, el número o proporción de loci polimórfico, y el número promedio de alelos por locus, junto con los métodos para dividir la diversidad entre y dentro poblaciones, fueron aplicadas a los datos de aloenzima antes de que estuvieran disponibles los marcadores de ADN. Los cálculos básicos son aplicables para varios marcadores de ADN.

1. Heterocigosidad promedio: basada en la heterocigosidad individual para un locus en particular.

Heterocigosidad observada = H_o

Heterocigosidad esperada = $H_e = 2pq$

La heterocigosidad observada es la proporción de individuos que tienen un patrón de bandas que indica heterocigosidad para el locus de interés. La heterocigosidad esperada se estima al contar la frecuencia de cada uno de los alelos en el locus de interés y determinar la proporción de heterocigotos en caso de que la población esté en el equilibrio de Hardy-Weinberg. Si la heterocigosidad esperada es más alta que la heterocigosidad observada, esto indica la probabilidad de exogamia.

2. Número de loci polimórfico: un locus es usualmente considerado como polimórfico cuando el alelo más frecuente tiene una frecuencia del 99% o menos. Un locus monomórfico que tiene una frecuencia mayor de 99%, usualmente no se cuenta para evitar contar espontáneamente mutantes emergentes. En

algunos casos, la regla es contar sólo los loci polimórficos como aquellos que tienen una frecuencia del alelo más común menor a 95%. Dependiendo del propósito del estudio, algunos investigadores prefieren evitar escoger un umbral y consideran a un locus como polimórfico cuando hay una variante a cualquier frecuencia.

3. Número de alelos por locus: usualmente sólo son contados los alelos con frecuencias mayores a 0.01, en algunos casos, a 0.05.

3.6.1 Partición de la diversidad

H_T = diversidad genética total para cada locus polimórfico.

$$H_T = 1 - \sum p_i^2$$

p_i^2 = frecuencia media del alelo n al cuadrado.

$$H_T = H_S + D_{ST}$$

H_S = diversidad genética dentro de las poblaciones; promedio ponderado de heterocigosidad esperada para cada población.

$D_{ST} = H_T - H_S$ = diversidad genética entre poblaciones.

$G_{ST} = D_{ST} / H_T$ = proporción de la diversidad alélica total que es distribuida entre poblaciones.

Estadísticos F: Diferentes formas de estimar los mismos parámetros.

$$F_{ST} \sim G_{ST}$$

$$F_{ST} \sim 1 / (1 + 4Nm)$$

$$Nm = (1/4) (1/G_{ST} - 1)$$

$$F = H_o / H_e$$

F = índice de fijación, también representa el coeficiente de endogamia.

Nm = número de migrantes entre poblaciones por generación.

N = tamaño de población; m = tasa de migración.

3.6.2 Comparación con métodos cuantitativos

La varianza genética estimada utilizando métodos cuantitativos y la diversidad genética estimada usando marcadores moleculares, son medidas diferentes. La varianza genética y la diversidad genética son usualmente utilizadas con diferentes propósitos. Las estimaciones de diversidad genética son más fáciles de obtener y usualmente menos costosas que la información genética sobre caracteres cuantitativos, debido a la necesidad de poblaciones con linaje observadas en un experimento diseñado para explicar los efectos ambientales.

Los componentes de la varianza son estimados en análisis genéticos cuantitativos, utilizando análisis de varianza. La varianza es una medida estadística de la dispersión alrededor de la media. Para propósitos de conservación, ésta puede ser estimada para caracteres adaptativamente significativos, pero siempre debe ser estimada para rasgos fenotípicos medibles.

La diversidad genética es una medida de la heterocigosidad de los individuos en las poblaciones, que se usa en los análisis genéticos de poblaciones. Generalmente se supone que los alelos, visualizados a nivel de gen o de enzimas, son selectivamente neutros.

G_{ST} es análogo a F_{ST} , excepto que es calculado con datos cuantitativos de caracteres fenotípicos con un valor adaptativo potencial. La estimación de G_{ST} requiere resultados de estudios genéticos jerárquicos, incluyendo componentes de varianza de familias y de poblaciones. Cuando G_{ST} es mayor o menor que F_{ST} , se considera que la selección influye más que la deriva genética en los caracteres bajo estudio. Cuando G_{ST} es mayor, se supone que la selección es divergente, resultando en adaptación local. Si F_{ST} es mayor, se supone que la selección es convergente, y que la característica de interés está experimentando una presión de selección similar entre ambientes. Si F_{ST} es igual a G_{ST} , la deriva genética por sí sola puede explicar la diferenciación entre poblaciones.

3.7 Consideraciones generales

El tamaño de muestra es una consideración importante, así como el número de individuos muestreados y el número de loci examinados. Hay muchos ejemplos de estudios publicados con un tamaño de muestra inadecuado. El alto costo y el requerimiento de tiempo para el uso y desarrollo de un marcador, a veces impide muestrear números adecuados. La aplicación de una técnica que es capaz de proveer grandes cantidades de buenos datos, no compensa los números inadecuados de poblaciones o individuos. En las estimaciones de diversidad es común utilizar únicamente loci polimórficos. Sin embargo, esto puede producir un falso panorama de la cantidad de diversidad, así que es importante incluir los loci monomórficos también.

La interpretación de resultados regularmente va más allá de la capacidad de los datos. Nuevamente, esto está frecuentemente relacionado con el tamaño de la muestra. También es importante notar que a no ser que los marcadores tengan asociación conocida con un gen funcional, como es el caso de EST, la diversidad en un loci marcador típico no proporcionará ninguna información acerca de la variación en los genes que tienen importancia adaptativa (Namroud *et al.*, 2008).

En general, es mejor usar la técnica menos compleja y menos costosa que responda adecuadamente a nuestras preguntas de interés.



Ensayo de procedencias y plantación de conservación de *Pinus greggii* en el Cerro del Potosí, Nuevo León.

P. greggii es una especie endémica de México, cuya distribución natural está restringida a dos regiones geográficas en la parte centro-este y noreste de México, separadas por unos 300 km, y que presentan condiciones ambientales distintas. En la región "norte" (Coahuila y Nuevo León), la especie se ubica a una altitud de entre 2,100 y 2,600 msnm, con una precipitación media anual de 650 mm en suelos neutros o ligeramente alcalinos, mientras que en la región sur (San Luis Potosí, Querétaro, Hidalgo, Veracruz y Puebla), se encuentra en elevaciones de entre 1,100 y 2,400 msnm, con una precipitación media anual de entre 800 y 1,600 mm en suelos ácidos predominantemente. La especie tiene una gran importancia ecológica y económica dentro y fuera de su hábitat natural, ya que ha mostrado una adecuada capacidad de supervivencia y desarrollo en condiciones de humedad limitada, por lo que ha sido ampliamente utilizada en programas de forestación o restauración en condiciones poco favorables, e incluso en plantaciones comerciales a gran escala en otros países. Estudios realizados en esta especie ha demostrado que existen grandes diferencias entre las poblaciones de las dos regiones geográficas con características morfológicas y fisiológicas de valor adaptativo, así como en la tasa y patrón de crecimiento en altura, posiblemente como resultado de la selección natural y el aislamiento genético entre ellas, lo que ha permitido describirlas como dos ecotipos o variedades distintas.

(Foto proporcionada por J. Jesús Vargas Hernández)

Capítulo 4. Selección natural y evolución

4.1 Variabilidad genética y evolución

El propósito de la genética de la conservación es mantener el potencial adaptativo de las poblaciones naturales. Ésta adaptación ocurre a través de la selección natural de variantes con un valor de adaptación mayor al promedio, bajo un conjunto particular de condiciones ambientales. En otras palabras, la selección opera en contra de los genotipos menos aptos. La mayoría de los marcadores que se utilizan en la medición de la diversidad genética no tienen relación conocida con las características adaptativas; sin embargo, el potencial adaptativo es el interés principal en la conservación de los recursos genéticos.

En la segunda mitad del siglo pasado ha existido una controversia, con respecto a la teoría de la selección. Una parte de la controversia ha sido resuelta por la disponibilidad de técnicas que permiten examinar las proteínas y el ADN directamente; sin embargo, la controversia se mantiene en otras áreas.

La primera controversia es conocida como la escuela del equilibrio contra la escuela clásica de la genética de poblaciones. La teoría del equilibrio de Theodosius Dobzhanski sostiene que la variabilidad genética es muy alta en las poblaciones y esta variabilidad se mantiene debido a la selección. Dobzhanski estableció que una población con variabilidad genética alta, tiene una capacidad mayor de adaptarse a diferencias locales en el hábitat; por lo tanto, la variabilidad ambiental y la selección de individuos vigorosos en condiciones ambientales distintas, promueven una alta variabilidad genética. HJ Muller, uno de los representantes de la escuela clásica del pensamiento, consideró que el papel principal de la selección natural era eliminar las mutaciones deletéreas. Muller y sus seguidores consideraron que existía un “paquete” genético óptimo para una población y que la selección actuaba en contra de los individuos que se desviaban de ese paquete genético óptimo.

La capacidad de examinar las proteínas con base en las diferencias en su carga eléctrica, y más tarde, las técnicas para visualizar las diferentes formas de enzimas funcionales (análisis de isoenzimas) sirvió para poner fin a esta controversia. Se hizo evidente que la diversidad genética es mucho mayor de lo que se pensó. Sin embargo, se originó otra controversia que aún influye en la manera en la que se interpreta esa variabilidad: la teoría neutralista contra la teoría seleccionista.

Se sabe que las variantes genéticas surgen continuamente debido a la mutación. Algunas mutaciones son recurrentes y aparecen en poblaciones con una frecuencia previsible; algunas otras son mutaciones nuevas. Muchas de estas últimas mutaciones tienen un efecto pequeño; sin embargo, otras pueden tener un efecto significativo si alcanzan frecuencias lo suficientemente altas en una población. La selección opera tanto dentro, como entre las poblaciones y cambia las frecuencias de los alelos que influyen en el desempeño de las especies. La pregunta es: ¿Qué proporción de la variación observada se debe a la selección, y qué proporción se debe al azar causado por mutaciones aleatorias? ¿Cuáles son las causas principales de las diferentes clases de variabilidad, y qué implicaciones tiene para la genética de conservación?

4.2 Teoría de la selección

Antes de las controversias actuales, las observaciones de Darwin fueron la base para la teoría de la selección. Las explicaciones de Darwin sobre la variabilidad genética observada en los caracteres morfológicos influyeron en el desarrollo de la teoría de la selección:

1. Todos los organismos en la Tierra son descendientes de uno o unos pocos antepasados.
2. El principal motor del cambio evolutivo es la selección natural.

Todos los organismos vivos se multiplican.

Los organismos varían y algunas de las variaciones afectan su probabilidad de sobrevivir y reproducirse.

Los organismos tienen la propiedad de herencia.

Los organismos con características más favorables para la supervivencia y la reproducción, tienen una mayor descendencia y pasan sus características a sus descendientes.

A nivel de genes, la teoría de la selección puede ser considerada en términos de cómo un alelo deletéreo es eliminado, o cómo se propaga un alelo favorable en la población. Esto depende de las frecuencias alélicas y el valor adaptativo relativo de los diferentes genotipos. La selección modifica las frecuencias genéticas, pero actúa al nivel del fenotipo o genotipo.

De la escuela clásica del pensamiento, la selección en contra de un alelo recesivo desfavorable, "a", suponiendo dominancia, el valor adaptativo de AA y Aa son iguales y valor adaptativo de aa es de uno menos el coeficiente de selección.

p, q = las frecuencias alélicas de A y a respectivamente

s = coeficiente de selección

Cuadro 4.1 Contribución gamética con selección en contra de un alelo recesivo:

Genotipo	AA	Aa	aa	Total
Frecuencia	p^2	$2pq$	q^2	1
Coeficiente de selección	0	0	s	
Valor adaptativo	1	1	$1 - s$	
Contribución gamética	p^2	$2pq$	$(1 - s) q^2$	$1 - sq^2$

La nueva frecuencia de "aa" después de una generación de selección es:

$$\begin{aligned} & (1-s)q^2 / (1-sq^2) \\ q_1 &= ((1-s)q^2 + pq) / (1-sq^2) \\ &= ((1-s)q^2 + q(1-q)) / (1-sq^2) \\ &= (q^2 - sq^2 + q - q^2) / (1-sq^2) \\ &= (q - sq^2) / (1-sq^2) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \Delta q &= [(q - sq^2) / (1 - sq^2)] - q \\ &= [(q - sq^2) - q(1 - sq^2)] / (1 - sq^2) \\ &= [q - sq^2 - q + sq^3] / (1 - sq^2) \\ &= (-sq^2 + sq^3) / (1 - sq^2) \\ &= (-sq^2(1 - q)) / (1 - sq^2) \end{aligned}$$

Observando la selección desde otra perspectiva, la escuela del equilibrio considera que la selección opera principalmente en la perpetuación de un alelo favorable.

A = favorable, a = alelo desfavorable;

p_n = frecuencia de A en la generación n;

$1 + s$ = valor adaptativo de AA; AA es seleccionado en este caso, en lugar de seleccionar en contra del genotipo aa;

$1 + hs$ = aptitud de Aa;

1 = aptitud de aa; y

h = grado de dominancia; $h = 1$ si A es completamente dominante, $0 < h < 1$ sin dominancia o con dominancia parcial y $h = 0$ si A es recesivo

Valor adaptativo = probabilidad de supervivencia en términos relativos; por ejemplo, si individuos con AA tienen un índice de supervivencia $2x$ del de aa, $s = 1$; si el índice de supervivencia de AA es $3x$ el de aa, $s = 2$.

Cuadro 4.2 Proporción relativa de genotipos con selección a favor de un alelo dominante:

Genotipo	AA	Aa	Aa
Valor adaptativo	$1 + s$	$1 + hs$	1
Frecuencia de cigotos	p_n^2	$2p_n q_n$	q_n^2
Proporción relativa de adultos	$p_n^2 (1+s)$	$2p_n q_n (1+hs)$	q_n^2

$$\begin{aligned} \text{Total} &= p_n^2 (1+s) + 2p_n q_n (1+hs) + q_n^2 \\ &= p_n^2 + 2p_n q_n + q_n^2 + s(p_n^2 + 2hp_n q_n) \end{aligned}$$

Frecuencia de A en la siguiente generación de cigotos:

$$p_{n+1} = (p_n^2 (1+s) + p_n q_n (1+hs)) / (1+s(p_n^2 + 2hp_n q_n))$$

La última ecuación es más general que la ecuación de la selección contra un alelo recesivo, ya que incluye diferentes tipos de acción génica (por ejemplo, niveles diferentes de dominancia). Ambos tipos de selección logran el mismo objetivo de cambiar las frecuencias genéticas, incrementando la proporción de individuos que tienen el alelo más ventajoso y reduciendo la frecuencia de los alelos menos favorables o deletéreos.

4.3 Mutación

4.3.1 Establecimiento y tasa del aumento de las mutaciones favorables

Toda la variabilidad genética se origina de las mutaciones. ¿Cómo estas mutaciones pasan a formar parte de la variabilidad genética de las poblaciones? Al inicio la tasa de incremento de una mutación favorable es muy lenta, sobre todo si el alelo es recesivo. Si el alelo es dominante o parcialmente dominante, la tasa de incremento en las primeras generaciones, puede estimarse como:

$$p_n = p_o e^{shn}$$

Donde: s = coeficiente de selección, h = grado de dominancia, n = número de generaciones.

El siguiente ejemplo ilustra la tasa de incremento de un alelo favorable nuevo con dominancia completa:

Tamaño poblacional = 1,000

$$p_o = 1/2,000 = 0.0005$$

n = 10 generaciones

$$s = 0.5$$

$$h = 1$$

$$p_{10} = 0.0005e^5 \\ = 0.074$$

Con dominancia total o parcial, la tasa de incremento es lenta con frecuencias muy bajas, pero podría ser rápida, dependiendo del coeficiente de selección, con frecuencias medias. La selección no puede actuar para aumentar la frecuencia de un alelo recesivo hasta que la frecuencia de éste es suficientemente alta para que el alelo esté presente en forma homocigota. La ecuación anterior indica que la selección actúa inicialmente en los heterocigotos. La aparición en una población de un alelo recesivo depende de la probabilidad de que el alelo esté en estado homocigótico, de modo que pueda ser seleccionado; además, el alelo debe conferir una gran ventaja a fin de aumentar en frecuencia.

Después de una mutación, la probabilidad de que un alelo benéfico “sobreviva” las primeras generaciones es baja, y mientras más pequeña sea la población, menor será la probabilidad de que el alelo sobreviva debido a la influencia relativa de la deriva genética contra la selección. Cuanto más alta sea la dominancia de un alelo, mayor será la probabilidad de que la selección actúe para aumentar su frecuencia antes que el error de muestreo la elimine de la población. La probabilidad de que un alelo recesivo sobreviva en una población pequeña es muy baja. La única probabilidad que tiene un alelo de sobrevivir, es que se presenten múltiples eventos de mutación, lo cual es poco probable en una población pequeña ($N_e < 100$), al menos dentro de un periodo viable.

En una población grande, la probabilidad de que una mutación benéfica dominante sobreviva y alcance una frecuencia alta es mayor que en una población pequeña. Un alelo recesivo tiene una probabilidad muy baja de sobrevivir, independientemente del tamaño de la población.

Un punto de vista alternativo es que la selección influye muy poco en la propagación de los alelos. La mayoría de las diferencias en las frecuencias alélicas son resultado de la casualidad.

4.3.2 Teoría neutral de la evolución

Debido al supuesto de neutralidad en muchos estudios que involucran marcadores genéticos, y a la confusión del término “potencial adaptativo” con respecto a la diversidad genética en una población, es importante entender los elementos que conforman el debate sobre la magnitud de la variabilidad genética en las poblaciones. No hay duda de que la mayoría de las especies tienen una diversidad genética alta y que la fuente original de la diversidad genética es la mutación. La pregunta es ¿por qué se acumula esta variabilidad? Los seleccionistas suponen que la variabilidad genética en las poblaciones es producto de la selección natural; que la variabilidad se acumula en forma activa debido a la ventaja adaptativa que ofrece a una variedad alta de condiciones ambientales. Las mutaciones que resultan benéficas en cierto modo son acumuladas y aquellas que son deletéreas son eliminadas, debido a que los individuos que las portan son menos aptos.

La teoría neutral establece que la mayoría de las mutaciones son adaptativamente neutras, y tales mutaciones se fijan en las poblaciones porque su presencia no causa ningún daño. La teoría neutral fue propuesta por Motoo Kimura en 1967, quien señaló que la tasa de acumulación de variantes es demasiado alta como para que la selección fuera la responsable de la presencia de éstas en las poblaciones. La cantidad de variantes proteicas reveladas por electroforesis, que aparentemente no tienen función alguna o efecto, son para Kimura selectivamente neutras y, por lo tanto, invisibles para la selección natural. Una variante puede llegar a ser más común que otra en una población, debido a la deriva genética.

En el mundo real, las especies y los individuos o grupos de individuos dentro de las especies están bien adaptados a sus entornos. Darwin estableció: “Estoy convencido de que la selección natural ha sido el medio principal pero no exclusivo de modificación”. La teoría de la selección de Darwin tiene un buen sentido intuitivo. La selección que conduce hacia la adaptación debe ser importante en la evolución.

Kimura invirtió esta declaración, diciendo, “Estoy convencido que la deriva genética actuando en mutantes neutros ha sido el medio principal pero no exclusivo de evolución molecular”.

Según la teoría neutral, la cantidad de variabilidad en una población debe ser una función simple de la tasa de mutación y el tamaño efectivo de población. Los niveles de heterocigosidad encontrados con los marcadores genéticos suelen ser más bajos que la predicción de esa variabilidad. Otra predicción se relaciona con la tasa de acumulación de variabilidad genética: según la teoría neutral, debe ser constante, simplemente la tasa de mutación de cada molécula en particular. Esto tampoco es estrictamente cierto, aunque es lo suficiente cercano a la verdad para brindar evidencias a los neutralistas. Resulta que hay diferencia en la tolerancia a las mutaciones de las proteínas. Las histonas, que tienen importancia en la organización de la molécula de ADN en el cromosoma, tienen una tolerancia muy baja a la mutación.

La hemoglobina, una proteína en la sangre, tiene una tolerancia alta al grado de alteración estructural, por lo que las mutaciones se pueden acumular. ¿Se puede invocar a la selección para explicar esto? Es decir, a nivel molecular, ¿son equivalentes los niveles, pero no se observan en las áreas del ADN donde la tolerancia de mutación es baja, porque esos individuos son eliminados en forma eficiente?

Los seleccionistas adoptan el enfoque opuesto a esta pregunta; las moléculas funcionalmente importantes deberían cambiar más rápidamente que aquellas que no son esenciales o de poca importancia, ya que se esperaría que la selección operara para mantener la diversidad en aquellas funcionalmente importantes.

El índice de cambio observado a nivel molecular se ajusta a las predicciones de la teoría neutral, mucho mejor que a la teoría de la selección. A nivel de ADN, es evidente que gran parte de la diversidad acumulada es neutra con respecto a la selección. En el código genético, la unidad básica de información es un codón, compuesto de tres nucleótidos. Cada uno de los codones codifica para un aminoácido, que es la unidad básica de una proteína. Los dos primeros nucleótidos no pueden ser modificados sin cambiar el aminoácido que codifican, sin embargo el último nucleótido a menudo es intercambiable sin afectar el aminoácido codificado y, por consiguiente, sin afectar la secuencia de aminoácidos en la proteína. Las sustituciones del tercer nucleótido se observan aproximadamente el doble de veces que los primeros o segundos. Áreas de ADN que no codifican para las proteínas acumulan mutantes más rápidamente que las regiones codificantes. Estas áreas incluyen los intrones, secuencias de ADN que interrumpen a los genes y son “separados” durante la transcripción, y los pseudogenes, que se originaron de la duplicación de genes sin las secuencias de iniciación y terminación que necesita un gen para ser funcional.

Las zonas del ADN donde las mutaciones se acumulan rápidamente se conocen como regiones “funcionalmente no restringidas”. Las regiones en el ADN que codifican para proteínas con poca tolerancia al cambio son “funcionalmente restringidas” en la cantidad de variabilidad que pueden acumular. Los seleccionistas predicen que las mutaciones y la variabilidad asociada se acumulan únicamente cuando éstas tienen mayor ventaja que las variantes existentes. A nivel molecular el punto de vista de los neutralistas está ganando claramente.

Sin embargo, los seleccionistas están preocupados por el organismo como un todo, no sólo del ADN. La variabilidad expresada a nivel del organismo excluye la variabilidad acumulada en las regiones del ADN que no codifican para proteínas o en las terceras posiciones en los codones. Esta variabilidad se compone de tres clases con respecto a la selección: las variantes que tiene mayor valor adaptativo que el tipo de variante más común, las variantes que tienen menor valor adaptativo, y las variantes que tienen un potencial adaptativo promedio bajo las condiciones actuales del ambiente. La selección actúa en la mayoría de la variabilidad observable.

¿Cuáles son las implicaciones para la evolución?

Bell (1997), autor de un libro sobre las bases de la selección, menciona que la teoría neutral no puede ser una teoría de la evolución, porque sólo la selección da forma a la evolución. Bell sostiene que el error de muestreo impide la evolución y no produce evolución. Stephen Jay Gould, un paleontólogo, que estudió fósiles que encontró en un lugar conocido como Burgess Shale en Alberta, Canadá, señaló que muchas formas de vida invertebrada existieron antes de la aparición de los vertebrados, y afirmó que la razón de que algunos persistieran y otros no es en gran medida, producto del azar. Según Stephen Jay Gould, si otras formas de vida hubieran persistido, por casualidad, esto podría haber cambiado el curso de la evolución.

La adaptación es sin duda importante en la evolución, pero también lo es el azar. La adaptación y el azar son importantes para determinar el «potencial evolutivo» de las poblaciones. La mayoría de la diversidad observada en el ADN, en regiones que no codifican o en regiones que codifican para las secuencias de aminoácidos que toleran altos niveles de cambio estructural, es poco probable que tengan cualquier relevancia en relación con el potencial evolutivo. La selección es la fuerza que da forma a la adaptación, por lo tanto la variabilidad adaptativa neutra que es invisible a la selección, incluso bajo condiciones ambientales diferentes, no puede ser importante para la adaptación. Sin embargo, la variabilidad observable que aparentemente es neutral hoy, podría cambiar a variabilidad adaptativa, conforme las condiciones ambientales cambien. Tal vez el mensaje de conservación más importante de esto es la necesidad de mantener las condiciones que permitan que se produzca la selección natural.

La selección puede ser considerada como la más determinista de las fuerzas evolutivas que dan forma a las frecuencias génicas. La selección actúa modificando la frecuencia de las mutaciones aleatorias que pueden surgir una o muchas veces en una población. Tanto la migración como la deriva genética reducen la eficacia de la selección, sobre todo en poblaciones pequeñas. La eficacia de la selección en la eliminación de los alelos desfavorables se ve reducida en poblaciones pequeñas, a un punto en el que los alelos deletéreos pueden ser fijados en la población, a pesar de la reducción de aptitud asociada.

4.4 Modos de adaptación

4.4.1 Los efectos combinados de la migración y la selección

Hipotéticamente, consideremos dos poblaciones de árboles; una población pequeña, X, bajo selección de un locus simple, "A", que confiere a los árboles la habilidad de sobrevivir y crecer en un ambiente con un pH muy bajo; la segunda población, Y, es grande y en ella los árboles no se encuentran bajo selección en el locus "A".

Se eliminan los árboles que hay entre las dos poblaciones, permitiendo que el aire transporte polen desde la población Y a la población X en cantidades abundantes:

Con migración:

$$\Delta q = m(q_m - q_o)$$

Δq = cambio en la frecuencia alélica;

m = tasa de migración (la proporción de individuos que emigran de una población a otra);

q_m = frecuencia alélica en el locus de interés en los migrantes (frecuencia de los alelos de la población Y); y

q_o = frecuencia alélica en el locus de interés de la población original (X).

Efecto de la selección:

$$\Delta q = (-sq^2(1-q)) / (1 - sq^2)$$

$$q_{x1} = (q - sq^2) / (1 - sq^2)$$

Donde X_1 = generación 1 en la población X;

s = coeficiente de selección, la diferencia en valor adaptativo entre los tipos; y

q_{x1} = nueva frecuencia en la población X después de la migración y la selección.

Inicial:

$$\begin{aligned} q_o(A_2) &= 0.1 & s_x &= 0 \\ q_m(A_2) &= 0.6 & s_y &= 0.4 \\ m &= 0.25 \end{aligned}$$

En una generación:

$$\begin{aligned} \Delta q &= m(q_m - q_o) & q_{x1} &= q_o + Dq = 0.125 + 0.1 = 0.225 \\ &= 0.25(0.6 - 0.1) \\ &= 0.125 \end{aligned}$$

La selección en la generación siguiente, después de que se ha producido la recombinación y se ha restablecido el equilibrio de Hardy-Weinberg (esto no es completamente realista, pero es necesario simplificar las hipótesis):

Cuadro 4.3. Contribución gamética de los genotipos cuando existe efecto combinado de migración y selección:

Genotipo	$A_1 A_1$	$A_1 A_2$	$A_2 A_2$	Total
Frecuencia original	0.81	0.18	0.01	1
Frecuencia nueva*	0.60	0.35	0.05	1
Coeficiente de selección	0	0	0.4	
Valor adaptativo	1	1	0.6	
Contribución gamética	0.60	0.35	0.03	0.98

* Frecuencia nueva después de la migración.

Incluso con un alto coeficiente de selección, un alto nivel de migración puede tener un efecto considerable en la frecuencia genética, afectando la adaptación local.

De la ecuación:

$$\begin{aligned} q_{x2} &= (q - sq^2) / (1 - sq^2) \\ q_{x2} &= (0.225 - (0.4)(0.05)) / (1 - (0.4)(0.05)) = 0.21 \\ q_{x2} &= [(1/2)((0.35) + 0.03)] / 0.98 = .0.21 \\ \Delta_q &= 0.21 - 0.225 = -0.015 \end{aligned}$$

En este caso, la selección influye relativamente poco en comparación con los efectos de la migración sobre las frecuencias génicas.

4.4.2 Efectos de la deriva genética en la selección

Supongamos que el tamaño efectivo (N_e) de una población pequeña es de diez individuos. El tamaño efectivo de la población pequeña puede ser resultado de la endogamia en una población mayor o la población puede ser una mezcla de individuos de origen de semillas y origen clonal. (Véase el Capítulo 5 para la explicación). El cambio en la frecuencia génica debido a la deriva genética en una generación se puede expresar como la varianza:

$$\begin{aligned}\sigma^2_{\Delta q} &= p_0q_0/2N_e \\ &= (0.79 \times 0.21) / 2 (10) = 0.008\end{aligned}$$

Se debe tener en cuenta que la magnitud de la varianza ($\sigma^2_{\Delta q}$) es en gran medida determinada por el valor de N_e . Conforme N_e sea más pequeño, mayor será la varianza. Así, la magnitud de la varianza debido a la deriva genética se puede predecir exclusivamente por N_e . Sin embargo, la dirección del cambio debido a la deriva genética (por ejemplo, la fijación de un alelo o el otro cuando ambos alelos tienen la misma frecuencia inicial) es aleatoria. En otras palabras, la deriva genética es predecible en magnitud, pero no en dirección.

El resultado $\sigma^2_{\Delta q} = 0.008$ es casi tan grande como el cambio en la frecuencia génica después de la selección en el ejemplo anterior. El efecto, ya sea de un alto índice de migración en una población de cualquier tamaño, o la deriva asociada con un tamaño poblacional pequeño, tienen el potencial de deshacer la adaptación que surgió como resultado de la selección.

Si la variación en la frecuencia génica que surge de la deriva genética aleatoria es igual al cambio esperado en la frecuencia génica debido a la selección, la selección para mantener la adaptación en un entorno cambiante o para eliminar los genotipos inadaptados que surgen como consecuencia de la depresión endogámica no será eficaz.

El coeficiente de selección, $s = 0.4$, es mayor del que podemos esperar en la mayoría de las situaciones. Cuando los efectos de los alelos favorables son pequeños, o las condiciones del ambiente son relativamente benignas, el coeficiente de selección puede ser de entre 0.05 y 0.10. En el ejemplo anterior, si $s = 0.05$, la población efectiva tiene que ser mayor de 45 individuos para que la selección pueda influir en las frecuencias génicas.

El equilibrio entre la teoría de la selección y la teoría neutral se basa en la suposición de que la deriva genética es la fuerza principal que influye en los alelos que no tienen valor selectivo, y que la selección es la fuerza que más influye en los alelos que afectan al potencial adaptativo. En las poblaciones pequeñas, o con un tamaño poblacional efectivo muy pequeño, la deriva se convierte en la fuerza principal que influye en todos los alelos.

A medida que el tamaño de la población disminuye, la diferencia del potencial adaptativo entre los individuos debe aumentar proporcionalmente, de manera que la selección pueda influir en las frecuencias génicas. En la realidad, puede ocurrir lo contrario, con la deriva actuando para reducir la gama de posibles valores genotípicos en la materia prima sobre la cual la selección actúa.

Aunque el ejemplo anterior ilustra cómo la migración puede contrarrestar la selección, y reducir la adaptación, cuando la población es tan pequeña que la deriva es la principal influencia en las frecuencias génicas, incluso para

los alelos con valor adaptativo importante, la migración es la única fuente efectiva de los alelos para mantener el potencial de adaptación. La migración contrarresta los efectos negativos de la depresión endogámica, pero obviamente no mantiene las adaptaciones específicas a las condiciones locales del medio.

La mutación es la fuente de todas las variantes de alelos adaptativos y no adaptativos. En una población grande con decenas o cientos de miles de individuos, mutaciones nuevas reemplazan aquellas mutaciones perdidas por el azar y puede aparecer varias veces la misma mutación. Sin embargo, en una población pequeña ($N_e < 100$), la probabilidad de que ocurran mutaciones nuevas con valor adaptativo es insignificante.

4.4.3 Características cuantitativas y cualitativas

Los ejemplos simplistas anteriores suponen una acción genética individual con selección a nivel genotípico actuando en el incremento de la frecuencia de un alelo favorable, o para reducir la frecuencia de uno desfavorable. Gran parte de lo que se conoce acerca de la selección es a partir de los estudios empíricos de las características cuantitativas, donde el efecto de la presión de selección se destina a aumentar la proporción de alelos que tengan efectos positivos sobre el fenotipo, en muchos loci.

Muchas características adaptativas son cuantitativas, por ejemplo: tasa de crecimiento, número de descendientes, peso de las semillas o peso de la descendencia, tolerancia a la sequía y otras características complejas son el resultado de varios loci, además de los efectos del ambiente. La tasa de cambio fenotípico, cuando estos rasgos están bajo selección, depende de la heredabilidad (proporción de la variación genética con respecto a la variación total, incluyendo el efecto del ambiente), la cantidad de variación fenotípica, y la intensidad de selección, es decir la proporción de la población que queda después de la selección.

La selección de caracteres cuantitativos es más eficaz en las poblaciones grandes que en las poblaciones pequeñas, por las mismas razones que fueron descritas en la sección anterior. La cantidad de variabilidad disponible para la selección, es generalmente más alta en las características cuantitativas que en las características codificadas por un gene, debido al potencial de variabilidad en muchos loci. La tasa de mutación para las características cuantitativas es mayor a la de las características codificadas por un gen, debido a que hay muchos más alelos y loci en los que las mutaciones pueden ocurrir. En teoría, una mutación con pequeños efectos negativos, en una característica cuantitativa, no es tan fácil de ser eliminada por la selección, como una mutación que afecta de manera negativa una característica codificada por un gene, por lo que las mutaciones son más propensas a acumularse en los loci que influyen en características cuantitativas. Esto significa que conforme cambian las condiciones, hay una gran variabilidad residente dentro de una población, permitiendo una respuesta a la selección cuando la población es grande.

El número de loci implicados en las características cuantitativas significa que en condiciones naturales, el cambio se produce lentamente dentro de una población. Suponiendo que la selección actúa sobre el fenotipo, puede lograrse más o menos el mismo resultado fenotípico de maneras diferentes, dependiendo de la frecuencia genética en loci diferentes. En poblaciones diferentes, bajo más o menos el mismo tipo de presiones ambientales selectivas, pueden desarrollarse fenotipos diferentes como resultado de frecuencias iniciales diferentes, de los alelos en los diversos loci implicados en un carácter determinado. Por lo tanto, la selección de características cuantitativas puede tener resultados diferentes, incluso bajo condiciones ambientales muy similares.

Dentro de las características codificadas por un solo gene se incluyen algunos tipos de resistencia a enfermedades, tolerancia a metales pesados, y funciones fisiológicas a nivel de enzimas. Se ha demostrado en varios casos que la resistencia a enfermedades frecuentemente es el resultado de un solo gene. Para especies longevas, un alelo de resistencia a enfermedades debe estar presente cuando se aparece una enfermedad nueva debido a que no hay tiempo suficiente para que las nuevas mutaciones se difundan a través de la población.

Por ejemplo, varias enfermedades introducidas que se han mencionado anteriormente en este documento han tenido efectos devastadores sobre varias especies de árboles forestales en el este de Canadá y de Estados Unidos. En cada caso, la enfermedad se ha extendido demasiado rápido como para que una mutación espontánea y la selección puedan producir una respuesta de resistencia. Para ser útiles, las variantes resistentes “preadaptadas” deben estar presentes en la población cuando la enfermedad se presenta.

Se ha observado que la tolerancia de las plantas a los metales pesados es muy rápida, en poblaciones bajo condiciones en las que es muy poco probable el flujo génico que pueda tener origen en las poblaciones tolerantes. Los genes para la tolerancia a los metales pesados están presentes antes de la exposición a tal estrés, pero están “dormidos” con respecto a la selección hasta que las plantas son expuestas a tales condiciones ambientales.

En las poblaciones pequeñas, la posibilidad de selección en características adaptativas como las antes descritas se ve comprometida por la falta de diversidad.

4.5 Evolución de los marcadores genéticos

4.5.1 Selección de un gen y heterocigosidad

En los estudios de genética de poblaciones realizados durante las últimas cuatro décadas se supone que las aloenzimas son marcadores neutros. Algunos investigadores han preferido a estos marcadores más que a los de ADN porque representan productos genéticos funcionales que se supone son iguales en sus efectos. Gran parte de la variabilidad del ADN evaluada por los marcadores no tiene ningún efecto sobre los productos genéticos, especialmente si se encuentran en regiones muy repetitivas de intrones o pseudogenes. Por lo tanto, los marcadores de ADN no tienen ninguna relación necesaria con el grado de variabilidad genética en los genes que codifican para un producto proteico. Es probable que la diversidad en isoenzimas sea más representativa de la diversidad “útil”, que es el nivel general de diversidad en las regiones codificantes del ADN, de lo que es la diversidad de marcadores de ADN sin función conocida. Para algunos científicos, esto aumenta el atractivo de las isoenzimas como una medida de la diversidad genética, pero sólo si las isoenzimas pueden seguir siendo consideradas marcadores neutros.

Numerosos estudios publicados reportan resultados inesperados en la teoría neutral; resultados que prueban que la selección favorece algunos genotipos enzimáticos sobre otros, bajo condiciones particulares, o que demuestran superioridad de heterocigotos, particularmente en ambientes estresantes.

Jeffrey Mitton ofrece numerosos ejemplos de selección a nivel de aloenzimas en su libro, titulado “La selección en las poblaciones naturales”, publicado en 1997, así como ejemplos de relaciones positivas entre la heterocigosidad de las aloenzimas y el potencial adaptativo. Otros investigadores sostienen que si la selección actúa sobre las aloenzimas, ésta no es lo suficientemente común o fuerte para ser un motivo de preocupación para los genetistas de poblaciones que las utilizan asumiendo neutralidad.

Si Mitton está en lo correcto y la selección a nivel de aloenzimas es común, ¿Cuáles son las implicaciones para el trabajo de genética de la conservación? ¿Invalida los resultados del análisis de aloenzimas, o son necesarias interpretaciones diferentes? ¿Podemos elegir sistemas determinados de enzimas para responder a preguntas particulares?

4.5.2 La variabilidad del ambiente y la diversidad enzimática

Mitton señala que la mejor manera de determinar si la selección es responsable de algunos de los polimorfismos proteicos observados, incluyendo la diversidad en las aloenzimas, es entendiendo la cinética de las enzimas que usamos y poner a prueba hipótesis acerca de cómo las diferentes formas de las enzimas podrían influir en la función fisiológica en condiciones diferentes.

Muchas de las enzimas que se utilizan en los análisis de aloenzimas son importantes en la respiración, en la glicólisis, la derivación de las pentosas y el ciclo del ácido cítrico. De hecho, según Mitton, las enzimas que se incluyen en estudios genéticos comúnmente son casi una muestra completa de las enzimas involucradas en el metabolismo central. Mitton enumera 30 enzimas que intervienen en la respiración y muchas de ellas son de uso común en los estudios de aloenzimas, en todos los organismos superiores. Algunas de estas enzimas son: PGM (fosfato-mutasa glucosa), 6PGDH (6-deshidrogenasa fosfogluconato), GPI (glucosa-fosfato isomerasa), G6PDH (glucosa-6-deshidrogenasa fosfato) y GDH (glucosa deshidrogenasa).

Un análisis de un subconjunto de las enzimas en el proceso que convierte la energía almacenada en ATP (trifosfato de adenosina) debería proporcionar una buena estimación de la variación en los loci responsables de la respiración.

Las enzimas actúan como catalizadores en las reacciones metabólicas. Cada enzima se une a un sustrato en particular y acelera la reacción para transformar el sustrato en un producto necesario para el funcionamiento del organismo. Las enzimas permiten que el metabolismo se desarrolle a la temperatura a la que están expuestas las poblaciones naturales. En ausencia de las enzimas, las reacciones serían tan lentas que los organismos no crecerían o no se moverían de manera perceptible. Las enzimas controlan la tasa del flujo de energía a través de las vías metabólicas, por lo que éstas controlan la tasa de crecimiento y desarrollo, así como la asignación de energía en las diferentes funciones. La cuantificación de los resultados bioquímicos se conoce como el estudio de la cinética enzimática, es decir los factores que influyen en la velocidad de reacción a distintas concentraciones de sustrato.

La velocidad de una reacción depende de la disponibilidad del sustrato, sin embargo, en niveles diferentes de sustrato hay factores diferentes limitantes. En bajas concentraciones, la velocidad de reacción es casi totalmente dependiente de la concentración de sustrato. Sin embargo, en altas concentraciones, cuando casi toda la enzima

está unida al sustrato, la velocidad de la reacción depende más de la formación del producto que de la formación del complejo enzima-sustrato.

Las enzimas pueden diferir en la eficacia en las etapas diferentes de una reacción, es decir que pueden diferir en la eficacia catalítica en concentraciones bajas o altas, debido a los factores diferentes limitantes. Las esterasas y peroxidasas actúan en una serie de sustratos diferentes, por lo que pueden variar en sus especificidades relativas para sustratos. Las enzimas tienen longevidades diferentes, que van desde minutos hasta horas, puede haber variabilidad en la longevidad de las distintas aloenzimas, que pueden afectar la eficiencia de las reacciones. La temperatura es un factor importante en la velocidad de las reacciones metabólicas, a menudo hay una estrecha gama de temperaturas en la cual una enzima funciona de manera eficiente. Las enzimas pueden diferir en el rango de temperatura en el cual pueden actuar.

La mayoría de los estudios que examinan las propiedades cinéticas de las enzimas en poblaciones naturales se han realizado en moluscos marinos, peces y mariposas; especies de *Drosophila* también han sido analizadas intensivamente. Hay numerosos ejemplos de variabilidad en los niveles de rendimiento enzimático correspondiente a la presencia de diferentes aloenzimas. Algunas de las enzimas en las que se ha reportado variabilidad en los resultados de desempeño son LAP, LDH, IGP y ADH. La LAP (leucina aminopeptidasa o aminopeptidasa-I) al parecer tiene una función en la digestión de los animales (y probablemente de los insectos) así como en la osmorregulación. LAP es importante en los ostiones para el mantenimiento de la función celular bajo diferentes niveles de salinidad. La LDH (lactato deshidrogenasa) se expresa en el corazón, el hígado y las células rojas de la sangre de los animales. Se han encontrado diferentes alelos de LDH en diferentes latitudes para el killifish, con un alelo más eficiente en aguas cálidas y otro más eficiente en temperaturas bajas. Se ha encontrado que alelos diferentes de PGI (fosfo-isomerasa de glucosa) difieren en su estabilidad al calor y en la velocidad de reacción de las mariposas *Colias*, influyendo en su viabilidad, tiempo de vuelo, éxito de apareamiento y fecundidad. La enzima ADH (alcohol deshidrogenasa) participa en la síntesis de lípidos a partir de etanol, por lo que es importante en la metabolización del alcohol. Se ha demostrado que diferentes alelos son más eficientes para *Drosophila* en ambientes con una alta concentración de alcohol.

4.5.3 Impacto de un gen simple

¿Puede influir el polimorfismo de una sola proteína en el potencial adaptativo de un organismo completo? Es evidente que la hemoglobina de células falciformes influye en el potencial adaptativo de determinadas poblaciones de seres humanos. Esto es un caso aislado, la excepción que confirma la regla de la neutralidad general de la diversidad genética a nivel proteico. Si generalmente las aloenzimas actúan diferente bajo condiciones ambientales diferentes, por ejemplo temperatura, disponibilidad de sustrato, niveles de salinidad u otros estados químicos, se podría esperar una selección balanceada para mantener muchos polimorfismos. La variabilidad que se interpreta como neutra puede que sea neutra sólo bajo las condiciones benignas donde las variantes con diferentes propiedades cinéticas pueden ser más o menos igual de eficaces.

Las pruebas necesarias para demostrar sin lugar a dudas, el significado adaptativo del polimorfismo de proteínas se enumeran a continuación (Koehn, 1978):

1. Se debe demostrar diferencias funcionales entre los genotipos.
2. Las diferencias funcionales entre genotipos deben producir diferencias fisiológicas entre los genotipos.
3. La variación ecológica debe influir en el locus de la enzima a través de la variación fisiológica entre los genotipos.
4. La diferenciación fisiológica entre genotipos debe dar lugar a variaciones en algunos componentes de potencial adaptativo.
5. Se deben demostrar diferencias apreciables en las propiedades cinéticas de las enzimas que afecten la fisiología de los organismos completos.

¿Anécdotas o un cuerpo de evidencia?

En la literatura existen muchos ejemplos de polimorfismo de las enzimas que se traducen en diferencias funcionales, las cuales producen diferencias fisiológicas entre los genotipos en distintos ambientes (Mitton, 2000). Se ha demostrado que estas diferencias fisiológicas a menudo dan lugar a variaciones en los componentes de potencial adaptativo (Mitton, 2000), por ejemplo en las mariposas *Colias*, y que las propiedades cinéticas de las enzimas pueden afectar la fisiología de organismos completos.

Hay muchos ejemplos, ¿pero estos estudios deben ser considerados como generales, o todos deberían ser considerados como casos especiales? Ciertamente, en diversos estudios se han reportado resultados muy diferentes, y en muchos sistemas enzimáticos no se han encontrado relaciones con las funciones fisiológicas de la manera que Mitton reportó para un subconjunto. Cuando las proteínas en sí son examinadas, parece haber razones para una mayor variabilidad en algunas que en otras. Por ejemplo, las proteínas metabólicas parecen tener una menor variabilidad que las regulatorias y las enzimas que trabajan en diversos sustratos, parecen ser más variables que aquellas que trabajan sólo en un sustrato. La variabilidad genética tiende a ser mayor para los monómeros que para los dímeros o tetrámeros, es decir proteínas que están construidas de una cadena de aminoácidos tienden a ser más variables que las que tienen dos o cuatro cadenas polipeptídicas. Esto se puede deber a que los dímeros y tetrámeros están restringidos en su conformación en mayor medida que los monómeros. Del mismo modo, las proteínas grandes tienden a ser más variables que las proteínas pequeñas, probablemente porque las proteínas grandes tienen un área mayor que no resulta crucial para la unión del sustrato.

Estas observaciones coinciden con la teoría neutra, en la cual se establece que las áreas de un genotipo que no son funcionalmente restringidas deben acumular más diversidad que las zonas que están restringidas. Mitton sugiere que al menos algunos de los polimorfismos observados en las proteínas se mantienen debido a la selección; sin embargo, diferentes variantes de enzima mantienen diferentes valores funcionales bajo condiciones ambientales variables. Mitton informó de coeficientes altos de selección, en algunos casos cercanos o superiores a 0.50, en particular en las poblaciones expuestas a estrés ambiental.

Hay menos estudios en plantas que en animales, que ejemplifiquen variantes de enzimas que se comporten de manera diferente en entornos distintos, pero no hay razón para creer que la misma evidencia no pueda ser encontrada. Un estudio demostró que la variación en 6-PGDH influyó en los componentes del potencial adaptativo del "ryegrass" (*Lolium perenne*). La mayoría de los estudios en las plantas que han examinado las relaciones entre aloenzimas y el potencial adaptativo han documentado diferentes niveles de heterocigosidad asociados a la variabilidad del ambiente. Esto implica que la selección estabilizadora mantiene la heterocigosidad en varios loci enzimáticos, por lo que los heterocigotos deben tener un mayor potencial adaptativo cuando están expuestos a estrés ambiental.

4.5.4 Heterocigosidad y potencial adaptativo

¿Qué tan representativo del genoma como un todo es un subconjunto de enzimas? ¿La existencia de una correlación entre la heterocigosidad, en numerosos loci enzimáticos con el potencial adaptativo, significa que una alta heterocigosidad en general, está relacionada con el potencial adaptativo, o que la heterocigosidad en esos loci en particular está correlacionada con el potencial adaptativo? ¿O es simplemente la ausencia de endogamia?

Mitton señaló que las frecuencias genotípicas de coníferas que se han muestreado aleatoriamente, de forma general cumplen las expectativas de Hardy-Weinberg, pero cuando sólo los árboles adultos, los más viejos o los más altos se incluyen en la muestra, a menudo se encuentra un exceso de heterocigotos. Esto significa que las poblaciones tienen un mayor nivel de heterocigosidad de lo esperado bajo el equilibrio Hardy-Weinberg. Excesos significativos de heterocigóticos se han reportado en *Pinus ponderosa*, *Pinus banksiana*, *Pinus radiata*, *Pinus leucodermis*, *Pinus cembra*, *Pinus sibirica*, *Picea mariana*, *Pseudotsugo menziesii*, *Abies balsamea*, *Larix decidua* y *Populus tremuloides*. Los individuos maduros a menudo tienen una mayor heterocigosidad que su descendencia antes de la selección, esto es consistente con la idea de que los individuos endogámicos son eliminados. Pero el exceso de heterocigosidad en un loci en particular, tiene que tener otra explicación. Descartar a los individuos endogámicos resultaría en un aumento de la proporción relativa de heterocigotos en la población con respecto a la expectativa de Hardy-Weinberg pero sin excederla. El exceso significativo de heterocigotos implica la selección para heterocigosidad en ese locus o en uno estrechamente ligado a él.

Se ha reportado que el *Pinus edulis* tiene una mayor heterocigosidad cuando crece expuesto a estrés, que cuando crece en un ambiente sin estrés. En particular, se ha reportado que los árboles más heterocigotos, estudiados en Arizona, tienen una mayor resistencia a los herbívoros. En dos loci aloenzimáticos (peroxidasa y/o deshidrogenasa) Mopper y otros encontraron que los árboles con resistencia a la polilla, *Dioryctria albobitella*, mostraron una heterocigosidad significativamente más alta que los árboles que estaban seriamente dañados. Estos autores también encontraron una mayor heterocigosidad en otros dos loci, GLY (glifosato) y PGI (fosfoglucoasa isomerasa), pero la diferencia no fue estadísticamente significativa.

Bergman y Sholz reportaron una mayor resistencia a la contaminación del aire en los heterocigotos de *Picea abies* en el locus PEPC (fosfoenolpiruvato carboxilasa). Esta enzima está implicada en el sistema de fijación de CO₂, y en el volumen de retorno de hidratos de carbono en las células guarda de los estomas. En sitios limpios, los árboles maduros y los regenerados tuvieron niveles similares de heterocigosidad, pero en las áreas con altos niveles de SO₂, los árboles regenerados tuvieron una heterocigosidad significativamente mayor a la de sus padres.

Esto es digno de mencionarse, porque comúnmente los árboles regenerados tienen una homocigosidad mayor que sus padres.

Mitton también encontró que los árboles seleccionados por su crecimiento superior en programas de mejoramiento tuvieron una heterocigosidad individual mayor al promedio. Mitton citó estudios de heterocigosidad en programas de mejoramiento de *Picea engelmannii*, *Picea abies*, *Picea sitchensis*, y *Pseudotsuga menziesii*.

Se ha reportado una mayor resistencia a los parásitos en los heterocigotos que en los homocigotos de las ovejas Soay en Escocia, la liebre parda europea (*Lepus europaeus*) y la marmota alpina (*Marmota marmota*) y lo mismo se ha reportado respecto a la resistencia a enfermedades en otras especies.

Mitton citó una serie de estudios que demuestran que la heterocigosidad no sólo es favorecida, si no que entre los genotipos, el homocigoto más común generalmente se favorece sobre los menos comunes. Esto es consistente con la hipótesis de sobredominancia, lo que implica que la selección activa comúnmente ocurre para los heterocigotos.

Otros estudios reportan que no hay ninguna relación entre la heterocigosidad y el potencial adaptativo, lo que indica que el fenómeno es general, pero no universal. Una explicación para una asociación entre la heterocigosidad en muchos loci enzimáticos y el valor adaptativo, es la ventaja que puede ser conferida por una cinética ligeramente diferente de las variantes de aloenzimas, permitiendo una función metabólica más eficiente en una amplia gama de condiciones ambientales, ya sea en términos de espacio o tiempo. La variabilidad ambiental a través del tiempo puede tener una fuerte influencia en el mantenimiento de la variabilidad genética, porque el ambiente que experimentan los hijos, rara vez es el mismo que el de los padres, especialmente en especies longevas.

4.5.5 Especies y poblaciones con heterocigosidad alta

De acuerdo con numerosos estudios la densidad de la población, el tamaño de la población, la distribución geográfica y la fecundidad están correlacionadas con la diversidad genética. Los estudios con *Drosophila* han demostrado que un aumento en la heterocigosidad tiene como resultado un aumento de tamaño en la población para una determinada cantidad de espacio y recursos. Presumiblemente, esto se debe a la eficiencia de los heterocigotos. Muchas especies tienen un aumento de heterocigosidad en relación al tamaño de la población, lo que se puede explicar por la teoría neutral, pero también por la selección en caso de que la utilización más eficiente de los recursos por los heterocigotos sea un fenómeno general, cuando el espacio y los recursos son limitados.

La relación entre la diversidad genética y la fecundidad, definida como la producción potencial de descendencia, se puede explicar en términos de potencial de selección. Si hay una relación general entre la heterocigosidad y la aptitud en muchas especies, se espera que la eficiencia de selección aumente con un número mayor de individuos en el acervo de selección. Una especie que tiene una fecundidad femenina individual de 2 millones, produce un potencial mucho mayor para la selección que una con una fecundidad de 20. En una población estable, en promedio, sobrevivirán dos individuos por hembra. Si el 90% de las muertes se deben a la casualidad y el 10% resulta de la selección natural, las hembras con una fecundidad de 2 millones, tienen 200,000 hijos

en un acervo de selección, para finalmente producir 2 individuos. Las hembras con una fecundidad de 20, en promedio, sólo tendrán dos individuos sobre los cuales puede actuar la selección. Esto no es muy realista, ya que las especies con una fecundidad baja invierten más en la supervivencia de sus descendientes, pero la realidad es que la intensidad de la selección puede ser mucho mayor cuando actúa sobre la descendencia de individuos con una fecundidad alta.

Se espera que la selección equilibradora mantenga un polimorfismo mayor en especies con una alta fecundidad y generalmente ha demostrado ser cierto. Los animales grandes tienden a tener una menor fecundidad que los animales pequeños y tienen una menor diversidad genética. El tamaño por sí mismo, probablemente no influye en la diversidad genética. Es simplemente la influencia de una alta fecundidad suministrando más material sobre el cual actúa la selección. En las plantas la situación es inversa, las plantas de mayor tamaño (los árboles) tienen una fecundidad muy alta y una diversidad genética alta.

Las especies que tienen densidad poblacional alta, poblaciones grandes y una distribución geográfica amplia, a menudo también tienen una fecundidad alta. Estas especies también suelen tener una diversidad genética alta, por ejemplo, los ostiones azules y el pino ponderosa. Los chitas, por el contrario, son un ejemplo del extremo opuesto, las poblaciones son pequeñas, con densidad baja, distribución geográfica restringida y una fecundidad baja, que conduce a una diversidad genética baja.

4.5.6 ¿Qué tan representativos son los loci enzimáticos del genoma en su conjunto?

Si un alelo de aloenzimas es modificado por una mutación hasta el punto en que no es funcional, éste no sería detectado por electroforesis como un alelo faltante o un alelo nulo, si es heterocigótico. Las enzimas se detectan por su función en el análisis de isoenzimas, de modo que las aloenzimas que no son funcionales no se unirán a un sustrato, y no se visualizarán en un gel. Así, la heterocigosidad puede ser subestimada por la electroforesis.

Los loci enzimáticos no son representativos de las regiones de ADN que no están funcionalmente restringidas, es decir áreas que no tienen ninguna razón para ser conservadas: por ejemplo los intrones y pseudogenes. A lo sumo, los loci enzimáticos son representativos de los loci que codifican para las proteínas. Las estimaciones de la diversidad de aloenzimas deben ser consideradas representativas de una clase de proteínas con funciones enzimáticas específicas.

¿Qué implica esto para el uso de aloenzimas como marcadores?

No se espera que la diversidad de aloenzimas refleje la variabilidad en términos cuantitativos de los caracteres genéticos. Tampoco se debe esperar que con la diversidad de aloenzimas se pueda predecir la variabilidad de los alelos puramente neutros, como se puede hacer con los marcadores de ADN. La diversidad de aloenzimas proporciona información sobre los niveles de heterocigosidad y el grado de diferenciación entre las poblaciones de la clase de proteínas evaluadas; en su mayoría enzimas metabólicas. Probablemente la mayoría de la diversidad observada es neutra la mayoría de las veces, pero cuando los alelos no se comportan como se espera, eso puede indicar que la selección está actuando en ese locus. Es importante notar que las aloenzimas pueden no ser neutras, sobre todo cuando una población ha sido sometida a estrés ambiental por más de una generación. Si la estimación del flujo génico es un aspecto importante en un estudio, y si hay razón para creer que algunas de las poblaciones bajo estudio pueden estar sometidas a estrés ambiental, podría requerirse un marcador de ADN para realizar estimaciones más precisas del flujo génico.

4.5.7 Heterocigosidad y potencial adaptativo, implicaciones para la conservación y la investigación

La relación reportada por Mitton entre la heterocigosidad por sí y los componentes de potencial adaptativo, implica que los esfuerzos deben centrarse en el mantenimiento de las poblaciones con mayor heterocigosidad.

Si la heterocigosidad es generalmente mayor en los organismos que habitan en ambientes limitantes, que en aquellos ambientes favorables, se puede esperar que las poblaciones pequeñas en el límite de la distribución natural de una especie tengan una heterocigosidad mayor de lo que se predijo en base al tamaño efectivo de la población, debido a la selección. Una heterocigosidad superior a la esperada en algunos loci puede ser una "bandera" que indica la necesidad de una evaluación con marcadores verdaderamente neutros para determinar si los niveles de heterocigosidad observados son indicativos de selección o un artefacto.

Las poblaciones pequeñas que mantienen la heterocigosidad pueden estar bajo una fuerte presión de selección para los loci heterocigotos o la población se volvió pequeña recientemente y aun no ha perdido la heterocigosidad. En cualquier caso, los esfuerzos de conservación deben centrarse en aumentar el tamaño de la población.

Precaución:

La heterocigosidad de aloenzimas no debe interpretarse como un indicador del tiempo transcurrido desde que se inició el aislamiento. Bajo selección, la hipótesis de una acumulación constante de cambio en las secuencias de ADN no es válida. Las mismas frecuencias génicas pueden ser obtenidas mediante selección en diferentes ambientes con la misma presión de selección.

Las medidas de migración estimadas utilizando aloenzimas también deben considerarse con cautela, por las mismas razones, porque la misma presión de selección en diferentes poblaciones puede producir frecuencias génicas similares, incluso sin la influencia del flujo genético.

4.6 En síntesis

Estudios publicados hasta la fecha han indicado que en general, la heterocigosidad es benéfica, ya sea como medida de la tasa de cruzamiento o como un parámetro de valor adaptativo específico per se. Cuando se detectan niveles elevados de homocigosidad en poblaciones pequeñas, es muy probable el efecto de endogamia.

Las aloenzimas son una herramienta útil para comparar los niveles de diversidad genética con los niveles esperados, en esta clase de proteínas. Se tiene que aprender más sobre las diferencias en la función fisiológica de las variantes de aloenzimas antes de poder decir con cierto grado de certeza cómo la selección puede afectar una población. Es necesario conocer la estructura de las enzimas que se estudian y saber qué esperar en términos relativos de las diferentes enzimas. Por ejemplo, se puede esperar que las enzimas monoméricas tengan un mayor polimorfismo que las diméricas o las tetraméricas, así que si un estudio muestra un mayor polimorfismo en un dímero que en los monómeros, esto puede indicar que la selección actúa en el mantenimiento de la heterocigosidad en el dímero.

La heterocigosidad es predecible considerando otras características asociadas con las especies: la fecundidad relativa, el tamaño de la población y el tamaño de la distribución natural de la especie, y las características específicas de las enzimas. Es razonable esperar que las especies con alta fecundidad, tamaño poblacional grande y una distribución natural amplia tengan una diversidad genética alta (y por lo tanto una heterocigosidad alta), especialmente en aquellas enzimas que se espera que exhiban una diversidad alta: los monómeros largos. Cuando una especie con fecundidad alta y un tamaño poblacional grande en la naturaleza exhibe una diversidad genética baja, es motivo de preocupación.

Dentro de un grupo taxonómico puede haber una variación alta como resultado de la historia, por ejemplo, la diferencia entre *Picea mariana* y *P. chihuahuana*. Ésta última tiene una fecundidad natural alta, probablemente esta especie existió en poblaciones grandes en un área más amplia que el área que ocupa actualmente. La heterocigosidad observada en esta especie es muy baja en comparación con la mayoría de los abetos, lo cual implica que la diversidad se perdió a través de endogamia y las especies no están adaptas para sobrevivir en poblaciones pequeñas con fecundidad baja.

El objetivo de la genética de la conservación es mantener el potencial evolutivo. ¿Cómo puede definirse el potencial de conservación en términos del polimorfismo de proteínas? Se ha demostrado que las especies con niveles altos de diversidad genética son más estables a través del tiempo, que aquellas con diversidad baja. Así, las especies con diversidad genética abundante tienden a existir por periodos prolongados, y la probabilidad de extinción es baja; las poblaciones de especies con diversidad genética alta también son menos propensas a experimentar especiación. Las especies y poblaciones con heterocigosidad alta pueden tolerar los cambios ambientales que podrían conducir a la extinción local o a la diferenciación exagerada entre poblaciones que carecen de diversidad genética alta. Si esto es cierto, se esperaría que las especies con una diversidad genética alta evolucionen o desaparezcan más lentamente que las especies con niveles bajos de diversidad genética.

Si el potencial evolutivo se mide en términos de la probabilidad de eventos de especiación, las especies o poblaciones que poseen variabilidad alta no serían de mayor interés. Las especies y poblaciones que tienen una diversidad genética relativamente baja son más propensas a la extinción y a experimentar eventos de especiación. Las especies que han perdido recientemente variabilidad genética como resultado de la fragmentación de las poblaciones son probablemente, las que tienen un peligro mayor de extinción, ya que probablemente no han evolucionado mecanismos para hacer frente a la baja fecundidad o a una diversidad genética baja.



Tecolote moteado mexicano (*Strix occidentalis lucida*) en la Sierra Fría de Aguascalientes.

Esta especie se distribuye desde el sur de Utah y Colorado en Estados Unidos hasta la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental y Faja Volcánica Transmexicana. Es una especie amenazada que habita preferentemente bosques densos, maduros o sobremaduros, de climas templados y fríos, preferentemente en sitios con bajo disturbio en su hábitat, en laderas con exposición norte y pendientes pronunciadas. Esta especie de tecolote es monógama y muy territorial, sobre todo durante la época reproductiva, anida en acantilados o en oquedades de árboles viejos y a menos que se sienta amenazado por actividades antrópicas o falta de alimento, es muy común encontrarlos año con año en el mismo sitio. Su dieta consiste principalmente en roedores, pequeños mamíferos, aves, anfibios, reptiles e insectos. La alteración y fragmentación de su hábitat, por cambio de uso del suelo, aprovechamientos ilegales o incendios forestales, limita su capacidad reproductiva y de dispersión, propiciando la endogamia en sus poblaciones y comprometiendo los esfuerzos para mantener una población viable en toda su área de distribución natural.

(Foto proporcionada por Luis Antonio Tarango Arámbula).

Capítulo 5. Endogamia, tamaño efectivo de población y poblaciones mínimas viables

5.1. Introducción a la teoría de endogamia y cálculo del coeficiente de endogamia (F)

La endogamia reduce la diversidad en poblaciones pequeñas y aisladas, por esta razón es importante entender la teoría de los métodos desarrollados para el cálculo de ésta. La endogamia es resultado del cruzamiento de individuos que tienen al menos un ancestro común. Una de las consecuencias del cruzamiento entre individuos emparentados en la progenie es que dos alelos en un locus determinado pueden ser idénticos por descendencia. Alelos idénticos por descendencia significa que dos alelos son copias de un alelo presente en un ancestro común. Por lo anterior, existen dos tipos de homocigotos para un alelo determinado; un tipo de homocigotos reciben los alelos idénticos de un ancestro. El otro tipo de homocigotos recibe los alelos idénticos por casualidad, simplemente en función de la frecuencia del alelo en la población.

Tanto los individuos como las poblaciones, pueden experimentar los efectos de la endogamia, la cual puede incrementarse rápidamente si el apareamiento es entre parientes muy cercanos; por ejemplo, progenitores que se aparean con su descendencia, o apareamiento entre hermanos; los efectos pueden aumentar más lentamente si el apareamiento ocurre entre individuos menos emparentados; sin embargo, a largo plazo, la endogamia aumenta en una población aislada.

En una población todos los individuos, a excepción de los migrantes de la primera generación, están emparentados si se revisa la historia de sus antepasados. La probabilidad de que dos alelos sean idénticos por descendencia depende de qué tan lejano sea el parentesco. Para las especies con reproducción sexual biparental, existen dos padres, cuatro abuelos, ocho bisabuelos y así sucesivamente. Si sobrevivieran dos hermanos por cada pareja de padres, en cada generación, el tamaño de la población sería estable, un individuo tendría 41 parientes en tres generaciones, contando un hermano, padres, abuelos, tías, tíos y primos (1° y 2°). Así que en una población pequeña que esté relativamente aislada, el cruzamiento entre individuos emparentados es inevitable.

F = coeficiente de endogamia = probabilidad de que dos alelos en un locus sean idénticos por descendencia.

La autofecundación (en las plantas) es la forma máxima de endogamia; se pierde la mitad de la heterocigosidad en cada generación de autofecundación. Esto se puede considerar en términos de la cantidad de heterocigosidad (número de loci heterocigóticos) dentro de la progenie en cada generación sucesiva o del número de individuos en las generaciones subsecuentes que son heterocigóticos para un locus de interés. La endogamia es acumulativa; esto es, la probabilidad de alelos idénticos por descendencia en un locus determinado aumenta en cada generación si la población continúa auto fecundándose por lo que F se incrementa. La endogamia se puede eliminar en una generación; si un individuo altamente endogámico se aparea con un individuo con el que no tiene parentesco alguno. La progenie de esta cruce no será endogámica. Una población que experimenta autofecundación mantendrá una diversidad entre individuos, pero cada individuo será altamente endogámico y la heterocigosidad será muy baja en la población. La población se convierte en una serie de líneas homocigóticas y cada línea será diferente de la otra, ya que por casualidad, diversos alelos habrán llegado a ser homocigóticos en distintas líneas autóгамas.

Comenzando con un individuo heterocigótico en el locus A (Aa), que es auto-polinizado por tres generaciones, solamente 1/8 de la descendencia todavía será heterocigótica.

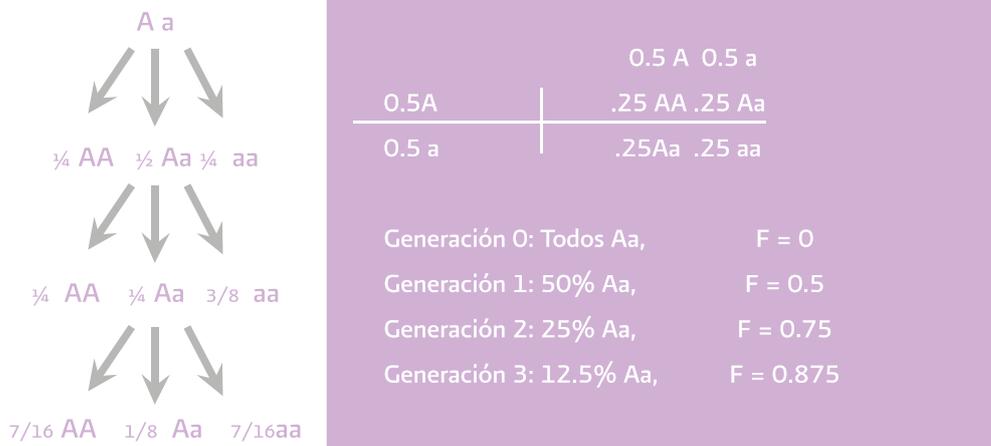


Figura 5.1. Efecto de la autofecundación en generaciones sucesivas sobre el aumento de la homocigosis y endogamia.

El valor de F es un valor relativo, concerniente a los niveles previos de parentesco. Entre la generación 1 y 2, la probabilidad de que existan alelos idénticos por descendencia aumentó de 0 a 0.5. y se perdió la mitad de la heterocigosis en una generación. La probabilidad de que los alelos sean idénticos por descendencia es inversamente proporcional a la cantidad de heterocigosis restante en cada generación. El valor de F aumentó de 0.5 a 0.75 en la generación siguiente; por lo tanto, el valor de F es aditivo; se perdió la mitad de la heterocigosis restante: 25% es la mitad de 50%, y esto se agrega a la endogamia existente de la generación anterior.

Matemáticamente, para la autofecundación, esto es igual a:

$$F_t = \frac{1}{2}(1 + F_{t-1})$$

¿Qué sucede si se aparean hermanos completos? Nuevamente considerando un locus determinado.

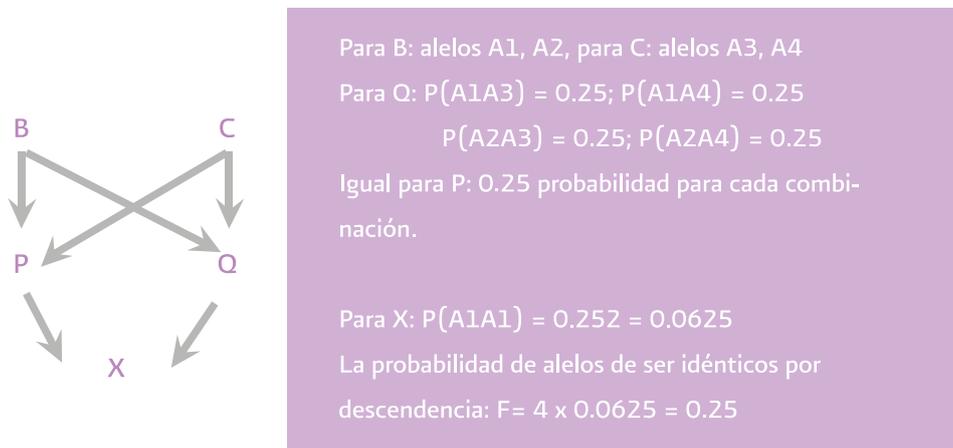


Figura 5.2. Cálculo de la endogamia de un individuo (X) mediante el análisis de un diagrama de pedigree.

Si B y C están emparentados, el valor de F en la generación inicial sería mayor de 0. Asimismo, si X tiene un hermano completo y se aparean, el valor inicial de $F = 0.25$, y la endogamia nueva sería adicionada a esa.

En general al tiempo "t":

$$F_t = \frac{1}{4}(1 + 2F_{t-1} + F_{t-2})$$

5.1.1 Análisis del pedigrí

Con un diagrama de pedigrí como el anterior, el nivel de endogamia del individuo X puede ser calculado contando el número de individuos, "n", de los antepasados comunes a los padres del individuo. Así, "n" se convierte en el exponente a 0.5 o $\frac{1}{2}$, y se agregan todas las trayectorias. En este caso es muy simple:

$$P - B - Q; n = 3; 0.5^3 = 0.125$$

$$P - C - Q; n = 3; 0.5^3 = 0.125; \text{ así, } F = 2 \times 0.125 = 0.25$$

En la mayoría de los casos no se tiene conocimiento del pedigrí; sin embargo, es común tener un pedigrí (sería mucho más complejo que el pedigrí antes descrito) en los programas de reproducción animal y de reproducción en cautiverio en un zoológico.

Las reglas son:

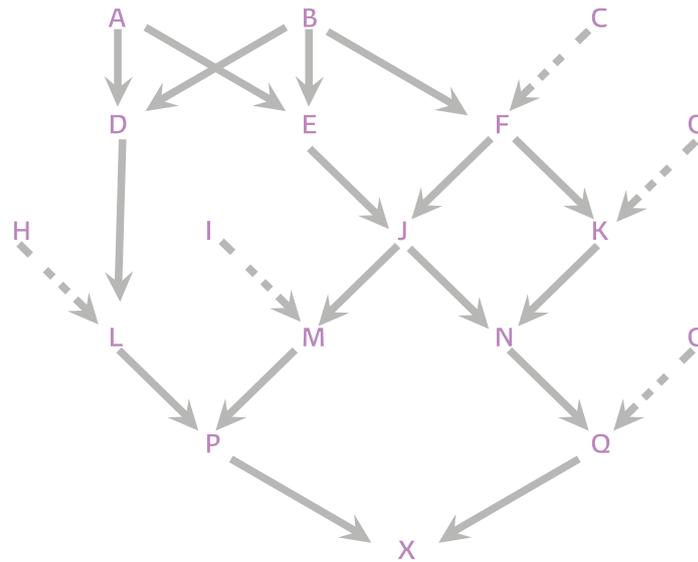
- Contar únicamente las trayectorias a partir de un padre hacia el antepasado común del otro padre del individuo.
- No contar a ningún antepasado común dos veces en una trayectoria.

$$F_x = S \left(\frac{1}{2}^n \right) (1 + F_A)$$

En el ejemplo siguiente:

Los antepasados comunes son A, B, F, J; J es endogámico, así que primero hay que encontrar el valor de endogamia (F) para J.

Sólo hay una trayectoria para J: E - B - F; $n = 3$; $F = (\frac{1}{2})^3 = 0.125$



P - L - D - A - E - J - N - Q	$n = 8; F_A = 0$
P - L - D - B - E - J - N - Q	$n = 8; F_B = 0$
P - M - J - E - B - F - K - N - Q	$n = 9; F_B = 0$
P - L - D - B - F - K - N - Q	$n = 8; F_B = 0$
P - L - D - B - F - J - N - Q	$n = 8; F_B = 0$
P - M - J - F - K - N - Q	$n = 7; F_F = 0$
P - M - J - N - Q	$n = 5; F_J = 0.125$

$$F_x = (\frac{1}{2}^8) (1 + 0) + (\frac{1}{2}^8) (1 + 0) + (\frac{1}{2}^9) (1 + 0) + (\frac{1}{2}^8) (1 + 0) + (\frac{1}{2}^8) (1 + 0) + (\frac{1}{2}^7) (1 + 0) + (\frac{1}{2}^5) (1 + 0.125)$$

$$= (0.0039 \times 4) + 0.0019 + 0.0078 + (0.0313 (1 + 0.125))$$

$$= 0.0605$$

Figura 5.3. Cálculo de la endogamia del individuo "X" mediante análisis de pedigrí.

5.1.2 Cálculo de F en términos del tamaño poblacional

Debido a que la endogamia es muy importante en la comprensión y el manejo de sistemas genéticos, y generalmente no se conocen los pedigríes, el cálculo de F se realiza utilizando diversos tipos de datos.

El análisis de pedigrí describe el nivel de endogamia en un individuo; sin embargo, generalmente se trabaja con poblaciones. El interés es conocer cómo la endogamia en promedio se acumula, o cómo es ésta en un individuo promedio en la población. La teoría se basa en una población ideal, finita, en donde la migración, selección y mutación están ausentes. Además, en la población ideal, las generaciones no se traslapan y el cruzamiento entre individuos es al azar, incluyendo la autofecundación. En la población ideal, una proporción de la heterocigosidad se pierde en cada generación; conforme la población es más pequeña, la proporción de la heterocigosidad que se pierde es más alta.

En la población base, hay N individuos no emparentados y cada uno de ellos produce el mismo número de gametos. Cada generación subsecuente tiene el mismo número de individuos; el tamaño de la población es constante, así que en cada locus hay 2N alelos en la población. Algunos pueden ser iguales, pero no idénticos por descendencia.

En la generación 1, la probabilidad de que dos alelos tomados al azar sean idénticos por descendencia (esto es, la probabilidad de que cualesquiera de dos gametos tomados al azar tengan alelos idénticos) es $1/2N$. Éste es el coeficiente de endogamia para la generación 1.

En la segunda generación, además de la probabilidad de que los alelos en un locus de un gameto sean idénticos por descendencia debido al apareamiento en la primera generación, existe la probabilidad de que los gametos tengan alelos idénticos por descendencia como resultado de la endogamia en la segunda generación de apareamiento.

En la generación 2, el número total de individuos en la población es N. La proporción de individuos que tienen alelos idénticos por descendencia proveniente de acontecimientos endogámicos en esta generación es $1/2N$, así que la proporción con alelos independientes del apareamiento en esta generación es: $1 - 1/2N$. Una proporción de ellos, igual a F_1 , tendrá alelos idénticos por descendencia como resultado de acontecimientos de endogamia en la generación 1. Por lo tanto en la generación 2, $F = 1/2N + (1 - 1/2N) F_1$.

Esto se puede generalizar a cualquier generación, asumiendo que se conoce el nivel de endogamia en la generación anterior:

$$F_t = 1/2N + (1 - 1/2N) F_{t-1}$$

Donde t = tiempo, medido en número de generaciones.

Así que en cada generación hay una nueva cantidad de endogamia y una cantidad de endogamia ya existente. La nueva cantidad de endogamia se define como ΔF y se calcula como:

$$\Delta F = 1/2N$$

En la población ideal la endogamia se puede estimar sin conocer el nivel de endogamia en la generación precedente, basada en el cambio en F en cada generación; sin embargo, se debe conocer el tamaño de la población.

$$F_t = \Delta F + (1 - \Delta F) F_{t-1}$$

$$F = \Delta F_t - (1 - \Delta F) F_{t-1}$$

$$\Delta F = F_t - F_{t-1} + \Delta F F_{t-1}$$

$$\Delta F - \Delta F F_{t-1} = F_t - F_{t-1}$$

$$\Delta F(1 - F_{t-1}) = F_t - F_{t-1}$$

$$\Delta F = (F_t - F_{t-1}) / (1 - F_{t-1})$$

Falconer (1996) explica el cambio en F de generación en generación en términos del índice de panmixia designado como P . La endogamia en términos de la pérdida de heterocigosidad fue descrita anteriormente. El índice de panmixia es opuesto al coeficiente de endogamia; el índice de panmixia es una medida del cruzamiento de individuos no emparentados, por lo que este índice es la proporción de heterocigosidad que permanece en una población en la generación t .

$$P = 1 - F; F = 1 - P$$

Sustituyendo F por $1 - P$ en la ecuación anterior:

$$\Delta F = (1 - P_t) - (1 - P_{t-1}) / (1 - 1 - P_{t-1})$$

$$\Delta F = ((1 - P_t) / (P_{t-1})) - ((1 - P_{t-1}) / (P_{t-1}))$$

$$1 - \Delta F = 1 - (P_t / P_{t-1}) - 1$$

$$1 - \Delta F = P_t / P_{t-1}$$

Así, el índice de panmixia se reduce en una cantidad constante en cada generación.

Volviendo en el tiempo, $P_t / P_{t-2} = (1 - \Delta F)^2$, y $P_t / P_0 = (1 - \Delta F)^t$

Se puede demostrar esto utilizando el ejemplo de autofecundación descrito al inicio del capítulo. Después de tres generaciones $F_t = 0.875$. $P_t = 1 - F_t = 0.125$

$$F_{t-1} = 0.75; P_{t-1} = 0.25$$

$$F_{t-2} = 0.50; P_{t-2} = 0.50$$

Utilizando la ecuación anterior:

$$\Delta F = 1 - P_t / P_{t-1} = 0.125 / 0.25 = 0.5$$

$$P_t / P_0 = (1 - \Delta F)^t; P_0 = 1$$

$$\text{Así, } P_t = (1 - \Delta F)^t = (1 - 0.5)^3 = 0.125$$

$F = 1 - P$, así que sustituyendo:

$$1 - P_t = 1 - (1 - \Delta F)^t$$

$F_t = 1 - (1 - \Delta F)^t$; y substituyendo $1/2N$ en ΔF , se tiene la endogamia en la generación t , en términos del tamaño de la población:

$$F_t = 1 - (1 - 1/2N)^t$$

5.1.3 Estimación de F con base en la pérdida de heterocigosidad

Cuando el cálculo del coeficiente de endogamia se hace usando datos de aloenzimas, se usa la ecuación de Hardy-Weinberg, y la estimación de la endogamia se basa en el cociente de heterocigosidad observada entre la heterocigosidad esperada.

$$F = 1 - H_o / H_e$$

Generalmente, si se conoce la heterocigosidad en las generaciones subsecuentes, el coeficiente de endogamia se puede calcular utilizando el cambio en las frecuencias génicas de una generación a la siguiente.

Utilizando el concepto del índice de panmixia, $P = 1 - F$ es igual a la cantidad de heterocigotos en una población relativa a las frecuencias esperadas de Hardy -Weinberg si el cruzamiento es al azar en la población. Por lo tanto, H_t es la frecuencia de heterocigotos en la generación t , y H_0 es la heterocigosidad en el año cero o la frecuencia esperada de heterocigotos bajo el equilibrio de Hardy-Weinberg.

$$\text{Así, } P_t = 1 - F_t \text{ y } F_t = 1 - H_t / H_0$$

Regresando a las aloenzimas: en la generación t , H_t es la heterocigosidad observada (H_o), y la heterocigosidad en el tiempo 0 es la heterocigosidad esperada (H_e).

Las estimaciones del coeficiente de endogamia, excepto los cálculos basados en pedigríes, se basan en el concepto de una población ideal. Se sabe que las poblaciones ideales son raras en la vida real.

Características de la población ideal

- Apareamiento al azar, incluyendo una proporción al azar de autofecundación.
- Migración nula; la población está aislada y el tamaño es constante.
- La selección está ausente.
- No hay mutación.
- Número igual de individuos de ambos sexos.
- No hay traslape de generaciones.
- La contribución de cada individuo al acervo de gametos es similar.

Cuando estas condiciones no se cumplen, se hacen ajustes al tamaño de la población para calcular el coeficiente de endogamia.

5.2 Efectos de la endogamia sobre el potencia adaptativo y viabilidad de la población

La depresión endogámica es una consecuencia potencial del tamaño reducido de una población, y es resultado de la endogamia, ya sea por el apareamiento entre los familiares cercanos durante un período corto, o por el apareamiento entre parientes distantes en una población aislada durante un periodo largo. La acumulación gradual de endogamia ocurre en una población pequeña debido al cruzamiento entre individuos cada vez más emparentados. La depresión endogámica es la reducción relativa en la aptitud de los individuos endogámicos en comparación con los individuos no endogámicos. La reducción en la aptitud se exhibe como una reducción en el valor fenotípico de los caracteres asociados a la capacidad reproductiva o la eficiencia fisiológica.

La endogamia no siempre conduce a depresión endogámica. Las plantas autógamas son endogámicas totalmente. En este tipo de plantas la variación está entre las líneas, o las "familias". Los alelos deletéreos desaparecen en las especies autógamas por lo que la depresión endogámica está ausente, aunque el cruzamiento entre las líneas pueda dar lugar a una superioridad creciente. Sin embargo, la mayoría de las especies de plantas con polinización cruzada y la mayoría de las especies animales son susceptibles a la depresión endogámica, debido la autofecundación o cruzamiento entre parientes. Los estudios en *Drosophila* han sido de utilidad para documentar los efectos de la endogamia en los invertebrados. Se ha observado depresión endogámica en los individuos de *Drosophila* cuando se realizan cruzan entre parientes.

Si hay información disponible se puede calcular la depresión endogámica como:

Depresión endogámica = $1 - (\text{Respuesta de la descendencia endogámica} / \text{respuesta de la descendencia producto de fecundación cruzada})$.

El desarrollo de la teoría de la depresión endogámica se ha fundamentado en programas de mejoramiento de plantas y animales, particularmente en plantas, debido a la posibilidad de desarrollar líneas totalmente endogámicas, las cuales son completamente homocigóticas. Cuando se cruzan líneas endogámicas se obtienen rendimientos más altos de los que se pueden obtener de cada una de las líneas endogámicas involucradas en la cruce, debido al fenómeno conocido como heterosis.

Con las plantas, es conveniente considerar los efectos de la autofecundación y asumir que toda la endogamia resulta de la autofecundación. Es complicado considerar los efectos de la endogamia en las poblaciones naturales cuando la autofecundación puede o no ser una fuente de endogamia junto con el cruzamiento entre parientes con diversos grados de parentesco.

5.2.1 Métodos para el cálculo de la depresión endogámica, asumiendo autofecundación

Kermit Ritland, en la Universidad de la Columbia Británica desarrolló un método para estimar la depresión endogámica utilizando datos de la aloenzimas.

$$\text{Depresión endogámica} = 1 - \left[\frac{(1-s) F'}{(F' - F'') + (1-s) F''} \right]$$

s = Índice de autofecundación

F' = Coeficiente de endogamia antes de selección

F'' = Coeficiente de endogamia después de la selección

Existen dos problemas asociados a esta ecuación para el uso general:

1. La mayoría de la endogamia presente en muchas especies se debe al cruzamiento entre parientes, no a la autofecundación.
2. En las especies arbóreas, en caso de autofecundación, los árboles producen únicamente semilla vana, por lo que no hay disponibilidad de semilla llena, producto de autofecundación para el análisis de isoenzimas. Así que el uso de semilla para generar la base de datos para el cálculo del coeficiente de endogamia con isoenzimas es impreciso, debido a que a que el análisis se realiza después de que el primer evento de selección ocurre.

La tasa de autofecundación se estima comúnmente por árbol determinando la proporción de semillas vanas. La proporción de las semillas vanas es una medida de la cantidad de autofecundación y una consecuencia de la depresión endogámica.

Otro método, que también asume autopolinización como el mecanismo primario de endogamia y el cual es muy simple de utilizar, si los datos están disponibles, es el siguiente (Charlesworth):

Depresión endogámica = (valor adaptativo de individuos producto de cruzamientos controlados con individuos no emparentados – valor adaptativo de individuos de polinización libre) / (valor adaptativo de individuos producto de cruzamientos controlados con individuos no emparentados – valor adaptativo de individuos producto de auto fecundación).

Este método evalúa el valor adaptativo de individuos producto de polinización libre comparado con el valor adaptativo de individuos producto de autofecundación, si se supone que una porción de los individuos provenientes de polinización libre son producto de autofecundación. Una vez más, este método no es útil para las especies que no son auto-compatibles.

5.2.2 Bases genéticas de la depresión endogámica

Existen tres teorías dominantes para explicar la base genética de la depresión endogámica, cada una se refiere al aumento de homocigosidad y la pérdida asociada de heterocigosidad que ocurre debido a la endogamia:

1. Acumulación de alelos deletéreos.
2. Efecto de dominancia.
3. Sobre dominancia.

En un locus determinado, suponiendo que los alelos tienen diversos valores genéticos; esto es, que la expresión de un alelo influirá en el fenotipo en forma positiva o negativa, la fijación de alelos particulares tendrá diversos efectos sobre el fenotipo de un individuo. Los alelos deletéreos están presentes en una frecuencia baja en los heterocigotos en una población no endogámica. La pérdida de heterocigosidad y la fijación de alelos es un proceso aleatorio, por lo que una pequeña proporción de los alelos deletéreos de baja frecuencia pueden llegar a fijarse en una población como resultado de la endogamia. La fijación de unos pocos alelos deletéreos puede tener una influencia desproporcionada y desastrosa en el fenotipo de los individuos en una población, si éstos se relacionan directamente con el valor adaptativo de los individuos.

Incluso sin la fijación de alelos, se espera que el valor adaptativo de los individuos promedio de una población disminuya debido a que una proporción de los alelos deletéreos que se encuentran previamente en condición heterocigótica se vuelven homocigotos en generaciones subsecuentes, conforme disminuye la heterocigosidad individual con la endogamia. En la ausencia de selección, esto constituye una acumulación gradual de alelos homocigóticos deletéreos, conforme aumenta el nivel de endogamia dentro de una población.

La depresión endogámica en caracteres cuantitativos es en gran parte, un efecto de la dominancia en algunos de los loci que influyen en los caracteres. Esto se puede presentar matemáticamente como:

$$M_F = \alpha(p-q) + 2dpq(1-F)$$

Donde M_F = Valor genotípico medio para el carácter X, con dos alelos A_1 y A_2 , con efecto genotípico de $A_1 A_1 = a_1$

y $A_2 A_2 = a_2$

α = valor promedio de los dos homocigotos: $(a_1 + a_2)/2$

p, q = frecuencias alélicas para A_1 y A_2 , respectivamente

d = efecto de dominancia (el efecto de $A_1 A_2$ es $>$ o $<$ que $(a_1 + a_2)/2$).

Por ejemplo, suponga $d = a_1$;

Entonces $M_F = (a_1 + a_2)/2 \times (p-q) + 2a_1 pq(1-F)$

El valor genotípico medio disminuye con el aumento de F, y con la desviación de frecuencias genéticas intermedias.

Para una frecuencia génica dada, el valor genotípico medio disminuye con el aumento de F cuando el valor del heterocigoto es más alto que la media de los homocigotos. La mayoría de los caracteres de potencial adaptativo son cuantitativos, es decir son influenciados por varios o muchos loci. El efecto total de la endogamia sobre el valor adaptativo dependerá del grado en el que los caracteres de valor adaptativo estén influenciados por la dominancia, a corto plazo, así como del grado en el que los alelos con valores genéticos bajos, o deletéreos, se acumulen o lleguen a fijarse a largo plazo.

Hay menos evidencias empíricas que apoyen la teoría de la sobredominancia, pero parece ser un factor, en algunos casos, según lo descrito por Jeffrey Mitton, por ejemplo. Se esperaría que los heterocigotos tengan mejor valor adaptativo que cualquier homocigoto. Si la sobredominancia es un factor importante en los caracteres de valor adaptativo de ciertas especies, se esperaría que la pérdida de heterocigosidad tenga un impacto serio. La depresión endogámica puede estimarse utilizando la misma ecuación mencionada anteriormente para efectos de dominancia.

5.2.3 Expresión fenotípica de la depresión endogámica

La reducción en los caracteres que influyen en el éxito reproductivo es la manifestación más común de la depresión endogámica; en plantas, la depresión endogámica se expresa en una menor producción de semilla, un peso menor en la semilla, o viabilidad reducida del polen; en animales se refleja en un reducido número de nacimientos, aborto espontáneo creciente, o una mortalidad juvenil alta.

Una característica adicional de algunos individuos endogámicos es una disminución en la resistencia a los factores de estrés, como enfermedades y temperaturas extremas. Esto tiene implicaciones serias para la supervivencia de poblaciones pequeñas, bajo cambios esperados en condiciones ambientales como producto del cambio climático.

Un ejemplo del efecto sobre el valor adaptativo de los individuos y sobre la capacidad de soportar el estrés de individuos endogámicos es proporcionado por Heschel y Paige (1995), en poblaciones pequeñas de trompetilla escarlata (*Ipomopsis aggregata*), una planta común, autoincompatible, bienal o perenne, que crece en la región montañosa occidental de Estados Unidos. Esta planta crece en claros en los bosques de pino ponderosa, por lo que se piensa que en la actualidad esta planta puede ser menos común de lo que fue anteriormente, debido a que los incendios forestales eran frecuentes en el parque. Desde el advenimiento de la supresión exitosa del fuego, otras especies de coníferas han llegado a ser comunes en estos ecosistemas, dando como resultado un dosel típico más cerrado y menos del tipo del bosque requerido por *I. aggregata*.

Para probar si el tamaño poblacional influye en la depresión endogámica, se seleccionaron diez poblaciones discretas de *I. aggregata* en Arizona. La distancia mínima entre poblaciones fue de 2 kilómetros. El tamaño de las poblaciones varió de 12 a 4,500 individuos con flores. El tamaño de estas poblaciones se había mantenido por lo menos durante los últimos diez años. Se seleccionaron diez plantas de tamaño similar por población y se contó el número total de frutos por cada planta. Se recolectó una muestra de 50 semillas de cada una de las plantas seleccionadas en cada una de las poblaciones; la semilla se pesó y germinó para determinar el efecto del tamaño poblacional sobre los caracteres de valor adaptativo de los individuos; este experimento se repitió dos años.

También se establecieron experimentos de transferencia de polen para asegurar que los efectos observados eran genéticos; para ello se cubrieron las plantas en dos poblaciones pequeñas y en una población grande; el polen se transportó a mano desde una población distante, y desde la misma población pero a una distancia de diez metros. La semilla de las polinizaciones manuales se comparó con semilla de plantas adyacentes polinizadas por insectos.

Para comprobar el efecto de un tamaño poblacional pequeño sobre la capacidad para soportar estrés, se extrajeron y trasplantaron 20 plantas del mismo tamaño por población, y se eliminó alrededor del 95% de la biomasa aérea, para simular efectos del pastoreo. Al final de la estación de crecimiento se evaluó la supervivencia y crecimiento.

En promedio, se encontró que las plantas de poblaciones pequeñas (100 plantas o menos) produjeron semillas significativamente más pequeñas y el porcentaje de germinación fue menor en la semilla de las plantas provenientes de poblaciones pequeñas que de las semillas procedentes de poblaciones grandes. La mortalidad de plántulas de las poblaciones pequeñas fue significativamente más alta que la mortalidad de plántulas de las poblaciones grandes. La altura de planta de la semilla procedente de poblaciones pequeñas fue significativamente menor que la de poblaciones grandes. Los resultados indicaron que las plantas que provienen de semilla de poblaciones grandes tienen más capacidad de soportar estrés que las plantas de semillas de poblaciones pequeñas.

El movimiento de polen incrementó el tamaño de la semilla de las poblaciones pequeñas de *I. aggregata*, pero no influyó significativamente en la semilla de las poblaciones grandes. Hubo diferencias significativas en los componentes de valor adaptativo entre las plantas polinizadas manualmente y las plantas polinizadas por los insectos en una de las poblaciones pequeñas (la más pequeña, con 36 individuos). El efecto fue considerado probable ya que la mayor parte de la polinización por insecto ocurrió entre plantas vecinas emparentadas.

Los efectos de la endogamia sobre el valor adaptativo y otros caracteres cambian entre las especies, dependiendo de factores como el sistema de cruzamiento; esta especie es autoincompatible y los tamaños de la población son mucho más estables de lo esperado para muchas especies anuales de plantas.

El vigor generalmente se reduce a consecuencia de la endogamia. En los animales, esto implica menor altura o peso corporal y menor tasa de crecimiento. Algunos caracteres son más variables en individuos endogámicos que en los individuos no endogámicos, como en el caso de caracteres para los cuales la homeostasis resulta benéfica, y la endogamia causa mayor vulnerabilidad en los individuos a las influencias ambientales. También hay explicaciones bioquímicas, por ejemplo, algunas enzimas pueden ser funcionales de manera uniforme en una gama más amplia de condiciones en estado heterocigótico, y los homocigotos pueden dar lugar a una mayor fluctuación en el valor adaptativo cuando el ambiente cambia.

La asimetría bilateral es a veces una expresión de la depresión endogámica. Por ejemplo, en un estudio realizado por Eldridge y otros, en las poblaciones de canguros de roca con patas blancas en las islas de Australia, encontraron que la diferencia entre la longitud de las patas derecha e izquierda en poblaciones endogámicas era mayor que en las poblaciones no endogámicas del continente. Este estudio también evidenció los efectos de la depresión endogámica sobre los caracteres de potencial adaptativo. En el estudio se incluyeron hembras de ocho localidades (seis poblaciones localizadas en islas y dos poblaciones continentales) y, mediante el uso

de microsatélites, se encontró una diversidad extremadamente baja como evidencia de la reducida diversidad y fecundidad genética. La diversidad encontrada en los canguros en este estudio fue la más baja registrada para los vertebrados exogámicos naturales. El coeficiente de endogamia estimado fue 0.91 en una de las poblaciones isleñas en donde el censo es de aproximadamente 150 individuos.

Se supone que la endogamia que se acumula durante un periodo largo puede causar menor depresión endogámica que si ocurre rápidamente; asimismo, también se supone que una población sujeta a endogamia por muchas generaciones puede adaptarse. En el caso antes descrito ni una ni otra de esas predicciones parecen ser ciertas. El aislamiento de las poblaciones de canguros se debió al aumento en el nivel del agua sumergiendo un puente de tierra que pudo haber conectado el continente con la isla. No hay evidencia para creer que la población de canguros se inició con un número reducido de individuos fundadores, así que la endogamia probablemente aumentó de forma gradual dentro de la población después de que los flujos de migración se eliminaron, pero la presión de la selección al parecer no fue suficiente para prevenir los impactos negativos de la endogamia. Los autores estiman que la población ha estado en aislamiento por aproximadamente 1,600 generaciones, tiempo suficiente para restablecer la variación cuantitativa que podría permitir que la población supere los efectos deletéreos de la endogamia, pero este restablecimiento no parece haber ocurrido.

Por otra parte, la diversidad genética estimada usando microsatélites fue más alta de lo esperado tomando como base el tamaño efectivo de la población durante las últimas 1,600 generaciones. Los autores especulan que la mutación está compensando la deriva genética; la tasa de mutación detectada para loci de microsatélites es aproximadamente de 10^{-3} , así que para estos loci, 1,600 generaciones pueden ser suficientes para que se establezca el equilibrio deriva-mutación.

5.3 Heterocigosidad y potencial adaptativo

Heterosis o vigor híbrido es lo opuesto a la depresión endogámica. Heterosis significa que cuando se cruzan individuos endogámicos, pero sin parentesco, la progenie muestra un aumento en los caracteres que exhibieron efectos de depresión endogámica en los padres endogámicos. La heterosis depende de efectos de dominancia o sobredominancia, y es utilizada con frecuencia por los mejoradores, particularmente en la reproducción del maíz para producir híbridos, cruzando líneas endogámicas diferentes. Los híbridos con frecuencia tienen rendimientos más altos que cualquiera de las líneas parentales.

No hay muchos ejemplos de especies silvestres donde se documente cómo los individuos endogámicos responden al cruzarse con individuos sin parentesco, aunque hay prueba más que suficiente de que la endogamia causa la pérdida de potencial adaptativo en muchas especies silvestres, y que el flujo genético previene la depresión endogámica. Sin embargo, no hay evidencia consistente de que los cruzamientos entre individuos de áreas geográficamente distantes o individuos de poblaciones endogámicas sea benéfico. Si se cruzan individuos sin parentesco de poblaciones distantes puede resultar un efecto conocido como depresión exogámica.

5.4 Tamaño efectivo de la población: el concepto y los métodos de estimación

El tamaño efectivo de la población (N_e) se define como el número de individuos que darían lugar a la tasa observada de endogamia en una población ideal. Es decir, el número de individuos bajo cruzamiento aleatorio con representación de ambos sexos en la misma proporción, igual probabilidad de apareamiento para todos los individuos, y en ausencia de traslape de generaciones, con selección, mutación y migración ausentes, que darían lugar a una tasa de endogamia producto del cruzamiento aleatorio entre parientes. N_e generalmente es más pequeño que el número real de individuos reproductivos (N). En muy raras condiciones, N_e puede ser más grande que N .

Si conocemos el tamaño efectivo de la población, el coeficiente de endogamia puede ser estimado como: $\Delta F = \frac{1}{2N_e}$

El tamaño efectivo de la población es un concepto muy importante en genética de la conservación, ya que el potencial adaptativo y la probabilidad de supervivencia a plazo largo de las poblaciones conservadas, dependen del mantenimiento de la diversidad genética. Cuando el tamaño efectivo de la población es menor que el tamaño de la población ($N_e < N$), la pérdida de diversidad genética ocurre más rápidamente de lo esperado. En una población conservada bajo manejo se pueden tomar medidas para aumentar N_e . El desarrollo de los conceptos relacionados con el tamaño efectivo de población se ha basado en poblaciones de animales, en parte porque las características demográficas de los animales tienden a ser más fáciles de medir que las características demográficas de las plantas.

5.4.1 Características de la población ideal

Las características de una población ideal incluyen:

- Apareamiento aleatorio, incluyendo autofecundación.
- Migración nula; población aislada y tamaño constante.
- Selección nula.
- Sin mutación.
- Igual número de individuos de ambos sexos.
- Sin traslape de generaciones.
- Cada individuo tiene igual oportunidad de contribuir al acervo de gametos, el tamaño de la familia varía aleatoriamente con una media de dos descendientes y tiene una distribución de Poisson.

Cada una de las condiciones antes mencionadas puede estar presente en una población real. Primero, en ausencia de autofecundación, N_e es mayor que N , y se calcula como $N_e = N + \frac{1}{2}$ así que: $\Delta F = \frac{1}{2(N + \frac{1}{2})}$

La otra condición que puede dar lugar a $N_e > N$ es un tamaño igual de familia. En la población ideal, el tamaño de la familia es aleatorio, con una media y una varianza igual a 2. Esto puede tener valor en un programa de reproducción en cautiverio donde el objetivo es limitar la endogamia.

5.4.2 Factores que comúnmente reducen N_e con respecto a N

Diferente número de machos y hembras en la población reproductiva

Esta es una situación muy común, particularmente en los animales, lo que no significa que hay más individuos de un sexo que del otro en la población; tan sólo que hay más individuos de un sexo en la población reproductiva. En muchas poblaciones animales, cada macho dominante se aparea con varias hembras. El número de hembras que contribuyen a la siguiente generación con frecuencia es más alto que el número de machos y los machos constituyen un cuello de botella genético. Con sólo contar el número de animales reproductivos y corregir por el hecho de que no hay autofecundación, se sobrestimarán el tamaño efectivo de la población, lo cual subestima el coeficiente de endogamia.

En un estudio sobre los carneros de las Montañas Rocallosas, la diferencia en los números de hembras y machos en edad reproductiva dio lugar a $N_e = 0.33 N$. En este caso el índice de sexo en la población reproductiva fue altamente sesgado, como comúnmente sucede en las poblaciones de animales silvestres.

El tamaño efectivo de la población se calcula usando la media armónica, que da a los números menores un mayor peso que a los números mayores. Esto es importante por el efecto desproporcionado que los números pequeños tienen en la endogamia. En la media armónica se toma en cuenta la variación, debido a que generalmente, la variación es proporcional al recíproco del número. Así que en las situaciones donde el tamaño pequeño de la muestra tiene un efecto desproporcionado sobre la media, la media armónica frecuentemente se utiliza para explicar el efecto.

$$\text{Media armónica} = 1 / \left[\frac{1}{n} \sum \left(\frac{1}{N_i} \right) \right]$$

n = número de clases

N_i = número de individuos en la clase i -ésima

El tamaño efectivo de la población con diferente número de machos y de hembras se calcula como dos veces la media armónica debido a que nos interesa un total ajustado, más que el promedio de los sexos:

$$N_e = 2 / \left[\left(\frac{1}{2} \right) \sum \left(\frac{1}{N_i} \right) \right]$$

$$N_e = 4 / \left[\left(\frac{1}{N_f} \right) + \left(\frac{1}{N_m} \right) \right] \text{ o, reacomodando los términos}$$

$$N_e = \left(4 N_f N_m \right) / \left(N_f + N_m \right)$$

N_f = número de hembras

N_m = número de machos

Como se ve, el número apropiado de hembras y de machos que se incluye en la ecuación a menudo es el tamaño efectivo de la población. Por ejemplo, cada macho en edad reproductiva puede no contribuir a un número aleatorio de descendientes.

Número desigual en generaciones subsecuentes

Esta es una situación muy común en poblaciones silvestres; esto puede ser causado por estocasticidad ambiental o demográfica. Ejemplos: muchas especies de insectos experimentan ciclos regulares de expansión y disminución poblacional; las poblaciones de liebres regularmente completan un ciclo, junto con sus depredadores asociados; las especies de plantas de sucesión temprana a menudo experimentan fluctuaciones grandes en tamaño entre generaciones. La estimación del tamaño efectivo de la población con números desiguales en generaciones sucesivas también se basa en la media armónica.

$$N_e = t / \sum (1/N_i) \text{ o}$$

$$1/N_e = (1/t) \sum (1/N_i) \text{ para fluctuaciones que ocurren en una escala pequeña de tiempo, y}$$

$$1/N_e = 2 [1 - \{ P (1 - 1/2^N) \}]^{1/t} \text{ para fluctuaciones que ocurren en una escala grande de tiempo}$$

t = número de generaciones

N_i = número de individuos en la i-ésima generación

Por ejemplo, suponga que el tamaño de una población fluctúa a lo largo de cinco generaciones como se indica a continuación: 10, 20, 15, 30 y 2, por simplicidad. En la realidad, una población así no permanecería por mucho tiempo.

$$N_e = t / \sum (1/N_i) = 5 / (1/10 + 1/20 + 1/15 + 1/30 + 1/2) = 6.7$$

La media aritmética es 15.4; pero el coeficiente de endogamia es fuertemente influenciado por la generación con el tamaño poblacional más bajo, un cuello de botella genético. Considerando el coeficiente de endogamia en términos de la pérdida de heterocigosidad, se esperarían pérdidas más altas en una población pequeña que en una población grande. Una población puede permanecer con un tamaño de población bajo por varias generaciones, y después colapsarse. En caso de que esta población tenga una recuperación rápida, el tamaño efectivo de la población a través de las generaciones, será influenciado desproporcionadamente por el año del "colapso". Si el tamaño de la población sigue siendo pequeño durante varias generaciones, la heterocigosidad seguirá erosionándose, así que el tamaño de la población después del colapso sigue influenciando el tamaño efectivo de la población.

Distribución no aleatoria del tamaño de la familia

Conforme la endogamia se acumula en una población, el tamaño de la familia probablemente influye debido a que frecuentemente los individuos altamente endogámicos tienen una fertilidad muy baja. El tamaño no aleatorio de la familia puede ser resultado de la variabilidad en la calidad del hábitat o de la variabilidad natural en los caracteres que influyen en el potencial adaptativo de los individuos.

Generalmente el tamaño no aleatorio de la familia disminuye el tamaño efectivo de la población pero, como se mencionó anteriormente, si se mantiene constante el tamaño de la familia, el tamaño efectivo de la población es mayor que el número directo de individuos reproductivos. El cálculo del tamaño efectivo de la población con tamaño no aleatorio familiar está en función de su variación. El tamaño aleatorio de la familia se aproxima a una distribución de Poisson, cuya variación es igual a la media.

k = Tamaño promedio de la familia. $V_k = k$

Si el tamaño promedio de la familia es 2, con distribución aleatoria, la varianza es 2, y $N_e = N$. Si la varianza es mayor a 2, como comúnmente es el caso, $N_e < N$ y si la varianza es menor a 2, $N_e > N$. La ecuación general es:

$$N_e = 4N / (V_k + 2)$$

En el caso de contribuciones gaméticas desiguales del macho y la hembra, la ecuación se transforma en:

$$N_e = 8N / (V_{km} + V_{kf} + 4)$$

V_{km} = varianza del tamaño familiar de los machos

V_{kf} = varianza del tamaño familiar de las hembras

Para demostrar el cambio de N_e con diferentes varianzas del tamaño familiar, si la varianza del tamaño familiar, tanto de la hembra como del macho es 2:

$$N_e = 8N / (V_{km} + V_{kf} + 4) = 8N / (2 + 2 + 4) = N$$

Si la varianza del tamaño familiar para las hembras es 4 y para los machos es 6:

$$N_e = 8N / (6 + 4 + 4) = 0.57 N$$

Si la varianza de ambos es 0; esto es, el tamaño de la familia es igual para todos los machos y hembras:

$$N_e = 8N / (0 + 0 + 4) = 2N$$

Para situaciones más complejas puede ser necesario calcular por separado el número efectivo de machos y hembras; esto se puede hacer utilizando las medias y las varianzas de la progenie de los machos:

$$N_{em} = (N_m k_m - 1) / [k_m + (V_{km} / k_m) - 1]$$

Lo mismo aplica para el tamaño efectivo de las hembras; para obtener el tamaño efectivo de la población, basado en cada una de estas estimaciones, la media armónica requiere de ambas estimaciones.

Traslape de generaciones

El traslape de generaciones es más común que las generaciones discretas en las poblaciones silvestres. Por ejemplo, los bosques están constituidos con individuos de edades diferentes y en etapas de desarrollo diferentes. Esto aumenta la probabilidad de endogamia y reduce el tamaño efectivo de la población. El traslape de generaciones es más difícil de explicar que otras características de poblaciones no ideales.

Generalmente se utilizan fórmulas en las cuales se consideran otros factores, tales como la varianza del tamaño de la familia y el número diferente de machos y de hembras. La longitud de la generación se puede estimar de diferente manera, pero comúnmente es la edad en la cual la reproducción alcanza un nivel estable. Algunas especies empiezan a reproducirse conforme maduran, pero en individuos jóvenes la producción o supervivencia de la descendencia es baja. Así que la longitud de la generación es la edad en la cual la probabilidad

de supervivencia de los descendientes alcanza el promedio para la especie. El primer método para el cálculo del tamaño efectivo de la población con traslape de generaciones fue desarrollado por Lande y Barrowclough (1987). Este método es apropiado para plantas y animales dioicos:

$$N_e = 4(T / N_{em} T_m + T / N_{ef} T_f)^{-1}$$

$$T = \text{duración promedio de la generación} = (T_m + T_f) / 2$$

T_m, T_f = Edad promedio de reproducción para machos y hembras, respectivamente.

$$N_{em} = (N_m k_m - 1) / [k_m + (V_{km} / k_m) - 1]$$

$$N_{ef} = (N_f k_f - 1) / [k_f + (V_{kf} / k_f) - 1]$$

La segunda ecuación fue propuesta por Falconer y puede ser utilizar para las especies monoicas. Falconer define la duración de la generación como la edad media de la especie en reproducción.

$$N_e = 4 N_c L / (V_k + 2)$$

N_c = tamaño de la cohorte; calculado como

$$N_c = N_T / E$$

Donde N_T = censo; todos los individuos vivos en un momento dado y

E = edad media al morir

L = duración promedio de la generación

V_k = varianza en el tamaño familiar para todas las causas

El siguiente ejemplo incluye el tamaño fluctuante de población con traslape de generaciones. Los números diferentes de machos y hembras en la población en reproducción en cada generación y tamaños variables de la familia; el traslape de tres generaciones; la duración media de la generación es de 6 años para los machos y 8 años para las hembras.

Aplicando la relación:

$$N_e = 4(T / N_{em} T_m + T / N_{ef} T_f)^{-1}, \text{ y}$$

$$N_{em} = (N_m k_m - 1) / [k_m + (V_{km} / k_m) - 1]$$

$$N_{ef} = (N_f k_f - 1) / [k_f + (V_{kf} / k_f) - 1]$$

Generación 1

Hembra # Progenie		Macho # Progenie	
A	8	F	15
B	2	G	8
C	5	H	3
D	10		
E	1		
Total	26		26

$k_m = 8.7, V_{km} = 36.3$
 $k_f = 5.2, V_{kf} = 14.7$

$N_{ef} = (5(5.2) - 1) / (5.2 + (14.7/5.2) - 1) = 3.6$
 $N_{em} = (3(8.7) - 1) / (8.7 + (36.3/8.7) - 1) = 2.1$

Generación 2

Hembra # Progenie		Macho # Progenie	
I	7	Q	21
J	3	R	16
K	11	S	4
L	4		
M	5		
N	1		
O	8		
P	2		
Total	41		41

$$k_m = 13.7, V_{km} = 76.3$$

$$k_f = 5.1, V_{kf} = 11.3$$

$$N_{ef} = (8(5.1) - 1) / (5.1 + (11.3/5.1) - 1) = 6.3$$

$$N_{em} = (3(13.7) - 1) / (13.7 + (76.3/13.7) - 1) = 2.2$$

Generación 3

Hembra # Progenie		Macho # Progenie	
T	9	X	6
U	3	Y	11
V	5	Z	10
W	10		
Total	27		27

$$k_m = 9.0, V_{km} = 7.0$$

$$k_f = 6.7, V_{kf} = 10.9$$

$$N_{ef} = (4(6.7) - 1) / (6.7 + (10.9/6.7) - 1) = 3.5$$

$$N_{em} = (3(9.0) - 1) / (9.0 + (7.0/9.0) - 1) = 3$$

Figura 5.4 Cálculo del tamaño efectivo de población (N_e) cuando existe diferente número de machos y hembras por generación, traslape de generaciones y variación en el tamaño de la familia.

Tamaño efectivo de las hembras a través de las generaciones:

$$3[1/3.6 + 1/6.3 + 1/3.5]^{-1} = 4.2,$$

Para los machos:

$$3[1/2.1 + 1/2.2 + 1/3]^{-1} = 2.37$$

Por el traslape de generaciones, el tamaño efectivo de la población de una generación promedio es:

$$\begin{aligned} N_e &= 4(T/N_{em}T_m + T/N_{ef}T_f)^{-1} \\ &= 4[7/2.37(6) + 7/4.2(8)]^{-1} \\ &= 5.71 \end{aligned}$$

Si el tamaño efectivo de la población hubiera sido calculado sin considerar el traslape de generaciones, el tamaño efectivo de la población sería 5.98.

5.4.3 Tamaño efectivo de la población, factores de complicación y sus aplicaciones

Las plantas (específicamente los árboles) son:

- Comúnmente monoicos, pero no necesariamente ocurre la autofecundación.
- Con traslape de generaciones.
- Algunas veces son clones.
- Algunas veces ocurre autofecundación.

Cuando un individuo actúa como macho y como hembra, el polen y la semilla contribuyen en forma diferente. La fórmula para estimar N_e con número diferente de machos y hembras, $N_e = (4 N_f N_m) / (N_f + N_m)$, no aplica.

Las formulas utilizadas en el ejemplo anterior son una mejor aproximación, pero sin calcular por separado el número de machos y hembras:

$$N_e = (Nk - 1) / (k + (V_k/k) - 1)$$

k = número promedio de gametos de cada padre.

V_k = la varianza en números de gametos de los padres.

Basado en la variabilidad de la contribución al acervo genético de la descendencia proporcionada por cada padre.

Clones

Contar los individuos es la principal dificultad para las especies que existen como clones. Desde la perspectiva del tamaño efectivo de población, no hay diferencia entre el grupo de individuos que constituyen un clon. Un clon se considera un individuo por lo que se aplican las mismas fórmulas. Las diferencias en la progenie entre clones pueden ser muy grandes.

Autofecundación

Con un sistema exclusivo de autofecundación (autogamia), la heterocigosidad se pierde a una tasa del 50% en cada generación, por lo que el tamaño efectivo de población se reduce alrededor de $0.5 - (1/2N)$ por generación.

$$N_{et+1} = N_{et} (0.5 - (1/2N))$$

5.4.4 Cálculo de N_e utilizando información de los análisis isoenzimáticos

Utilizando proporciones de heterocigotos:

Este método es fácil pero no tan exacto como otros, por varias razones; en algunos casos es la única opción disponible. El seguimiento de generaciones múltiples, es muy útil, pero generalmente no es posible.

$$H_t = H_{t-1} (1 - 1/2N_e)$$

H_t = Heterocigosidad de la población parental.

H_{t-1} = Heterocigosidad de la descendencia.

Idealmente, la población parental y la descendencia deben compararse en la misma etapa para evitar desviaciones por los efectos de la selección temprana. Se supone que todo el exceso de homocigotos se debe a la endogamia y no a la selección.

$$H_t / H_{t-1} = 1 - 1/2N_e$$

$$1 - H_t / H_{t-1} = 1/2N_e$$

5.4.5 Aplicaciones en conservación

Si hay disponibilidad de datos demográficos deben utilizarse para calcular N_e . Aunque los datos demográficos sean inexactos para el cálculo del tamaño efectivo de población, probablemente estos son más realistas que las estimaciones genéticas puntuales. Raramente hay disponibilidad de datos genéticos de las generaciones en poblaciones a ser conservadas. Comúnmente los datos demográficos son difíciles de obtener. Por ejemplo, ¿Cómo se estima el tamaño de la familia en árboles forestales en un ecosistema natural, considerando el banco de semilla, la probabilidad de propagación vegetativa de la especie, y una esperanza de vida larga para la mayoría de las especies leñosas forestales? Los datos demográficos necesarios para una estimación precisa del tamaño efectivo de población son muy difíciles de obtener y de interpretar. En estos casos, las estimaciones genéticas basadas en más de una generación de árboles proporciona el único medio para estimar el tamaño efectivo de la población.

Es importante estimar N_e . El tamaño efectivo de la población puede ser mucho más pequeño que el censo real, con serias implicaciones para mantener la diversidad genética. El cálculo de N_e es más importante que el conteo de individuos cuando se trata con poblaciones pequeñas. En la planeación del manejo de la conservación, siempre se deben considerar los datos de población efectiva a través de las generaciones, en lugar de los datos del censo.

Es posible manejar para mantener o incluso aumentar el tamaño efectivo de la población concerniente al dato proporcionado por el censo. Esto puede lograrse estabilizando el tamaño de la familia, de ser posible, y previniendo el apareamiento entre parientes.





Poblaciones naturales de *P. breweriana* (izquierda) y *Picea chihuahuana* (derecha).

Estas especies de *Picea* comparten varias características genéticas y demográficas. Las dos especies son endémicas y están consideradas en peligro de extinción, con una distribución natural restringida (*P. chihuahuana* en la Sierra Madre Occidental, en los estados de Chihuahua y Durango, en México, y *P. breweriana* en las montañas Klamath-Siskiyou, del norte de California y Sur de Oregon, en E. U.). Estas, al igual que las otras piceas mexicanas se consideran relictos del último periodo de glaciación, con posibles cuellos de botella genéticos y una contracción drástica en su área de distribución después del calentamiento post-glacial. Las dos especies existen actualmente en poblaciones pequeñas, genéticamente aisladas, al parecer remanentes de poblaciones alguna vez más grandes. Estudios genéticos realizados en ellas muestran evidencias de deriva genética, debido al tamaño reducido de las poblaciones y al escaso flujo genético entre ellas. Por ejemplo, en *P. chihuahuana* hay una baja diversidad genética intrapoblacional, altos niveles de autofecundación y una elevada diferenciación genética entre poblaciones; como resultado de la endogamia, hay una reducida producción de semillas llenas, con bajo porcentaje de germinación y una escasa regeneración natural. Aunque *P. breweriana* tiene una tasa elevada de polinización cruzada, manifiesta los otros efectos de la deriva genética. Las poblaciones de las dos especies presentan altos riesgos de extinción ante la amenaza de cambio climático, debido a la reducción del hábitat apropiado y a problemas de adaptación a las nuevas condiciones, por su reducida diversidad genética. La conservación de los recursos genéticos de este tipo de especies requiere de programas de manejo que promuevan el intercambio genético entre poblaciones (aumentar conectividad, cruzamiento controlado e intercambio de plantas, entre otros) y la colonización asistida en sitios con hábitat similar disponible en el futuro, para enfrentar los impactos del cambio climático.

(Fotos proporcionadas por Tom Ledig).

Capítulo 6. Poblaciones pequeñas y sus consecuencias

La genética de la conservación se enfoca principalmente al estudio y conservación de poblaciones pequeñas. La mayoría de los principios genéticos mencionados en capítulos anteriores se aplican especialmente a poblaciones pequeñas. La teoría de la endogamia y el tamaño efectivo de la población son de interés primordial en poblaciones pequeñas.

6.1 Razones para un tamaño poblacional pequeño

Algunas especies habitan en forma natural en poblaciones pequeñas y dispersas; por ejemplo las de estanques o cimas de las montañas. En estos casos, los sitios disponibles son escasos porque los requisitos específicos del hábitat de las especies y la distancia entre éstos se encuentran más allá de la distancia normal de dispersión. Las especies generalmente se adaptan a la supervivencia en áreas pequeñas, y en la mayoría de los casos, hay flujo genético ocasional entre las poblaciones.

En ocasiones las poblaciones son pequeñas debido a que la capacidad de carga de los sitios donde habitan es baja; por ejemplo, una población de depredadores puede ser pequeña por el reducido número de presas que no permite un crecimiento de la población; o la disponibilidad del sitio puede ser de poca duración por el desplazamiento sucesional, u otras razones, dando como resultado poblaciones pequeñas, y las poblaciones siempre aparecen y desaparecen en lugares diferentes a lo largo del paisaje, conforme cambian las condiciones sucesionales. Finalmente, la colonización por las especies de interés puede ser en etapas tempranas. Conforme el ambiente cambia, de forma natural o no, las poblaciones se establecen en lugares nuevos, y a menudo comienzan con números muy bajos de individuos.

En cada uno de estos casos, las poblaciones son pequeñas de manera natural; sin embargo, como biólogos conservacionistas, o administradores, nos interesan más los casos en que las poblaciones han declinado debido a las actividades humanas. La fragmentación y pérdida del hábitat, ya sea temporal o permanente, es la causa principal de pérdida de biodiversidad. Cuando un bosque es destruido para practicar la agricultura, la alteración del hábitat se considera permanente, aunque la tierra agrícola a menudo se abandona. Usualmente, el ecosistema que se desarrolla después de abandonar el área donde se practicó la agricultura es muy diferente al ecosistema que fue destruido para la siembra de cultivos agrícolas. La urbanización es un factor de disturbio permanente; y muy raras veces estas áreas regresan a ser ecosistemas naturales. Asimismo, los ecosistemas destruidos para la construcción de presas nunca son restaurados a sus condiciones originales preexistentes a la construcción de tales obras hidrológicas.

Los tres tipos de disturbio tienen impactos desproporcionados sobre la biodiversidad, en relación al área que se afecta con tales disturbios. La agricultura se practica de forma intensiva en tierras fértiles. A pesar de la teoría de que la biodiversidad es mayor en las áreas con suelo de calidad nutricional intermedia, con frecuencia sitios con tierras fértiles hospedan la diversidad máxima de especies poco comunes. Estas especies están adaptadas a condiciones altas en nutrimentos y humedad. La expansión urbana es común en valles cerca de ríos y a lo largo de lagos, ecosistemas en los que habitan numerosas especies que requieren hábitats específicos para la

supervivencia. Los hidrodesarrollos cubren los valles cercanos a los ríos donde se construyen, eliminando la ruta que ciertas especies requieren. Por ejemplo, en New Brunswick, Canadá, un encino, *Quercus macrocarpa*, era común a lo largo de un río principal y un lago antes del asentamiento europeo. Además de la destrucción de los ecosistemas naturales para los cultivos agrícolas y el desarrollo urbano, un hidrodesarrollo inundó la parte superior del valle por donde pasa el río. En el área de distribución natural de *Q. macrocarpa* en New Brunswick, actualmente esta especie sólo se puede encontrar en algunas poblaciones pequeñas (Loo *et al.*, 2007a).

La pérdida temporal del hábitat puede tener un efecto devastador en poblaciones si el tamaño o el número de éstas es demasiado bajo. El efecto del aprovechamiento de bosques es temporal la mayoría de las veces, aunque no siempre. El aprovechamiento puede tener un impacto alto en poblaciones que dependen de bosques cerrados, en relación con la extensión e intensidad de la cosecha del bosque. Las especies de árboles tolerantes, que normalmente no germinan o crecen en etapas tempranas de la sucesión en lugares expuestos a los rayos directos de sol, pueden desaparecer del área donde el bosque es administrado bajo una rotación breve, aun si la regeneración es natural, debido a que las especies sucesionales tempranas pueden habitar el área bajo estas condiciones. Si el turno del aprovechamiento de los bosques es corto, las especies sucesionales tardías, tolerantes a la sombra, existirán en poblaciones remanentes pequeñas.

Si se práctica la corta selectiva, y sólo ciertas especies son incluidas en el aprovechamiento, esto puede que no tenga un impacto, a menos que la especie se coseche a una edad menor a la edad de reproducción. Si los árboles se cosechan antes de alcanzar la edad reproductiva, esto originará poblaciones con árboles muy dispersos, o poblaciones con grupos pequeños de individuos en sitios con problemas de accesibilidad. De esta forma, la pérdida temporal del hábitat no tendrá el mismo impacto entre todas las especies asociadas en el hábitat, pero puede ser devastador para algunas especies.

6.2 Consecuencias de un tamaño poblacional pequeño

Las consecuencias de un tamaño poblacional pequeño se pueden dividir en efectos genéticos y no genéticos. Entre los efectos genéticos se pueden enumerar un mayor error de muestreo, pérdida de alelos debido a la deriva genética, pérdida de heterocigosidad como resultado de una probabilidad alta de endogamia en poblaciones pequeñas, y una diversidad genética baja.

Los efectos no genéticos son más obvios a corto plazo y a menudo los administradores de la conservación ignoran los efectos genéticos. Los efectos no genéticos incluyen una susceptibilidad alta a los eventos estocásticos ambientales y demográficos. Los eventos estocásticos son imprevisibles. Un huracán puede ser un acontecimiento ambiental estocástico que destruye el hábitat requerido por una especie en particular. Esto no es un problema usual a menos que la especie exista en sólo algunas poblaciones pequeñas. Si la última población es golpeada por un huracán, la especie estaría en problemas. Otro evento ambiental estocástico es la sequía. Las poblaciones pequeñas tienen un número de individuos tan bajos que son vulnerables a los eventos demográficos estocásticos, como la variabilidad en fertilidad, proporción de sexos, y supervivencia de la progenie.

Los efectos genéticos son a largo plazo y se refieren a la pérdida de alelos a través de la deriva genética y la pérdida de heterocigosidad a través de la endogamia, comúnmente asociada con la depresión endogámica.

6.2.1 Efectos fundadores y cuellos de botella

El efecto fundador. Una población se establece a partir de un número pequeño de individuos originarios de una población grande. Estos individuos tienen una fracción pequeña de la variación genética de la población paterna y ninguna oportunidad para el intercambio genético. El número de fundadores puede ser tan pequeño como una hembra fértil. Como consecuencia del proceso, Mayr (1963) propuso que la variación en características cuantitativas y de genes simples, se reduce en gran medida y el aislamiento reproductivo puede conducir a la divergencia, resultando quizás en la especiación.

Ejemplos: la población de alces (*Alces alces*) en Terra Nova, Canadá, se inició con dos grupos de individuos con menos de diez animales. Actualmente, el alce es un problema en Terra Nova, debido a que éste ramonea los ecosistemas de una manera muy agresiva, y en algunas ocasiones destruye el hábitat requerido por otras especies. También causan accidentes de tránsito; sin embargo, es una fuente de alimento para las personas que viven en el medio rural y con él tienen carne para todo el invierno.

El estornino es una especie de ave originaria de Inglaterra que fue introducida en la década de los cuarenta en una localidad de Estados Unidos. El número de aves que fueron introducidas fue menor a 100; un admirador de Shakespeare decidió que Norteamérica debería contar con todas las especies de aves mencionadas en las obras literarias del autor inglés. La introducción del estornino en Norteamérica fue exitosa, debido a que se multiplicó y expandió rápidamente.

Si alguna de estas especies perdió variación genética como resultado del evento fundador en las localidades donde fueron introducidas, esto no ha afectado su potencial adaptativo. Ambas especies han sido muy exitosas y han expandido rápidamente los límites de su distribución. Sin lugar a dudas los alces en Terra Nova y los estorninos en Norteamérica perdieron alelos raros por el efecto fundador, pero las poblaciones se expandieron tan rápidamente que la heterocigosidad y la varianza cuantitativa probablemente no se afectaron gravemente.

Un cuello de botella es una abrupta y severa reducción del tamaño poblacional; en algunas ocasiones, las poblaciones se reducen a unos cuantos individuos antes de que el número de individuos aumente nuevamente. Si la pérdida de diversidad genética ocurre en asociación con la reducción del tamaño de la población, el proceso es conocido como un "cuello de botella genético". El efecto genético de un cuello de botella poblacional depende de la intensidad del cuello de botella y la velocidad de recuperación. Si una población se mantiene con pocos individuos durante varias generaciones, o si se presentan cuellos de botella poblacionales sucesivos, es probable que mucha de la variación genética de la población original se pierda. Si la población se recupera y se expande rápidamente, los alelos raros y poco comunes se perderán, pero la heterocigosidad y la variabilidad de las características cuantitativas pueden permanecer. A diferencia de la heterocigosidad, el número promedio de alelos por locus es fuertemente influenciado por la intensidad del cuello de botella, pero no por la velocidad de recuperación.

Supongamos una población con seis alelos en un locus: $A_1, p_1=0.55$; $A_2, p_2=0.18$; $A_3, p_3=0.11$; $A_4, p_4=0.09$; $A_5, p_5=0.05$; $A_6, p_6=0.02$, en un equilibrio Hardy-Weinberg. La heterocigosidad esperada es de 0.64. Si la población se reduce a diez individuos, y ésta permanece así durante tres generaciones, antes de iniciar un crecimiento rápido, se esperaría perder al menos los tres alelos que tienen una frecuencia menor a 0.10. La pérdida esperada de heterocigosidad se asocia con los efectos de deriva en las tres generaciones con un tamaño de diez individuos. Suponiendo un número similar de machos y hembras, o una especie vegetal monoica, la heterocigosidad esperada después de tres generaciones sería $(1-1/2N)^t \times H_0$ por generación; o $(1-1/20)^3 \times 0.64 = 0.55$. Así que en este caso hipotético, el efecto en la heterocigosidad sería una reducción, de 0.64 a 0.55.

Si se supone que la población se redujo a 26 individuos, probablemente se mantendrían cuatro alelos y tal vez el A_5 , así que únicamente uno o dos alelos podrían desaparecer. Si el tamaño efectivo de la población permanece igual durante 30 generaciones, la heterocigosidad remanente en la población al final de este periodo se esperaría que fuera $[1-1/(2 \times 26)]^{30} \times 0.64 = 0.36$; representando la pérdida de la diversidad de casi un 50%.

¿Por qué son importantes los cuellos de botella genéticos? Primero, porque proporcionan un marco teórico para explicar porqué ciertas especies tienen una variabilidad genética baja, comparada con otras especies. Si podemos identificar los parámetros de un cuello de botella histórico, podemos realizar pruebas empíricas de la teoría genética con respecto a las poblaciones pequeñas. Una segunda razón para estudiar el efecto de los cuellos de botella históricos, es para entender los impactos en las especies que están experimentando cuellos de botella en la actualidad como resultado de la pérdida y fragmentación del hábitat.

Ejemplo: *Pinus resinosa* probablemente experimentó un cuello de botella o varios cuellos de botella durante los períodos de glaciación. La especie es originaria de gran parte del este de Canadá y del noreste de Estados Unidos y tiene una diversidad genética sumamente baja. La última edad de hielo redujo mucho la distribución natural de esta especie hace cerca de 12 o 15 mil años. Si *P. resinosa* existió como una población pequeña por muchas generaciones durante la glaciación, como teorizan algunos investigadores, se esperaría que *P. resinosa* hubiese

retenido muy poca diversidad genética. Si el periodo de una generación común de *P. resinosa* es de 80 años, la especie tiene de 150 a 190 generaciones desde que inició su expansión después de la desaparición del hielo. De acuerdo con Lande (1988), el tiempo transcurrido desde la desaparición del hielo es apenas suficiente para comenzar a recuperar la variación aditiva perdida durante el cuello de botella, y sólo se requiere una fracción pequeña de las generaciones para restaurar la diversidad que se perdió en los genes neutros de un locus.

Aparentemente ha habido poco efecto en *P. resinosa* como resultado de su nivel extremadamente bajo de diversidad genética. La especie no muestra señales de depresión endogámica y no hay enfermedades o plagas importantes que amenacen en el presente a esta especie. Sin embargo, es probable que si se introduce una enfermedad nueva a la cual esta especie de pino sea particularmente susceptible, la especie no tendrá resistencia alguna en forma de alelos preadaptados, de baja frecuencia.

6.2.2 Factores que determinan los efectos genéticos de un evento de cuello de botella

Los factores más importantes para los efectos genéticos de los cuellos de botella son la duración del cuello, en términos de generaciones para la especie de interés y el tamaño del cuello. Un cuello de botella que dure 30 años puede ser suficientemente largo para que una planta anual pierda casi la totalidad de la diversidad, pero dicho periodo sería sólo una generación de una especie forestal. Las especies longevas requieren un tiempo mucho mayor para que se pierda su diversidad por deriva genética, pero también requieren un periodo de tiempo mucho más grande para recuperar la diversidad perdida.

El tamaño y la duración interactúan. Un cuello de botella pequeño, es decir, cuando la población se reduce a sólo algunos individuos, perderá mucha de su diversidad en alelos, sin importar la duración, pero podría no perder mucha heterocigosidad. Un cuello de botella de larga duración (100 generaciones) daría lugar a la pérdida substancial de heterocigosidad sin importar el tamaño. La pérdida de alelos ocurrirá y algunos alelos se fijarán, pero éste es un proceso gradual. La pérdida de heterocigosidad ocurre más rápido que la pérdida de alelos.

Si la recuperación de la población es rápida, es posible que la variación aditiva y la heterocigosidad estén casi intactas; pero si la recuperación es lenta, la pérdida de la heterocigosidad de los alelos neutros continuará hasta que la población haya alcanzado un tamaño en el cual la tasa de mutación equilibre los efectos de la deriva genética. Después de un cuello de botella se supone que la población está aislada totalmente, así que la migración no tiene ningún impacto. Sin embargo, la selección puede tener una influencia mayor, evitando la acumulación de alelos deletéreos.

Otro factor que influye en la intensidad de un cuello de botella genético es la constitución genética de la población expuesta. La riqueza alélica de las poblaciones originales e individuos sobrevivientes influye en la diversidad de las generaciones subsecuentes, sin importar que la tasa de recuperación sea rápida o lenta. El grado de parentesco de los individuos en la población inicial también tiene un efecto. Si los sobrevivientes de un cuello de botella son una unidad familiar, la primera generación será endogámica y la heterocigosidad se perderá, sin importar la velocidad de recuperación. Si los sobrevivientes de un cuello de botella son individuos sin parentesco, para que se acumule un nivel severo de endogamia se requerirán varias generaciones, incluso si la población permanece pequeña.

Finalmente, el sistema de reproducción en las especies también influye en la diversidad genética durante generaciones después de un cuello de botella. Si varios individuos no relacionados de una planta sobreviven un cuello de botella y se autopolinizan, con mínima polinización cruzada, entonces cada una de las plantas constituye una línea, con su propio componente genético. La variación en la población dependerá del número de individuos y de la variación alélica entre estos individuos. La duración del cuello de botella no importará mientras todas las líneas sobrevivan. En el caso de los animales, la expansión de la población puede ser más rápida si la proporción de hembras a machos es alta, pero esto significa que el tamaño efectivo de la población es mucho más bajo que el censo.

6.2.3 Identificación de eventos de cuello de botella pasados

Es difícil identificar con certeza cuellos de botella que tuvieron lugar en el pasado. La información arqueológica puede ser muy útil; por ejemplo, la evaluación de macro fósiles en capas de sedimento de las partes inferiores de lagos o en valles donde hubo un lago en el pasado. Para las plantas, los registros de polen en estas capas pueden ser útiles para deducir la presencia o ausencia en puntos particulares de la historia. Tom Ledig y otros hicieron uso del polen de abeto encontrado en capas de sedimento del Lago de Texcoco para deducir la presencia de *Picea chihuahuana* en las montañas que rodean la cuenca del Valle de México antes del período de calentamiento (Ledig, *et al.*, 1997). En el este de Canadá, se cree que *Tsuga canadensis* pudo haber experimentado un cuello de botella poblacional debido a que registros de polen indican que la especie casi desapareció hace aproximadamente 4,000 años. Después, durante los siguientes milenios, las poblaciones de esta especie aumentaron gradualmente.

Existen métodos genéticos para detectar cuellos de botella históricos; por ejemplo, identificar una distribución plana de frecuencias alélicas, o simplemente detectar una diversidad genética más reducida de lo que se esperaría dada la historia de vida de la especie, y rechazar otras causas probables que originan la diversidad baja mediante un proceso de eliminación.

6.2.4 Implicaciones para la conservación

Es importante entender los efectos de los cuellos de botella poblacionales bajo diversas condiciones para predecir los impactos de la fragmentación actual del hábitat y el “efecto isla” en las poblaciones.

Si una serie de poblaciones ha experimentado cuellos de botella al mismo tiempo y no han tenido tiempo para recuperar la diversidad genética, entonces es probable que cada población pequeña tenga alelos fijos (o casi fijos) diferentes. Una estrategia obvia de conservación en tal situación es restaurar el flujo génico de manera artificial para aumentar la diversidad genética dentro de cada una de las poblaciones. Si ha ocurrido la selección de caracteres adaptativos en estas poblaciones, se debe tener cuidado para evitar introducir desadaptación.

El mismo procedimiento se puede utilizar en programas de reproducción en cautiverio, donde el programa de reproducción en sí mismo es un cuello de botella. La cruce de individuos de programas diferentes, líneas diferentes en el mismo programa, o del hábitat natural pueden ser valiosos en el aumento de la diversidad genética.

En poblaciones pequeñas, en ausencia de migración, la deriva genética influye fuertemente sobre la estructura genética. Las poblaciones pequeñas se diferenciarán entre ellas a través del tiempo, simplemente debido a la deriva, mientras que los individuos dentro de las poblaciones serán más similares. Cuando la migración ocurre, incluso en un nivel bajo, el efecto de la deriva genética se reduce grandemente. En poblaciones grandes, la mutación puede tener un impacto alto en la diversidad genética, en ausencia de selección; sin embargo, en poblaciones pequeñas, por la baja frecuencia de mutaciones nuevas, con respecto al cambio en frecuencias génicas, asociado al error de muestreo, el efecto de las mutaciones no es relevante.

6.2.5 Teoría: deriva genética y su relación con la selección, migración y mutación

La deriva genética se ha definido ya como un error de muestreo a partir de una generación a la siguiente en poblaciones pequeñas. Esto es, un cambio al azar en las frecuencias génicas a través de las generaciones, sin tendencia a revertir a la frecuencia génica original. Esto ocurre como resultado de un error en el muestreo a partir de una generación a la siguiente.

El “error de muestreo” se refiere a que entre muchas combinaciones gaméticas posibles, sólo algunas llegarán a contribuir a la generación siguiente de individuos reproductivos. Si la población permanece pequeña, el mismo error de muestreo ocurre en cada generación, y los “errores” se vuelven acumulativos, debido a que las frecuencias génicas en el acervo de gametos está cambiando.

Una analogía simple es sacar pares de canicas al azar de un envase que contiene una mezcla de canicas blancas y negras. Inicialmente hay cantidades iguales de canicas negras y blancas; por ejemplo 100 de cada una. Si se sacan del envase diez pares de canicas al azar, hay una probabilidad baja de tomar diez blancas y diez negras; por casualidad se podrían sacar ocho canicas blancas y 12 canicas negras. Las canicas blancas y negras se “recombinan”, y “reproducen” 200 “gametos”, pero esta vez los “gametos” tienen las “frecuencias genéticas paternas”: 80 canicas blancas y 120 negras. Ahora la probabilidad de elegir diez de cada una ha cambiado. En vez de una probabilidad del 50% de elegir una canica blanca en cada par, hay solamente una probabilidad del 40%. No obstante, dado que el acervo de “gametos” es grande respecto al número de pares que se está eligiendo, podríamos volver a 50/50 en la siguiente generación. Sin embargo, si el error se presenta en la misma dirección, es decir siete canicas blancas y 13 negras, la probabilidad de elegir diez de cada una en la generación siguiente disminuye. Cuanta más pequeña es la muestra elegida, más baja es la probabilidad de mantener las frecuencias génicas originales.

Efecto de la migración: La migración es el segundo proceso genético que influye fuertemente las frecuencias alélicas de genes neutros en poblaciones pequeñas, si éstas no están aisladas totalmente. El efecto de la migración sobre una población pequeña depende del número de inmigrantes por generación y la diferencia entre la frecuencia génica de la población donante y la población receptora.

Si la migración ocurre, en promedio, a una tasa de un inmigrante por generación, en una población con frecuencias génicas de aproximadamente 0.5, contrarrestará los efectos del error de muestreo, o en términos genéticos, la deriva genética. Esto se llama la “regla de un migrante por generación” de la teoría desarrollada por Sewell Wright en la década de los treinta; la teoría indica que independientemente del tamaño de la población, un migrante por generación es suficiente para prevenir la deriva genética, aunque no impide la diferenciación de las poblaciones ocasionada por la presión de selección (Mills y Allendorf, 1996).

El equilibrio es importante porque si hay demasiada migración, se contrarresta el proceso de selección. La teoría se basa en la premisa de que un valor de $F_{st} = 0.2$ permitiría una diferenciación suficiente entre poblaciones, mientras mantiene una pérdida aceptable de heterocigosidad dentro de las poblaciones. $F_{st} = 1 - H_s/H_t$, donde H_s = heterocigosidad media dentro de las poblaciones y H_t = heterocigosidad media para la especie, o diversidad total.

Recordar, del cálculo de diversidad genética basado en el análisis de isoenzimas, que:

$$F_{st} \sim G_{st} = D_{st} / H_t, \text{ y } D_{st} = H_t - H_s,$$

$$\text{Por lo tanto, } G_{st} = (H_t - H_s) / H_t = 1 - H_s/H_t$$

Manteniendo el valor de $F_{st} \sim 0.2$, se permite la diferenciación entre las poblaciones, pero no debería conducir a la fijación de alelos como resultado de la deriva genética y la endogamia. ¿Cómo se relaciona esto con la regla de un migrante por generación?

La tasa de pérdida de heterocigosidad en una población cerrada es $1/(2N)$, que se aproxima a F_{st} porque el grado de diferenciación entre poblaciones es igual a la pérdida de diversidad dentro de una población media. Los migrantes que se unen a la población a una tasa de m , asumiendo que es una especie diploide, alterarán esta relación, de modo que:

$$F_{ST} \sim 1/((2m)2N+1) \text{ o } 1/(4mN + 1)$$

m = el índice de migración o la proporción de la población después de la migración; así que mN = número de migrantes por generación.

Cuando $mN = 1$, $F_{ST} \sim 0.2$, se produce el equilibrio entre la diferenciación de la población y la pérdida local de heterocigosidad que Wright consideró deseable. Una consecuencia interesante de esto es que el resultado es independiente del tamaño de la población, debido a los efectos de equilibrio entre la migración y la deriva genética; una población pequeña deriva rápidamente hacia la fijación o la pérdida de un alelo dado, mientras que una población grande deriva mucho más lento. Así que se requiere una mayor tasa de migración para evitar la deriva genética en una población pequeña que en una población grande. Un migrante por generación es una tasa relativamente alta en una población muy pequeña, pero una tasa baja en una población grande, dando por resultado la bella simplicidad de la regla.

Sin embargo, hay algunos supuestos importantes, que generalmente no se cumplen en poblaciones naturales. Estos supuestos, junto con sus consecuencias, incluyen:

1. El migrante tiene la misma probabilidad de venir de cualquier otra población, por lo que no hay un patrón geográfico de flujo génico. De hecho, la probabilidad de que los migrantes se originen de poblaciones vecinas es alta. Las poblaciones cercanas tienden a tener frecuencias génicas más similares que las poblaciones distantes. Si los inmigrantes tienen origen en una población que ya alcanzó la fijación, se aceleraría el proceso de pérdida de heterocigosidad, y en última instancia las dos poblaciones serían iguales.

2. La selección no influye en el alelo de interés en la población. El alelo es selectivamente neutro y la mutación no tiene efecto alguno sobre las frecuencias génicas. Para la diversidad genética neutra, se esperaría que esto se mantenga, pero no así para los alelos relacionados con características con valor adaptativo.
3. La teoría supone condiciones de la población ideal, donde el tamaño efectivo de la población es igual al censo, el tamaño de la población permanece constante a través de las generaciones, y todos los padres tienen la misma oportunidad de contribuir a la siguiente generación. Cuando $N_e < N$, cada inmigrante tendrá un efecto menor de lo esperado sobre la población.
4. Los inmigrantes tienen la misma oportunidad de contribuir a la generación siguiente que los residentes. En las poblaciones animales esto generalmente no se cumple, y comúnmente difiere entre sexos. Por ejemplo, los machos que llegan a un territorio nuevo tienen que pelear contra otros, y frecuentemente los machos inmigrantes están en desventaja para atraer hembras. Para las plantas, aunque se consideran únicamente genes selectivamente neutros, los genes están en un fenotipo que tiene un conjunto particular de adaptaciones. Los inmigrantes pueden estar menos adaptados para sobrevivir bajo condiciones ambientales locales. De manera inversa, para las plantas y los animales, si la población receptora es más endogámica que la población donadora, el inmigrante puede tener una mayor potencial adaptativo que los residentes promedio.
5. Las poblaciones duran el tiempo suficiente para alcanzar un estado estable con respecto a las frecuencias génicas. Las poblaciones pequeñas son cada vez más vulnerables a la estocasticidad demográfica y ambiental, conforme disminuyen en tamaño. Así, independientemente de que se mantenga la heterocigosidad en las poblaciones pequeñas, hay una probabilidad real e impredecible de extinción.

Un migrante por generación puede no ser suficiente cuando los supuestos descritos no se cumplen. Si una población pequeña se aísla por varias generaciones, varios inmigrantes en el evento inicial de migración restablecerán el equilibrio, el cual se puede mantener posteriormente con un migrante por generación.

Se recomienda que haya más de un migrante por generación (Mills y Allendorf, 1996) si se presenta cualquiera de las condiciones siguientes.

- a) Se piensa que la depresión endogámica es un problema dentro de la población.
- b) Los migrantes están estrechamente emparentados entre sí y también son parientes de los residentes en la población.
- c) Existen factores (social o de comportamiento para los animales; ambiental para las plantas) que evitan la migración de individuos solos, de modo que hay "pulsos" de inmigración de varios individuos en sólo algunas generaciones.
 N_e es mucho menor que N .
- d) Los migrantes tienen desventajas en términos del éxito de la supervivencia y la reproducción.
- e) La población receptora ha estado aislada por muchas generaciones.
- f) La variación demográfica o ambiental indican una alta probabilidad de la extinción de la población sin una acción agresiva.

- g) Mills y Allendorf recomiendan que el número de inmigrantes debe estar entre uno y diez para evitar los efectos de la deriva genética, y permitir que ocurra todavía la diferenciación entre las poblaciones.

6.2.6 Efectos conjuntos de la mutación y la deriva genética

La mutación contrarresta los efectos de la deriva en grandes poblaciones, pero la tasa de mutación es muy baja como para tener una influencia en poblaciones pequeñas. Una regla generalizada relacionada con la mutación y las poblaciones pequeñas se conoce como 50/500. El número 50 se refiere al número mínimo de individuos (tamaño efectivo de la población) necesarios para mantener los alelos comunes, y 500 es el número requerido para mantener los niveles de variación genética aditiva. Russell Lande (1987) demostró que las mutaciones en los alelos que influyen en las características cuantitativas se acumulan más rápidamente que en genes simples. La variación genética aditiva generada por la mutación en una población se expresa de la siguiente manera:

$$V_m/V_e = 0.001/\text{generación},$$

V_m = variación genética aditiva debido a la mutación

V_e = variación ambiental

En una población ideal, suponiendo que la variación genética aditiva existente (V_A) se pierde a un índice de $V_A/(2N)$, para características cuantitativas, el equilibrio mutación - deriva genética se obtiene cuando:

$$V_m/V_e - V_A/(2N) = 0, \text{ o}$$

$$0.001 - V_A/(2N) = 0$$

Para $V_A = 1$, la mutación equilibra los efectos de la deriva cuando el tamaño de la población es igual a 500.

Se estima que la tasa de acumulación de mutaciones neutras en los loci es mucho más baja: $m = 10^{-5}$ a 10^{-7} por loci, por generación. Por lo tanto, para fines prácticos, la mutación no tiene ningún efecto en contrarrestar la deriva genética en poblaciones pequeñas.

Al igual que la "regla de un migrante por generación", la regla de 50/500 se basa en supuestos que frecuentemente no se cumplen:

- N_e es igual a N . De hecho, se refiere al tamaño esperado de la población, que debería ser de por lo menos 500 individuos.
- La pérdida de alelos neutros no importa. Se consideran los alelos funcionales con efectos neutros, y no se consideran secuencias de ADN que no codifican. Los alelos que actualmente son selectivamente neutros pueden tener importancia en el futuro de acuerdo con Mitton (2000). Por ejemplo, un alelo en un locus individual que confiere la resistencia o tolerancia a los insectos o a las enfermedades, o a la contaminación de metales pesados. Este alelo está presente en frecuencias bajas en poblaciones naturales. El alelo es selectivamente neutro mientras no hay ataque de insectos, enfermedades, o la presencia del metal pesado.

6.3 Partición de la diversidad genética con el aislamiento de poblaciones pequeñas

Bajo las condiciones de una población ideal, la diversidad genética total se mantiene constante mientras una población grande se fragmenta en muchas poblaciones pequeñas aisladas, cada una tendiendo a la fijación. Si se supone que no hay migración, selección o mutación, se espera que cada población pequeña derive aleatoriamente hacia la fijación. Con una gran cantidad de poblaciones, y en un locus que tiene seis alelos, el número de poblaciones en las que se fijará cada uno de los alelos se aproximará a la frecuencia genética original del alelo. Se espera que en cada locus ocurra el mismo proceso, de modo que todos los genes lleguen a estar fijos, con la distribución del alelo entre las poblaciones proporcionalmente en las frecuencias originales del alelo.

Conforme la diversidad genética dentro de las poblaciones disminuye, se espera que la diferenciación entre las poblaciones se incremente en la misma proporción, de modo que cuando las poblaciones pequeñas tengan únicamente alelos fijos, la diversidad entre poblaciones igualará la diversidad total original de la especie, si hay suficientes poblaciones pequeñas.

En teoría, no habría pérdida de diversidad genética dentro de la especie, pero en realidad, las poblaciones pequeñas no son estáticas. Algunas poblaciones se extinguirán como resultado de factores demográficos y ambientales, así que es poco probable que la gama completa de la diversidad se mantenga indefinidamente en poblaciones pequeñas, bajo condiciones naturales.

6.4 Relación entre las poblaciones pequeñas y la diversidad genética

Richard Frankham (1996) utilizó varios estudios publicados para evaluar diez predicciones basadas en la hipótesis de que la variación genética está relacionada con el tamaño de poblaciones pequeñas en la naturaleza (incluyendo a las plantas):

- La variación genética dentro de las especies se correlaciona positivamente con el tamaño de la población.
- La variación genética dentro de las especies está relacionada con el tamaño de la isla (cuando sea aplicable).
- La variación genética se relaciona con el tamaño de la población dentro del grupo taxonómico.
- Las especies con distribución amplia tienen mayor variación genética que las especies con distribución restringida.
- La variación genética en animales está correlacionada negativamente con el tamaño corporal.
- La variación genética está correlacionada negativamente con la tasa de evolución cromosómica.
- La variación genética entre las especies se relaciona con el tamaño de la población.
- Los vertebrados tienen menor variación genética que los invertebrados o las plantas.
- Las poblaciones isleñas tienen menor variación genética que las poblaciones continentales.
- Las especies en peligro de extinción tienen menor variación genética que las especies que no están en peligro de extinción.

Nueve de las diez predicciones se verificaron; la única que no lo fue es la relación entre especies dentro del mismo grupo taxonómico, para la cual los resultados no fueron claros. Los datos publicados apoyaron las demás predicciones.

En base a sus estudios, Frankham, sugirió que el tamaño de la población es probablemente la variable más importante que explica las diferencias en la variación de aloenzimas. Este autor concluyó que sin lugar a duda, la variación genética está relacionada con el tamaño de la población; así, las poblaciones pequeñas reducen el potencial evolutivo de las especies silvestres.

Numerosos ejemplos en la bibliografía indican que las poblaciones pequeñas tienen una variación genética reducida, pero en otros estudios no se reporta ninguna relación. Un ejemplo de un estudio en el que se demostró una relación positiva entre el tamaño de la población y el nivel de diversidad genética fue el realizado por Antti Lammi *et al.* (1999), en Finlandia. Ellos estudiaron una planta rara que crece en la mitad meridional de Finlandia, *Lychnis viscaria*, y que ha disminuido su presencia en el siglo pasado, con muchas poblaciones en esa área existiendo como pequeños vestigios aislados de poblaciones otrora más grandes. Esta especie se encuentra a lo largo de Europa y no se considera en peligro de extinción en Finlandia o internacionalmente, pero se identifica como amenazada en una provincia central de Finlandia.

L. viscaria es generalmente autógama pero la cantidad de semilla generalmente es baja después de la autopolinización. Las flores son polinizadas por una gran variedad de insectos. Las semillas germinan fácilmente sin la necesidad de exponer éstas a un tratamiento en frío. Los autores no mencionan si la semilla se dispersa por gravedad, el viento, o las aves. La gravedad es el agente dispersor más probable ya que la semilla se encuentra en cápsulas.

Los autores formularon las siguientes preguntas:

- ¿Cuál es el nivel total de diversidad genética en las poblaciones de *L. viscaria*?
- ¿Cómo se distribuye la diversidad genética dentro y entre las poblaciones?
- ¿Hay diferencias en el nivel de diversidad genética entre las poblaciones periféricas y centrales?
- ¿Hay una asociación entre el tamaño de la población y la diversidad genética?
- ¿La cantidad de diversidad genética y el tamaño de la población están asociados con los componentes del potencial adaptativo, tasa de germinación, crecimiento de la plántula y producción de semilla?
- ¿Hay diferencias en los componentes adaptativos entre poblaciones periféricas y centrales?

Lammi *et al.* (1999) muestrearon semilla de siete a 30 especies de plantas seleccionadas aleatoriamente en cada una de 11 poblaciones en Finlandia: Se muestrearon ocho poblaciones periféricas y tres dentro de la parte central de la distribución natural. Se cultivaron varias plántulas de cada planta materna. La diversidad genética se estimó usando el análisis de isoenzimas con 17 loci, de los cuales únicamente seis fueron polimórficos. Se calcularon los estadísticos de diversidad, incluyendo heterocigosidad esperada y observada, el número de alelos por locus, así como, la diversidad genética entre y dentro de poblaciones, el índice de fijación, el flujo génico y la distancia genética entre poblaciones. Este estudio es diferente de muchos otros porque también midieron una variedad de características de valor adaptativo: número de plantas en cada población, proporción de plantas con flores en cada población, producción total de semilla por cápsula, porcentaje de germinación, peso de la plántula, y tasa de crecimiento de las plántulas.

La diversidad genética varió en las poblaciones, pero en promedio fue relativamente baja: la heterocigosidad media esperada, el porcentaje medio de loci polimórficos y el número medio de alelos por locus fueron 0.056, 20.8% y 1.3, respectivamente. El valor de F_{ST} medio fue 0.430, indicando una diferenciación alta entre las poblaciones, y un número estimado de migrantes por generación de 0.33. No se encontró una asociación significativa entre las distancias geográficas y genéticas. Se encontró una mayor diversidad genética en las poblaciones centrales que en las periféricas, medida en función de la heterocigosidad esperada, pero no cuando se midió en función del número de alelos.

Se encontró una correlación positiva entre el tamaño de la población y la diversidad genética cuando las poblaciones centrales se incluyeron en el análisis (Heterocigosidad esperada: $r=0.74$, porcentaje de loci polimórficos: $r=0.76$), sin embargo, la correlación no fue significativa cuando se excluyeron las poblaciones centrales. Sin embargo, no se encontraron correlaciones significativas entre el tamaño de la población y los componentes del potencial adaptativo.

Los autores especularon que la especie experimentó un cuello de botella que redujo la variación genética de la especie durante el último período glacial. El hecho de que las poblaciones centrales, así como las poblaciones periféricas, tengan una diversidad genética baja apoya esta hipótesis. Ellos también concluyeron que las poblaciones pequeñas están suficientemente aisladas, sin flujo génico y continúan diferenciándose entre sí, debido a los efectos de la deriva genética. La deriva genética es la causa más probable de la divergencia, porque no se encontraron diferencias en características asociadas al potencial adaptativo, y las distancias genéticas calculadas usando los loci aloenzimáticos no indicaron una relación con la geografía.

La carencia de relación entre el tamaño poblacional y las características asociadas al potencial adaptativo apoyan la hipótesis del cuello de botella debido a que los alelos deletéreos se eliminan de las especies que sobreviven como poblaciones pequeñas durante muchas generaciones. Este tipo de especies en ocasiones están mejor equipadas para sobrevivir a un tamaño poblacional pequeño y al aumento posterior de endogamia, ya que los alelos con efectos deletéreos no se acumulan nuevamente en la población.

Lammi *et al.* (1999) concluyeron que las poblaciones pequeñas aisladas o periféricas no deben ser pasadas por alto en el manejo de la conservación. Aunque las poblaciones grandes puedan tener una diversidad mayor, las poblaciones pequeñas todavía pueden ser viables, con los componentes de potencial adaptativo iguales a los de las poblaciones grandes.

En otro ejemplo, Robert Podolsky (2001) examinó la variación morfológica y de aloenzimas en relación con el tamaño poblacional en otra especie vegetal, *Clarkia dudleyana*, una planta anual, endémica de California. La especie es autocompatible, polinizada por insectos, y generalmente exogámica; Podolsky muestreó a través de la distribución natural de la especie 25 cápsulas de semilla por progenitor materno en cada una de ocho poblaciones. Las poblaciones variaron en tamaño desde 30 hasta más de 1,000 plantas con flores; las poblaciones fueron categorizadas, de acuerdo con el tamaño, como pequeña, mediana o grande.

Se examinaron únicamente seis sistemas enzimáticos, con ocho loci polimórficos, y se calcularon los estadísticos de diversidad comunes. También se plantaron cinco plantas por cada progenitor materno para evaluar características morfológicas, y se estimó la variación genética utilizando un procedimiento de análisis de máxima verosimilitud.

No se encontró una relación entre el tamaño de la población y la diversidad genética. Se encontró que la heterocigosidad observada varió de 0.096 en una población de tamaño mediano, a 0.399 en una población pequeña (aproximadamente 30 individuos florecientes). La población con la heterocigosidad más baja también tuvo el número medio más pequeño de alelos por locus y el porcentaje más bajo de loci polimórficos. Una población grande tuvo el número promedio más alto de alelos por locus y el porcentaje más alto de loci polimórficos. No hubo correlaciones significativas entre el tamaño de la población o las estimaciones de la diversidad aloenzimática con la variación en características morfológicas.

Podolski sugirió varias razones posibles para la ausencia de relación entre la diversidad y el tamaño de la población:

- a) Las poblaciones no están en equilibrio.
- b) La migración difiere en cada una de las poblaciones.
- c) Las poblaciones grandes tuvieron tamaños efectivos de población más pequeños que las poblaciones más pequeñas.
- d) El experimento tuvo escaso poder estadístico para detectar las relaciones que existen.

Los tamaños de población de *C. dudleyana* fluctúan año tras año, así que una población que es grande en el año del muestreo, pudo ser considerablemente más pequeña el año anterior, o viceversa. Esto puede haber tenido un impacto considerable en el tamaño efectivo de la población. Debido a la fluctuación anual, que es también generacional para una planta anual, el tamaño efectivo de la población puede ser similar en todas las poblaciones muestreadas; en ese caso, no se esperaría ninguna relación con respecto a la diversidad genética.

Las poblaciones de tamaño mediano (100 a 200 individuos) que tuvieron la diversidad aloenzimática más baja, también son las más aisladas. Así, la migración puede afectar la diversidad genética en mayor grado que la deriva genética en la mayoría de estas poblaciones. La densidad de plantas está relacionada positivamente con el tamaño de la población; la dispersión de la semilla es limitada y las flores son polinizadas por insectos, así que el cruzamiento puede estar más localizado en poblaciones grandes que en las poblaciones pequeñas, dando por resultado una mayor tasa de parentesco parental.

Podolski concluyó que el número actual del censo no es un buen indicador del tamaño efectivo de la población, y se requiere una mejor comprensión de la historia y de la biología de las poblaciones para estimar el tamaño efectivo.

La ausencia de congruencia entre la variación cuantitativa y la diversidad de las aloenzimas no es sorprendente, a menos que las poblaciones fueran lo suficientemente pequeñas para estar influenciadas en mayor grado por la deriva genética. En este caso la migración parece estar influyendo en los niveles de diversidad genética y muy probablemente la selección influye en las características cuantitativas.

Podolski concluyó que “la incapacidad de la heterocigosidad aloenzimática para predecir el nivel de variación genética cuantitativa tiene implicaciones importantes en la biología de la conservación.” Éste es un ejemplo de cómo intentar estirar la interpretación más allá de los datos, pues no se debe esperar que los resultados aloenzimáticos indiquen las tendencias de las características cuantitativas heredadas. Muchas características cuantitativas heredadas están bajo cierto grado de selección, mientras que la mayoría de las veces a las

aloenzimas se les puede suponer con seguridad como selectivamente neutras. En una población pequeña se espera que los alelos neutros se pierdan más rápidamente que los alelos cuantitativos heredados, y después de un cuello de botella se esperaría que los genes neutros tardaran mucho más tiempo en recobrar la diversidad. Así pues, se debe esperar que un análisis cuantitativo produzca las mismas conclusiones que un análisis aloenzimático solamente si las poblaciones son suficientemente pequeñas y aisladas para que la deriva genética sea la influencia primaria en ambos tipos de genes.

6.5 Metapoblaciones

Una metapoblación es una serie de pequeñas poblaciones (subpoblaciones) que están ligadas por flujo génico, y que pueden aparecer por colonización y desaparecer por la extinción local, a lo largo del tiempo. La estructura de las metapoblaciones es una característica de numerosas especies de plantas, de hongos, de insectos, y animales. El entendimiento de la dinámica de las subpoblaciones dentro del contexto de una metapoblación es muy importante para la biología de la conservación. Hasta hace poco tiempo, la genética fue un aspecto no importante en el análisis y el desarrollo de la teoría de la metapoblación, debido a que los biólogos y los ecólogos de poblaciones tendieron a considerar los acontecimientos estocásticos ambientales y demográficos mucho más importantes que los factores genéticos en la tasa de extinción de las subpoblaciones.

Los modelos de genética de poblaciones desarrollados para explicar la dinámica de las poblaciones pequeñas, suponen que esas poblaciones persistirán. Hasta hace poco tiempo se prestó poca atención a los impactos de la extinción y la recolonización de las subpoblaciones en el tamaño efectivo y la pérdida de heterocigosidad de la metapoblación. Sin embargo, una estructura de metapoblación es común en muchas especies y se está convirtiendo en una característica común para otras especies, conforme el hábitat se fragmenta día con día. Así, comprender la dinámica genética en las metapoblaciones es cada vez más importante para la genética de la conservación.

Sin embargo, antes de aplicar los principios genéticos, se requiere una comprensión básica de la dinámica de las metapoblaciones a nivel de especie.

6.5.1 Características de las metapoblaciones

En la naturaleza, las especies exhiben una variación continua en sus estructuras espaciales, así que la estructura de las metapoblaciones puede tomar muchas formas. Sin embargo, varias condiciones son útiles para identificar cuando es útil el enfoque de metapoblación para analizar la dinámica de la población:

- a) La especie es dependiente del hábitat y el hábitat conveniente se presenta en sitios discretos, algunos de los cuales son ocupados en cualquier momento.
- b) Todas las subpoblaciones, incluso las más grandes, tienen un riesgo substancial de extinción. Sin esta condición, la metapoblación persistiría simplemente debido a la población más grande.
- c) La distancia entre los sitios habitados por la especie debe ser lo suficientemente pequeña para permitir el flujo genético entre las sub-poblaciones y la recolonización cuando las sub-poblaciones locales estén en extinción. Esta distancia es diferente para cada especie.

- d) Las subpoblaciones locales no están sincronizadas con respecto a la dinámica de colonización/extinción. Si así fuera, todas las subpoblaciones llegarían a la extinción al mismo tiempo, y la metapoblación no persistiría.

Muchas especies están adaptadas a una estructura de metapoblación. Por ejemplo, las especies adaptadas a una etapa sucesional particular del bosque a menudo existen como metapoblaciones, especialmente cuando están adaptadas a las etapas efímeras. Sin embargo, donde el bosque ha cambiado, sobre todo de un tipo sucesional tardío a uno sucesional temprano, las especies que quizás habían existido como metapoblaciones, ahora se pueden encontrar en poblaciones continuas más duraderas, mientras que aquellas adaptadas a los ecosistemas sucesionales tardíos continuos del bosque, ahora pueden encontrarse en forma de metapoblaciones.

Las actividades humanas han forzado a las especies que no tenían una estructura de metapoblaciones en la naturaleza a estructuras de metapoblación. Las actividades humanas también han reducido la cantidad de hábitat disponible para las especies que existían como metapoblaciones en la naturaleza, reduciendo así el número de subpoblaciones que forman a las metapoblaciones.

En todos los cálculos del tamaño efectivo de la población que se han presentado, se supone que la población persistirá. ¿Cómo se ajusta el hecho de que las subpoblaciones se mueven a través de un paisaje mientras que el hábitat apropiado se vuelve disponible? ¿Cómo cambia el tamaño general de la población mientras que una subpoblación desaparece y otra es fundada?

Combinar conceptualmente la teoría de las poblaciones pequeñas y la teoría de la metapoblación no es difícil, pues la deriva genética y la migración son generalmente los procesos genéticos dominantes en las poblaciones pequeñas, ya sea que persistan con el tiempo o no. Sin embargo, las subpoblaciones pueden ser suficientemente grandes o la presión ambiental puede ser lo bastante fuerte para que la selección también se convierta en un factor importante.

Los factores que afectan la estructura genética de las metapoblaciones incluyen:

- Número y grado de parentesco de los colonizadores.
- Capacidad de carga de los sitios y tamaño efectivo de la población cuando se alcanza la capacidad de carga.
- Tasa de crecimiento de la subpoblación después de su fundación.
- Tasa de migración y diferencia en las frecuencias génicas originales entre las subpoblaciones.
- Distancia normal de dispersión de las especies en relación con las distancias entre subpoblaciones.
- Presión de selección dentro de las subpoblaciones y diferencias en la presión de selección entre subpoblaciones.
- Tiempo específico del sitio para la extinción.

6.5.2 Implicaciones para la conservación

Las especies que existen en forma natural como metapoblaciones deben tener la capacidad para colonizar ambientes nuevos; si la tasa de extinción se acerca a la tasa de colonización, la metapoblación no persistirá. Esto significa que se debe mantener un hábitat conveniente para las especies en metapoblación incluso si el hábitat no está ocupado actualmente. Esto a menudo no se considera en la planeación de la conservación.

Las especies en metapoblaciones que han alcanzado el umbral de extinción, probablemente pueden evitar la extinción si el hábitat es restaurado, si se tiene información suficiente sobre la especie, y si todavía existe suficiente diversidad genética en la especie.

Los ciclos de extinción y de recolonización erosionan la diversidad genética, con la tasa de pérdida de heterocigosidad más sensitiva a la tasa de extinción. Esto se puede contrarrestar de alguna forma por la migración entre los eventos de colonización y extinción, pero con una tasa alta de extinción, las poblaciones nunca estarán en equilibrio. Las actividades humanas como el aprovechamiento forestal incrementan la tasa de extinción de las subpoblaciones, desestabilizando y erosionando los niveles de diversidad genética dentro de las metapoblaciones. Un número bajo de fundadores y un número bajo de sitios dan lugar a un tamaño poblacional efectivo, mucho menor que el tamaño poblacional del censo, especialmente con poca migración. El efecto de una tasa alta de recambio de sitios será máxima cuando hay un número reducido de fundadores y un número bajo de sitios.

El manejo genético de las metapoblaciones implica mantener un número elevado de sitios; apoyar la migración si el número de fundadores es pequeño y la migración natural es limitada por las actividades humanas; y evitar las acciones que ocasionen una mayor tasa de recambio de las subpoblaciones. Muchas especies se están convirtiendo en “especies metapoblacionales” debido a alteraciones del ecosistema que conducen a la fragmentación y pérdida de hábitat. La administración de estas poblaciones es un enorme experimento. No hay manera de predecir la persistencia con certeza; solamente conociendo las características de la historia de vida, los requerimientos ecológicos y la estructura genética se tendrá oportunidad para el manejo inteligente de las especies.

6.6 Conceptos de la población mínima viable

Al igual que el concepto de metapoblaciones, los conceptos de población mínima viable y análisis de la viabilidad de poblaciones no se basan en genética; sin embargo, los procesos genéticos pueden desempeñar un papel importante, aunque a menudo se pasan por alto en la determinación de una población mínima viable. Para entender cómo incorporar la genética se necesita entender los conceptos básicos que son la base de los análisis. Los análisis de viabilidad de la población se usan frecuentemente para predecir tamaños poblacionales y el área del hábitat requerido para la persistencia de la especie. Si las consideraciones genéticas son importantes en la determinación de estas cantidades, y hay buena razón para creer que sí son importantes, los genetistas deben trabajar con los ecólogos de población para asegurar su incorporación.

El concepto de una población mínima viable se basa en predicciones sobre la relación entre el tamaño de la población y la probabilidad de extinción durante un periodo de tiempo dado. La premisa es que existe un número umbral para una especie particular, debajo del cual la población o la especie no será viable. En el caso de una estructura metapoblacional, esto mismo ocurre a nivel de las subpoblaciones: existe un número mínimo de subpoblaciones, debajo del cual la metapoblación no será viable.

6.7 Estudio de caso: *Picea chihuahuana*

El trabajo realizado por Ledig *et al.* (1997) es muy útil para ilustrar los problemas asociados a la conservación de las poblaciones pequeñas. *P. chihuahuana* es una especie nativa de México que actualmente existe en poblaciones pequeñas, genéticamente aisladas; al parecer, remanentes de poblaciones alguna vez más grandes. La especie es naturalmente exogámica y polinizada por viento, aunque es autocompatible. Ledig *et al.*, realizaron el estudio para conocer la cantidad y distribución de la diversidad genética en la especie para contestar las siguientes preguntas:

- a) ¿Los datos apoyan una reducción drástica de la distribución geográfica en el período de calentamiento después de la última glaciación? Es decir, ¿hay evidencia de un cuello de botella histórico?
- b) ¿La reducción de la diversidad genética y la endogamia fueron factores importantes en la declinación de la especie?
- c) ¿Hay una relación entre la diversidad y el tamaño de la población, y/o el grado de aislamiento de la población?

Se muestrearon diez rodales de *P. chihuahuana* en los cuales se incluyeron los extremos al norte y sur de la distribución natural. También se incluyeron las poblaciones más grandes y más pequeñas. El número de árboles muestreados varió entre poblaciones, dependiendo de la producción de semilla y el tamaño de los rodales. Se evaluaron 24 loci aloenzimáticos, 11 de los cuales fueron monomórficos.

Los resultados encontrados fueron muy diferentes de los que generalmente se han obtenido en otras coníferas; por ejemplo la heterocigosidad esperada fue 0.093, un valor muy bajo, comparado con otras coníferas, y la heterocigosidad observada fue solamente de 0.073 en promedio, más bajo que la heterocigosidad esperada en ocho de las diez poblaciones. La mayoría de los estudios en coníferas muestran un exceso de heterocigotos; los reportes de exceso de homocigotos son raros. El valor de F_{ST} fue 0.248, el cual es muy alto para las coníferas. Las distancias genéticas también fueron altas y no se correlacionaron con la distancia geográfica. Se estimó el número de migrantes por generación de dos maneras diferentes, pero ambas indicaron menos de un migrante por generación, indicando un flujo genético muy bajo. Hicieron la observación de que mN refleja el flujo genético pasado, y puede ser una sobrestimación de los niveles actuales. La estimación de polinización cruzada calculada para dos poblaciones también fue baja; una de las poblaciones indicaba un sistema de autogamia, sin ocurrencia evidente de polinización cruzada.

La población más grande fue polimórfica en un 41.7% de sus loci, e incluso la población más pequeña fue polimórfica en el 25% de sus loci, así que concluyeron que la especie no carece de diversidad genética. Es decir, la diversidad genética reducida, probablemente no fue un factor determinante en la declinación de la especie. Hay evidencia de deriva genética; sin embargo, el intervalo de la heterocigosidad esperada es alta entre

las poblaciones, de 0.066 a 0.127, en dos poblaciones a 3 kilómetros de distancia una de la otra, indicando una carencia de flujo genético. La ausencia de correlación entre la distancia genética y la distancia geográfica, también indica que la deriva genética es el factor primario de la diferenciación entre las poblaciones, más que la selección, y que el flujo genético no ocurre, incluso entre las poblaciones vecinas.

La correlación entre el logaritmo del tamaño poblacional y la heterocigosidad esperada fue muy fuerte ($r = 0.93$). El número de alelos por locus y el porcentaje de loci polimórficos también se correlacionó positivamente con el tamaño poblacional ($r = 0.78$ y 0.61 , respectivamente), aunque la correlación del porcentaje de loci polimórficos no fue estadísticamente significativa.

Encontraron que las frecuencias alélicas dentro de las poblaciones eran casi uniformes, lo cual es inusual en las coníferas. La situación común es que algunos alelos tienen una frecuencia muy alta y otros tienen baja frecuencia. La distribución plana implica que los alelos de baja frecuencia se han perdido a través de la deriva genética, quizás en combinación con las pérdidas iniciales asociadas a un cuello de botella, o a una serie de cuellos de botella. Especularon que durante el período de calentamiento que comenzó hace unos 7,500 años, las especies fueron restringidas hacia algunas pocas localidades, donde permaneció el hábitat apropiado. Las poblaciones se han aislado ampliamente desde entonces con la deriva genética, dando por resultado la diferenciación.

Los autores utilizaron dos métodos para observar la estructura de la población que no fueron discutidos en capítulos anteriores. Uno es un método para estimar el tiempo ocurrido desde un cuello de botella. El método requiere una estimación del índice de mutación, así que es impreciso, pero da una cierta indicación del tiempo.

La ecuación es:

$$T = D/2a$$

Donde a es el índice de mutación, T es el tiempo, y D es la distancia genética de Nei.

Suponiendo un índice de mutación entre 10^{-5} y 10^{-6} y con una distancia genética media estimada de 0.033, se estimó un valor de T de entre 1,700 y 17,000 años.

El otro método que utilizaron fue el coeficiente de parentesco de Malecott, una estimación del parentesco entre los padres de los individuos bajo estudio. El coeficiente de parentesco de Malecott es simplemente dos veces el coeficiente de endogamia, que se estima como el índice de fijación. El índice de fijación media en este caso fue de 0.185, así que el coeficiente de parentesco de Malecott es 0.37, es decir, más alto que la relación entre medios hermanos, pero más bajo que el de hermanos "completos".

Se estimaron los tamaños efectivos de población, basados en la heterocigosidad y el tiempo estimado, en número de generaciones, desde el cuello de botella, de la siguiente forma:

$$H_T = (1 - 1/2N_e)^T H_A$$

Donde H_A es la Heterocigosidad ancestral

Se estimó H_A utilizando la heterocigosidad de la población más grande como H_T y el número de individuos del censo se supuso equivalente a N_e . T fue el número de generaciones desde el año 8,000, el inicio supuesto del embotellamiento, y fue estimado en 40. Después de calcular H_A , se substituyeron los valores estimados de la heterocigosidad esperada de cada población por H_T y resolvieron el valor de N_e en la ecuación para cada población. Los tamaños efectivos de población generalmente fueron más pequeños que los números del censo, apoyando otra vez la idea de que la deriva genética es la influencia primaria en la diversidad genética. Los tamaños efectivos de población presentados pueden estar sobrestimados porque se hace el supuesto de que la población más grande no ha sido influenciada por la deriva genética, por lo tanto $N_e = N$, y la heterocigosidad esperada de esa población se considera como la heterocigosidad en equilibrio, previo al cuello de botella. Sin embargo, sin ningún conocimiento de la historia de esta población, es imposible saber qué tan cerca está N_e de N .

6.8 Conclusión

Identificar los métodos de manejo apropiados para la conservación genética de poblaciones pequeñas requiere conocimiento del origen de la población, su historia, y estructura genética. Se espera que las poblaciones que comenzaron con una pequeña cantidad de fundadores o como resultado de un cuello de botella tengan una estructura genética diferente a la de las especies ampliamente extendidas que se han reducido a pequeñas poblaciones dispersas. Muchas especies existen ahora como metapoblaciones y es importante saber si se desarrollaron como metapoblaciones o si la estructura actual ha sido impuesta de manera artificial por la fragmentación del paisaje. Es necesario comprender si las diferencias entre las poblaciones pequeñas son causadas por la deriva genética o por la selección, para determinar si el enriquecimiento de diversidad por el intercambio de semilla entre las poblaciones incrementará la viabilidad a largo plazo. Conocer el sistema de cruzamiento y la cantidad de flujo genético entre las poblaciones es vital para entender la estructura genética de las poblaciones. La consideración de todos estos factores es importante en el desarrollo de los planes de conservación genética para las poblaciones pequeñas.



Población natural de *Pinus radiata* en isla Cedros, Baja California.

P. radiata tiene sólo cinco poblaciones naturales remanentes, tres de ellas en localidades separadas en la costa de California, E. U. y dos más en las islas de Guadalupe y Cedros, en Baja California. La especie tiene una diversidad genética similar a la de otras coníferas del oeste de América, pero con un elevado grado de diferenciación genética entre las poblaciones. Las poblaciones isleñas se diferencian de las continentales en varias características morfológicas y marcadores moleculares, al grado de ser consideradas como una variedad distinta (*var. binata*), ancestral a la de las otras poblaciones (*var. radiata*). En isla Cedros, *P. radiata* se encuentra en dos sitios, en el centro y en el norte de la isla, separados entre sí por una distancia de 14 a 15 kilómetros, con un comportamiento de metapoblaciones; en cada sitio, la subpoblación está compuesta por pequeños manchones que se extienden de norte a sur y que difieren en la estructura de edades y tamaño de los árboles, en suelos poco fértiles. La estructura de edades y otras características de los manchones sugieren una presencia frecuente de incendios; la introducción a la isla de *Fusarium circinatum*, el hongo causante del cancro resinoso que ha causado una elevada mortalidad en las poblaciones de *P. radiata* en California, o de especies herbívoras, como el caso de las cabras en isla Guadalupe, son dos amenazas adicionales al efecto de los incendios. Dado que la presencia de niebla es crítica en el hábitat de la especie en la isla, el cambio climático asociado con el calentamiento global también constituye una amenaza importante para esta población aislada.

(Foto proporcionada por J. Jesús Vargas Hernández).

Capítulo 7. Amenazas a los recursos genéticos

7.1 Cambio climático y diversidad genética

El cambio climático es una de las mayores amenazas a los recursos genéticos. Se espera que en el futuro, sea una de las razones más importantes para conservar la diversidad genética, porque sin la variabilidad existente en las poblaciones será inevitable la extinción de muchas especies, conforme se modifique el hábitat. En teoría, las especies que sobrevivirán al cambio climático serán aquellas que tengan la capacidad de moverse a regiones con clima similar al que están actualmente adaptadas, o las que tengan la capacidad de adaptarse a las nuevas condiciones ambientales. El movimiento de las especies será posible sólo en algunos casos, por ejemplo donde existe un cline climático muy pronunciado (la ladera de una montaña), donde la distancia necesaria para el movimiento puede ser corta. En otros muchos casos, sin embargo, se calcula que el cambio en el clima sea tan rápido, que incluso si se dispone de rutas de migración, la mayoría de las especies no se moverá lo suficientemente rápido. Como se mencionó anteriormente, la otra opción es la adaptación de las especies al cambio. Las poblaciones amenazadas por el cambio climático no tendrán el tiempo suficiente (varias generaciones) para que nuevos mutantes aparezcan y se establezcan, dando a las poblaciones la capacidad de adaptarse. La adaptación de las especies deberá ocurrir con la materia prima presente en las poblaciones, es decir, con la diversidad genética existente.

Thomas (Universidad de Leeds, Inglaterra) *et al.*, en un estudio publicado recientemente en la revista *Nature*, utilizaron un modelo para evaluar el destino probable de 1,103 especies de plantas, mamíferos, aves, reptiles, anfibios, insectos y otros invertebrados en seis regiones que representan 20% de la superficie mundial. Se incluyeron en el modelo tres escenarios de cambio climático (mínimo, medio y máximo), para proyectar la distribución futura de las especies, considerando el potencial de migración a áreas nuevas (con éxito o sin movimiento). Se encontró que de 15 a 37% de las especies en las regiones estudiadas podrían desaparecer para el año 2050. Si la proyección se extrapola a nivel mundial, significa que más de un millón de especies podrían extinguirse como resultado del cambio climático. En el modelo no se consideró el potencial de adaptación diferencial de las especies, únicamente se incluyeron las condiciones de hábitat requeridas por las especies, y si esas condiciones estarían disponibles después del cambio climático. Se concluyó que para algunas especies, la posibilidad de movimiento es irrelevante porque podría no haber un hábitat adecuado para ellas. En otros casos, las especies no llegarían a las regiones con hábitat adecuado, por la pérdida de los corredores entre ellas. Finalmente, se espera que otras especies sufran una reducción en su hábitat disponible, hasta el punto en el que serán amenazadas por otros factores.

Cuadro 7.1 Tipos de ecosistemas seleccionados con impactos por el cambio climático predichos por el Programa del Medio Ambiente de las Naciones Unidas

Bioma, ecosistema. Tipo de paisaje	Principales variables climáticas	Implicaciones para la biodiversidad
Humedales	Temperatura media de verano. Precipitación media anual Inundaciones.	Cambios mayores en el ciclo hidrológico dejan secar los humedales continentales, con una reducción en la diversidad de especies. El calentamiento de 3 a 4°C podría eliminar el 85% de todos los humedales restantes.
Bosques (general)	Cambios en precipitación, temperatura y evapotranspiración potencial. Mayor frecuencia de incendios y tormentas.	Grandes cambios en tipos de vegetación, los bosques pueden desaparecer en algunas zonas a un ritmo más rápido que la tasa potencial de migración, o re-crecimiento de nuevas áreas
Bosque tropical de montaña	Cambios en el grado de cobertura de nubes contra las horas de luz solar. Frecuencia y severidad de huracanes. Frecuencia de las sequías y distribución de la precipitación anual	Desecación e invasión o sustitución de las especies de montaña por especies de baja elevación o que no son de montaña.
Bosque boreal	Temperatura media anual. Frecuencia y severidad de incendios. Frecuencia e intensidad de tormentas. Duración de la estación de crecimiento. Aumento en el ataque de plagas.	Pérdida significativa en algunas áreas, debido principalmente a incendios y ataque de plagas. Expansión de los bosques boreales en las zonas árticas.
Alpino/montañas	Temperatura media anual. Caída y derretimiento de nieve. Duración de la estación de crecimiento.	Migración altitudinal de hábitats, con invasión de los pastizales alpinos por comunidades forestales, los hábitats de mayor altitud pueden ser incapaces de migrar.
Zonas áridas y semiáridas	Patrón de precipitación. Temperatura mínima en invierno.	Con algunas excepciones, se espera que los desiertos sean más cálidos y secos. Desertificación en el África sub-Sahariana y en las estepas de Asia Central. Salinización y pérdida de pastizales. Pérdida de tierras cultivables.
Manglares	Tasa relativa de aumento del nivel del mar; cambios en el equilibrio hidrológico de estuarios. Frecuencia e intensidad de tormentas.	Reducción de la zona costera conforme se "comprime" entre el mar y las zonas agrícolas de tierra adentro.

La predicción de la intensidad de los efectos, y la dirección del cambio climático varían en algunas áreas debido a la incertidumbre sobre los efectos del calentamiento y enfriamiento de los océanos. Si los casquetes polares se derriten rápidamente y ocasionan que la corriente del Golfo se desvíe de su curso normal, podría causar el enfriamiento de algunas áreas del planeta y el calentamiento en otras. Se podrían inundar las zonas costeras. Entre 1993 y 2003, el nivel del mar aumentó 2 mm por año, o 2 cm por década. Conforme se acelere el deshielo, lo mismo ocurrirá con el aumento en el nivel del mar. La estación de crecimiento ya se ha extendido en 2 o 3 semanas en los últimos 15 o 20 años, en algunas regiones del hemisferio norte.

Prabhu Pingali, director de la División de Economía Agrícola y del Desarrollo de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO), describió el efecto esperado del cambio climático en la agricultura, y señaló que el cambio en el clima podría variar de región a región, pero en general las consecuencias

son desalentadoras. El impacto a la agricultura resultará principalmente del aumento de la temperatura y de cambios en el patrón de lluvia. Se espera que algunos ecosistemas templados de América Latina desaparezcan por completo, y en muchas regiones los cultivos de temporal experimenten más sequía y estrés hídrico. En regiones subtropicales se podría reducir la longitud de la estación de crecimiento, conforme aumente la escasez de lluvias. Los agricultores de subsistencia y sus sistemas agrícolas corren el riesgo de desaparecer con la reducción probable de la productividad de sus cultivos, aunado a una posible pérdida de la diversidad genética de las variedades autóctonas adaptadas localmente.

Para México, la estimación del cambio climático, incluye aumentos de temperatura de 1.5 °C para el año 2030, 2 a 3 °C para 2060 y 3.7 °C para 2090, y una disminución de 6 a 7% en la precipitación anual para 2030, 9% para 2060 y 18.2% para 2090 (un promedio de seis combinaciones de modelos de circulación general y escenarios de emisiones; Sáenz-Romero *et al.*, 2009). Esto pondrá en riesgo muchas especies endémicas. Peterson *et al.* (2003), incluyendo un equipo de investigadores de la UNAM, pronosticaron que en los próximos 50 años, el cambio climático en México provocará una alta inestabilidad en especies animales, con combinaciones nuevas de predadores y presas, aparición de nuevas enfermedades y parásitos invasores que ocasionen una reducción en la distribución de la mayoría de las especies. En general se espera un clima más cálido y seco en México, aunque hay diferencias de opinión en el tipo de efectos climáticos en algunas regiones. Peterson y su grupo incluyeron variables como distribución de las especies, datos ambientales y modelos de predicción climática para estimar los efectos en 1870 especies de mamíferos endémicos, aves y mariposas. De acuerdo con los resultados, los efectos serán más intensos en las zonas planas, como en el desierto de Chihuahua, debido a que los animales deberán desplazarse distancias largas para encontrar un hábitat adecuado.

¿Cómo podemos prepararnos para enfrentar los efectos del cambio climático?

Mitigación. La única esperanza para que muchas especies puedan migrar es que se garanticen áreas continuas norte-sur de hábitat, con la presencia de suficientes polinizadores, agentes de dispersión, hábitat para animales y plantas que puedan ser ocupados por períodos largos. En muchos casos, este tipo de corredores no existen y si se es realista no se pueden construir en el tiempo requerido para facilitar la migración asociada al cambio climático. La migración asistida por humanos y la introducción de especies en un nuevo hábitat adecuado será necesaria para la supervivencia de muchas especies. Para las especies de importancia económica existentes –en las zonas que se convertirán en marginalmente adecuadas en las próximas décadas– los programas de mejoramiento, los cuales tienen que preocuparse por aumentar la tolerancia a diversas condiciones ambientales restrictivas. Siempre que sea posible, debe ser prioridad el mantener una variabilidad alta de especies de importancia, tanto ecológica como económica.

7.2 Efectos del aprovechamiento forestal en la diversidad genética de especies forestales

A veces se supone que la deforestación es una consecuencia del aprovechamiento forestal. Sin embargo, este no es el caso, especialmente en las áreas bajo manejo forestal. La deforestación se presenta después del aprovechamiento sólo en algunas situaciones, en donde se convierte en una amenaza clara para la diversidad genética de muchas especies. En el peor de los casos, las especies endémicas pueden desaparecer como resultado de la deforestación. Muchas regiones de Europa, América del Norte y Australia fueron deforestadas en siglos pasados y ya se encuentran en proceso de recuperación, pero la preocupación actual es evitar la deforestación en las zonas tropicales de América Latina, Asia y África. En Etiopía, por ejemplo, los bosques cubrían alrededor del 40% de la superficie del país hace 100 años y actualmente cubren sólo el 3% de la superficie del país. En este país, el aprovechamiento forestal fue sólo una parte del problema, agravado por la colonización de tierras y la agricultura. En la década de los ochenta, el 8.4% de los bosques densos de África continental fueron destruidos por cambio del uso de suelo. Regiones amplias de la Amazonia brasileña están sufriendo efectos combinados similares de aprovechamiento forestal, desmontes y asentamiento de poblaciones humanas que conducen a una deforestación permanente. Entre 1978 y 1988, la tasa media anual de deforestación en la Amazonia brasileña fue aproximadamente de 53,000 kilómetros cuadrados por año. En algunos casos extremos las especies desaparecen, y en otros se destruyen las poblaciones con la pérdida asociada de la variabilidad genética y el potencial adaptativo.

No se ha documentado la pérdida de diversidad genética debido a la deforestación, pero Ledig proporcionó un ejemplo en *Pinus ponderosa*, donde estima que en las áreas donde las poblaciones de baja elevación fueron eliminadas se perdió el 6% de la diversidad genética original. En esas regiones *P. ponderosa* todavía es común a mayores elevaciones, pero la variación genética está estructurada con cambios relativamente pequeños de altitud.

El aprovechamiento y manejo de los bosques ocasiona dos tipos de efectos sobre la diversidad genética. Los efectos sobre las especies aprovechadas y los efectos sobre las otras especies asociadas en el ecosistema. El impacto de la cosecha de madera en los bosques varía de acuerdo con la región geográfica. En el sur, especialmente en las zonas tropicales, la mayoría de la tala de árboles es selectiva, pues se corta únicamente los árboles con características deseables y se dejar un dosel parcial. En las regiones templadas y boreales, como en Canadá, la mayoría de la cosecha se realiza a través de matarrasa, en la cual se elimina todo el arbolado en un área de 20 a 100 hectáreas. Los efectos sobre las especies de interés y especies asociadas son cualitativamente diferentes en las dos situaciones.

Los efectos del aprovechamiento selectivo son mayores en las especies de interés, y en algunos casos, conlleva a la reducción sustancial de la densidad de las especies y la estructura de edad en zonas extensas. Por ejemplo, en algunas zonas del sur de México, muchas especies de alto valor han sido casi eliminadas, reduciendo el potencial para la regeneración y cambiando la composición genética de las especies. Desde una perspectiva comercial, la pérdida de valor, tanto económico como en términos de calidad genética, puede ser significativa. Si, por ejemplo se eliminan todos los árboles maduros, con tallos rectos y relativamente libres de insectos y enfermedades, la población progenitora de la siguiente generación puede tener frecuencias bajas de alelos para la rectitud del tronco y resistencia o tolerancia a plagas y enfermedades. Si la semilla se dispersó antes de la cosecha,

el efecto es principalmente económico, en términos de la pérdida de un recurso para la cosecha continua, pero las frecuencias génicas en los individuos en la siguiente generación probablemente permanezcan intactas.

Los efectos de la matarrasa en las especies de interés dependen de la proporción y área del tipo de bosque que se coseche de esta manera, la composición original de las especies, es decir, bosques puros o mezclados, la tolerancia a la sombra de las especies cosechadas, y el método de regeneración. Si antes de la cosecha existe regeneración de las especies de interés, es decir, las plántulas ya están presentes en el sotobosque, probablemente no habrá ningún cambio en la diversidad genética. Si la regeneración en el sotobosque no es la adecuada, la plantación y su manejo posterior (casi siempre manejado para una sola especie), puede contribuir a la reducción de la diversidad de especies y de la diversidad genética asociada de las especies desplazadas que ocuparon el sitio en el pasado. A veces, un bosque mezclado, es decir, un bosque compuesto por varias especies, se convierte en un bosque de una especie que pudo o no estar presente en el sitio. La composición genética de los árboles plantados puede ser muy diferente a la de los que estaban antes ahí, pero podría no ser menos diversa.

En la provincia de New Brunswick, en el este de Canadá, el método de cosecha más común es el de matarrasa y a pesar de ello en algunos de los tipos de bosque es probable que haya poca, o ninguna, pérdida de diversidad genética. Estos tipos forestales se renuevan de manera natural por medio de incendios catastróficos, incendios con una intensidad suficiente para matar a casi la totalidad de los árboles en áreas relativamente grandes, por lo que las especies vegetales están adaptadas para regenerarse en condiciones abiertas, con pocos árboles semilleros en el área. Las especies están adaptadas a dispersión en grandes distancias y gran parte de la variabilidad genética se encuentra dentro de poblaciones con poca diferenciación entre ellas, por lo que la matarrasa seguida de la regeneración natural probablemente no afecta la diversidad genética o la estructura genética de las poblaciones en estos ecosistemas. Otros tipos forestales que se caracterizan por la mezcla de especies, algunas de ellas altamente tolerantes a la sombra, no están adaptadas a perturbaciones catastróficas, y cuando se aplica la matarrasa y se reemplazan por plantaciones, se puede perder diversidad en todos los niveles (ecosistema, especie y genético). Estas áreas se han convertido a plantaciones de una especie porque los bosques mezclados a menudo ocupan sitios relativamente fértiles y las plantaciones tienen un buen desempeño.

Se esperaría que los impactos del aprovechamiento forestal en las especies asociadas fueran menores en los sistemas de cosecha selectiva donde sólo se cortan los árboles de interés, sin embargo, esto depende de la intensidad de cosecha, el grado de perturbación del sotobosque durante la cosecha y de la densidad de caminos, exponiendo potencialmente el área a un aprovechamiento o asentamiento humano futuro. Una reducción de la cobertura puede propiciar el ingreso de especies vegetales invasoras que desplacen a las especies nativas tolerantes a la sombra.

Con la aplicación de matarrasa a gran escala, los efectos sobre las comunidades vegetales y animales pueden ser altos. Un estudio de las especies de sotobosque en bosques del este de Estados Unidos indicó que incluso 80 años después de la cosecha no se había restablecido el número esperado de especies vegetales del sotobosque, con base en su presencia en ecosistemas forestales similares no alterados. La matarrasa en la mayoría de las áreas en el hemisferio norte se realiza en forma rotativa, en donde prácticamente todas las áreas son cosechadas con el tiempo, y las secciones más antiguas alcanzan una edad aproximada de 60 a 75 años. Con esta rotación se esperaría que algunas especies desaparezcán permanentemente del paisaje, sobreviviendo solamente donde se usan cortas parciales (tal vez 10% de la superficie en Canadá) o en bosques no comerciales y áreas protegidas.

Ejemplos

Los ejemplos concretos del impacto del aprovechamiento forestal sobre la diversidad genética y las frecuencias génicas no son comunes en la literatura publicada. La mayoría de los estudios han examinado los efectos de las cortas de selección o los sistemas de cortas sucesivas, es decir, los regímenes de cosecha que remueven una parte del dosel superior. Los resultados de los estudios en especies de clima templado son diversos. Un estudio realizado por David Neale indicó que no hay diferencia en los niveles de heterocigosidad o frecuencias génicas entre árboles maduros y la regeneración natural de Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*), lo que implica que la cosecha parcial no tuvo ningún efecto genético; sin embargo, en este trabajo no se examinaron alelos raros. Adams y otros también evaluaron los efectos genéticos de la cosecha y los métodos de regeneración en la diversidad genética de la misma especie y encontraron que la corta de los árboles jóvenes en un sistema de cortas sucesivas ocasionó la pérdida de alelos raros.

En un estudio realizado en Ontario se examinó la diversidad genética del *Pinus strobus* antes y después de la extracción parcial de madera en dos sitios vírgenes, sin cosechas previas. Asimismo, en este análisis se reportaron diferencias significativas, con una reducción del 25% en el número de alelos y del 33% en el polimorfismo promedio en cada uno de los rodales. Aproximadamente el 40% de los alelos con frecuencia baja y el 80% de los alelos raros se perdieron. La heterocigosidad no cambió en un sitio, y aumentó ligeramente en el otro. En un estudio similar en *Tsuga canadensis*, realizado por Gary Hawley y otros, se examinó la diversidad genética después de la eliminación selectiva de árboles. Los autores antes mencionados encontraron que la remoción de árboles afectó dramáticamente la frecuencia de alelos. Cuando los árboles jóvenes se eliminaron, los alelos raros se perdieron, pero el nivel de heterocigosidad se mantuvo estable.

La importancia de estos resultados no es clara debido a la influencia del flujo genético y de las semillas en el banco natural del piso forestal. Los impactos dependerán de la magnitud de la operación forestal. Durante generaciones los silvicultores han supuesto que los genes en los árboles fenotípicamente no deseables son de poca o ninguna importancia, porque éstos son genes deletéreos en términos de la tasa de crecimiento y, algunas veces, de la resistencia a plagas y enfermedades. El mantener el potencial de adaptación, sin embargo, no es sólo mantener los genes que son útiles en la actualidad, sino guardar aquellos que pudieran ser útiles en el futuro, y la importancia de esos alelos no se puede predecir con base en los actuales factores de estrés ambiental.

Los resultados de estudios en las zonas tropicales también son escasos, pero Ratnam y Boyle (2000) presentan un ejemplo en un capítulo del libro *Forest Conservation Genetics*, sobre los efectos de la cosecha en cinco especies con diferentes historias de vida, a un año y 40 años después de la tala parcial, respectivamente, en dos tipos de bosque húmedo tropical: uno en altitudes elevadas y otro en las tierras bajas de los bosques mixtos de dipterocarpaceas. La diversidad se analizó a través de isoenzimas y RAPDs utilizando alrededor de 30 individuos muestreados al azar para cada una de las especies.

En el bosque de mayor altitud, la densidad se redujo en un 56% como producto de la tala. Para todas las especies incluidas en el estudio, la diversidad genética se redujo entre 5 y 23% y la pérdida de alelos varió de 8 a 25% después de la tala. La pérdida de diversidad fue mayor en las especies comerciales con abundancia inicial baja (9.4% de pérdida de heterocigosidad y 25% de pérdida de alelos). Las otras especies comerciales presentes con mayor abundancia mostraron una pérdida del 5% en heterocigosidad y 8% en frecuencias alélicas. Las especies no comerciales estudiadas tuvieron una pérdida de diversidad que varió entre los valores encontrados en las dos especies comerciales, con una mayor pérdida de alelos (14%) en una especie de palma trepadora. En

el bosque de tierras bajas, cosechado 40 años antes del estudio, no se detectó pérdida en la diversidad genética en comparación con bosques no intervenidos del mismo tipo. Esto indica que después de una corta de baja intensidad los cambios en la diversidad genética y en las frecuencias alélicas pueden ser temporales, debido a que la diversidad genética se conserva en la regeneración.

Otros estudios reportan resultados contradictorios. Por ejemplo, una reducción en la diversidad en una especie tropical de Asia después de una corta selectiva, que trajo consigo un aumento de la endogamia. Sin embargo, aun cuando se corten casi todos los árboles maduros a través del método de cortas sucesivas, siempre que la regeneración se establezca antes de la corta, aunque se modifique la estructura física del bosque, es baja la probabilidad de que las frecuencias génicas y la diversidad genética se afecten en forma permanente.

El mayor impacto de la cosecha en las zonas tropicales y semitropicales se mide en términos de la proporción del terreno que es deforestado permanentemente, como resultado del cambio en el uso del suelo para la agricultura o asentamientos humanos.

7.3 Efectos de la cosecha de productos forestales no maderables

Los productos forestales no maderables se definen de manera diferente en cada región. En general, incluye cualquier producto no maderable extraído de los ecosistemas forestales para uso personal o comercial. Esto incluye los productos derivados de la caza, la pesca, la recolección de frutos para consumo local o de exportación, recolección de materiales para uso medicinal, y recolección de materia prima para «artesanías naturales» (por ejemplo, ramas para adornos de Navidad, flores silvestres para la venta en mercados locales, corteza o musgo para arreglos con flores artificiales).

Los efectos genéticos de la recolección de productos forestales no maderables varían dependiendo de la intensidad y del material recolectado. Si las flores o semillas se recogen de manera intensa se puede reducir la viabilidad de la población, como consecuencia de la falta de regeneración.

Cuadro 7.2 Efectos de diferentes tipos de uso de los productos forestales no maderables sobre los recursos genéticos (Ratnam y Boyle, 2000)

Tipo de uso	Deriva	Selección directa	Selección indirecta	Sistema de apareamiento	Flujo génico
Reproductiva	x	x	x	x	x
No reproductiva		x			
Organismo completo	x		x		
Pastoreo	x				

Es difícil generalizar los efectos de la recolección de productos forestales no maderables sobre los recursos genéticos debido a que la recolección o aprovechamiento incluye una gran variedad de tipos de materiales y prácticas de cosecha. Los efectos varían en función del material extraído del bosque. La recolección de material reproductivo tiene el mayor impacto, tanto directo como indirecto. Por ejemplo, en México se recolectan los piñones de pino para el consumo individual y la venta. En algunos casos, la recolección es tan intensa que se deja poca semilla para la regeneración y esto tiene un impacto directo sobre la viabilidad de las poblaciones.

También es probable que la recolección de semilla tenga un efecto indirecto sobre la fauna (roedores y aves) que depende de la semilla para su alimentación. La nuez de Brasil ofrece un ejemplo similar. Hay pruebas de que las altas tasas de recolección de las nueces de Brasil afectan directamente a las poblaciones de ardillas y jochis, los principales dispersores de semillas de la especie. Debido a ello, la recolección de semilla puede afectar el flujo génico de la especie cosechada y, con la disminución de la población en la especie dispersora, afectar indirectamente la estructura genética de otras especies que dependen del mismo agente dispersor.

Un ejemplo del sur de la India ilustra los posibles impactos en la diversidad genética de las especies como resultado de la recolección de semillas. Los Soliga (un grupo étnico) recolectan los productos forestales no madereros de muchas especies. Hasta hace poco, este grupo étnico era seminómada. En 1972 fueron obligados a establecerse y desde entonces el aprovechamiento de productos forestales no maderables se ha concentrado alrededor de las zonas pobladas por este grupo. Además, un mayor acceso a los mercados ha puesto una mayor presión sobre los recursos naturales. Una de las especies más cosechadas por este grupo es *Phyllanthus emblica*. El fruto de esta especie se utiliza para el consumo humano y en la medicina tradicional. La recolección de frutos es intensa y, en las áreas naturales cercanas a los asentamientos humanos, la regeneración es casi nula. Algunas especies de primates también dependen del fruto de esta especie para su alimentación y en condiciones naturales es probable que sean los principales dispersores de semillas, por lo que hay efectos indirectos, tanto para la propia especie, como para las especies asociadas. También se colectan frutos de otras plantas, pero los efectos no son tan drásticos porque los árboles están más dispersos y se requiere un mayor esfuerzo para la cosecha, lo cual ayuda a que queden frutos residuales para permitir la regeneración.

7.4 Fragmentación del hábitat y diversidad genética

La fragmentación y la pérdida de hábitats naturales pueden ser las mayores amenazas a la diversidad genética. Algunos de los efectos no son evidentes hasta mucho después de la alteración del hábitat. En términos de hábitat, la «fragmentación» significa que áreas grandes de hábitat se reducen a varias áreas pequeñas y dispersas. Esto destruye la continuidad de las condiciones ambientales necesarias para que las especies perduren y se reproduzcan, y las poblaciones se fragmentan en sub-poblaciones.

Los efectos específicos de la fragmentación dependen de la historia de vida de la especie afectada y de la naturaleza y el grado de la fragmentación. La cosecha de árboles puede dar lugar a la fragmentación, pero a menudo es temporal y porosa para muchas de las especies vegetales y animales en la zona, por lo que los efectos genéticos a largo plazo pueden ser leves. La deforestación constituye una fragmentación permanente, y el terreno perturbado puede ser una barrera infranqueable para algunas de las especies afectadas.

Según Young y Boyle (2000), los efectos principales de la fragmentación en las especies son:

1. Reducción en el número total de individuos.
2. Disminución del tamaño medio de la población, conforme los individuos se limitan a fragmentos pequeños de bosque.
3. Aislamiento espacial de las poblaciones restantes dentro de un paisaje no forestal.

El efecto de la diversidad genética de las especies depende del flujo génico, el sistema de apareamiento, la estructura natural de la población y el grado de fragmentación.

De nuevo, de acuerdo con Young y Boyle (2000), los efectos genéticos más evidentes son:

1. La pérdida de diversidad genética a nivel de población y de especie.
2. Cambio en la estructura de inter-poblacionales (imposición de la estructura de la metapoblación artificial).
3. Aumento de la endogamia.

El menor tamaño poblacional resultante de la fragmentación tiene asociados todos los problemas que se mencionaron anteriormente; los efectos más inmediatos son el aumento de la deriva genética, la pérdida aleatoria de alelos, y el aumento de la endogamia. La pérdida de alelos podría tener efectos graves en el vigor y la viabilidad de la población. Si las poblaciones están separadas por barreras y el flujo génico entre ellas es limitado o imposible, con el tiempo se producirá una fijación de alelos. En teoría, la diversidad genética de la población fragmentada disminuirá a medida que los alelos se fijen al azar en poblaciones diferentes. Además, como resultado de la endogamia, los alelos recesivos previamente ocultos se expresarán, dando una amplia gama de variabilidad fenotípica sobre la cual pueda actuar la selección. Sin embargo, los efectos demográficos estocásticos en las poblaciones pequeñas, en combinación con el hecho de que la mayoría de los alelos recesivos expuestos puedan ser deletéreos, ocasionarán que muchas de las poblaciones fragmentadas pequeñas tiendan a desaparecer, y es poco probable que sean reemplazadas. En una estructura funcional de metapoblación, las tasas de recolonización deben ser equivalentes a las tasas de extinción local para que la población general sea viable. En los paisajes altamente fragmentados, esto es posible sólo para las especies que se adaptan a sobrevivir en los paisajes dominados por el hombre.

Cuando la estructura de la población es inestable, la diferenciación genética entre subpoblaciones depende de la frecuencia de los eventos de colonización y extinción y del número de fuentes de colonos. Si las tasas de colonización y extinción son más del doble de la tasa de migración, la varianza genética entre las subpoblaciones se reducirá sustancialmente.

Uno de los efectos probables en muchas especies de plantas sometidas a la fragmentación del hábitat es la pérdida o reducción de los polinizadores y dispersores de semillas que pueden ser incapaces de recorrer los espacios intermedios. La dependencia, en muchas especies de plantas, de los insectos y la fauna, tanto para la polinización y la dispersión es un factor que reduce la probabilidad de recolonización de áreas pequeñas de hábitat en paisajes fragmentados.

Los impactos inmediatos de la fragmentación se reflejan en la pérdida de alelos en una tasa que es proporcional a la reducción en el número de poblaciones, suponiendo que la alteración del hábitat es aleatoria con respecto a la distribución genética de las especies afectadas. La fragmentación puede tener un impacto desproporcionado en especies en las que las poblaciones están adaptadas a determinados ambientes. Por ejemplo, los cultivos agrícolas tienden a ser establecidos en tierras planas ricas en nutrientes. En general, las áreas ubicadas a mayor elevación son menos fragmentadas. La fragmentación de los ecosistemas se traduce en una mayor pérdida de alelos para las especies con poblaciones que están genéticamente diferenciadas a lo largo del gradiente altitudinal.

Ejemplos

Se han realizado dos estudios en Australia para evaluar la erosión de la diversidad genética en pequeños fragmentos de población. En el primer estudio se examinó la riqueza alélica en una especie de *Eucaliptus* y se encontró una relación positiva significativa entre la riqueza alélica y el tamaño de la población en las poblaciones pequeñas. En el segundo estudio se examinó una especie herbácea y se encontraron resultados similares. En ambos estudios se concluyó que la pérdida alélica se debe a la eliminación de los alelos con frecuencias bajas en poblaciones pequeñas. En las especies herbáceas, la producción de semillas fue menor en las poblaciones pequeñas, probablemente relacionada con la pérdida de alelos de incompatibilidad, lo que resulta en mayores niveles de endogamia.

Se han realizado estudios para evaluar los efectos de la fragmentación en el flujo génico. En las especies arbóreas la dispersión del polen generalmente cubre distancias largas, por lo que la fragmentación tiene poco impacto en las especies polinizadas por el viento. Las especies que dependen de los insectos para su polinización están en mayor riesgo si los polinizadores no son capaces de atravesar la zona perturbada. Por ejemplo, un estudio mostró que la remoción de la vegetación en franjas de 100 metros forma una barrera eficaz en los bosques tropicales amazónicos al evitar que cuatro especies de abejas polinizadoras puedan cruzar.

Los vecindarios genéticos en especies tropicales polinizadas por insectos tienden a ser grandes, con bosques formados por densidades bajas de muchas especies de árboles. La fragmentación puede reducir el tamaño de estos vecindarios. Por ejemplo, Boshier *et al.* (1990) demostraron que los vecindarios genéticos de *Cordia alliodora* cubren un área aproximada de siete hectáreas. Ésta es menor que el área de muchos fragmentos de bosque que aún persisten en el área de estudio, en Costa Rica.

Un análisis en poblaciones de *Acer saccharum* antes y después de la fragmentación, y la comparación de poblaciones fragmentadas y contiguas, reveló un aumento en el flujo génico entre las poblaciones fragmentadas (Young *et al.*, 1993). Esta especie es polinizada por el viento e insectos. Al parecer, la apertura derivada del aprovechamiento forestal en áreas aledañas a los rodales de *A. saccharum*, dio lugar a una polinización por viento más eficaz. Esto puede ayudar a mantener la diversidad genética, conforme disminuya el tamaño de la población, pero incrementará el potencial de viabilidad de la población sólo si las poblaciones no se encuentran bajo una presión de selección diferente. En cambio, los estudios realizados sobre el flujo génico en los paisajes fragmentados de *Pithecellobium elegans*, una especie arbórea en Costa Rica que es polinizada por insectos y dispersada por aves, reveló la pérdida de riqueza alélica en poblaciones pequeñas aisladas por la fragmentación.

7.5 Efectos de la contaminación ambiental sobre los recursos genéticos forestales

Existe evidencia sustancial de los efectos de la contaminación ambiental sobre los recursos genéticos. Las respuestas genéticas más comunes a la contaminación son:

1. Mantenimiento de la diversidad genética en ambientes sometidos a estrés ambiental como resultado de una selección balanceadora.
2. Aumento de la tasa de evolución como resultado de la selección y la mutación inducidas por las condiciones de estrés.
3. Una diversidad genética reducida en las zonas donde la contaminación del ambiente ocasiona una considerable reducción o pérdida poblacional.

En muchos estudios se ha evaluado el impacto de la contaminación del ambiente en varias especies vegetales. Una conclusión temprana fue que existen niveles altos de variabilidad en respuesta a los factores estresantes de la contaminación. La variabilidad no es inducida en la forma de una mutación acelerada, a pesar de que podría estar ocurriendo así. La variabilidad observada en la población existía antes de la exposición a los contaminantes y generalmente se observa una serie de respuestas cuando las poblaciones que no han tenido una exposición previa, se someten a diversos tipos de contaminantes. Las respuestas de plantas herbáceas a metales pesados reportadas en varios estudios ilustran esto. Éste es otro ejemplo de la importancia de la variación «preadaptada» en las poblaciones naturales. Muchas de las respuestas de las plantas a la contaminación son reacciones que también aumentan la supervivencia a otros tipos de estrés. Una segunda conclusión es que muchas poblaciones que sufren estrés por la contaminación ambiental son más variables en términos de aloenzimas, así como de características fenotípicas, que aquellas poblaciones que no están expuestas a estos tipos de estrés.

La variabilidad en respuesta a los contaminantes puede observarse en todos los niveles. Las diferencias entre especies son bien conocidas. En general, entre los árboles, las coníferas son más sensibles a la contaminación que las especies de latifoliadas. Entre los animales, los carnívoros, en lo alto de la cadena alimenticia, tienden a ser más sensibles a algunos contaminantes debido a la concentración de la toxina en la cadena alimenticia. Por ejemplo, el pesticida DDT ha tenido efectos devastadores en grandes aves carnívoras, como el halcón peregrino, que se alimenta de otras especies de aves que se alimentaron de insectos envenenados por comer plantas contaminadas con pesticidas. El producto químico se concentra en cada eslabón de la cadena alimenticia y las poblaciones del halcón peregrino se redujeron abruptamente como consecuencia de un bajo éxito reproductivo. El mismo fenómeno se observa en los océanos y lagos, donde el mercurio y otros metales pesados se concentran en los lípidos de los peces carnívoros. Las especies animales también pueden presentar diferencias metabólicas en la tolerancia a ciertos productos químicos.

En árboles se ha demostrado que existen diferencias en la tolerancia a una amplia gama de contaminantes en el ambiente entre procedencias o fuentes de semilla de diferentes áreas geográficas. Estudios con plantas no leñosas han demostrado que la tolerancia a los contaminantes ha evolucionado de forma independiente dentro de las especies, y esta variación puede mantenerse dentro de las poblaciones, incluso en ausencia de contaminantes, en parte debido a los efectos pleiotrópicos comúnmente observados en otras características que tienen un valor adaptativo. Se han realizado investigaciones sobre la variación de fuentes de semilla en respuesta a diversos agentes contaminantes, principalmente en las coníferas que crecen en climas templados,

incluyendo varias especies de pinos. En casi todos los casos se han reportado diferencias significativas en los niveles de tolerancia para muchos contaminantes ambientales. Para algunas especies de árboles, por ejemplo *Pinus sylvestris* y *Abies alba*, las procedencias que son de crecimiento más lento pero de gran diversidad genética, tienden a ser las más tolerantes a los contaminantes.

Dentro de poblaciones, a menudo, se reportan diferencias dramáticas a nivel de familia y clones de especies forestales. En la mayoría de los estudios se ha reportado una heredabilidad en sentido amplio y repetitividad clonal mayor de 0.5 para la tolerancia a la contaminación.

En estudios con marcadores moleculares se ha encontrado que los contaminantes cambian la estructura genética de las poblaciones. Los cambios se manifiestan en las frecuencias génicas y genotípicas y en los niveles de heterocigosidad. En *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica* y *Picea Rubens* se ha encontrado que los individuos tolerantes generalmente son más heterocigóticos que los menos tolerantes. Mitton discutió este fenómeno y lo explicó en términos de sobredominancia, señalando que en ambientes heterogéneos, diferentes alelos pueden conferir una mayor eficiencia en los extremos de un espectro ambiental.

En la mayoría de los casos se desconoce la fisiología de la resistencia. En sólo unos pocos casos se han estudiado los efectos de los contaminantes sobre la estructura y funcionalidad de los genes de las plantas. En *Nicotiana tabacum*, por ejemplo, los gases contaminantes reprimen los genes de la fotosíntesis e inducen la acción de genes de defensa contra agentes patógenos y genes nucleares de defensa antioxidante que se transcriben a tasas más altas. Se han estudiado varias reacciones específicas, pero es difícil generalizar debido a que diferentes contaminantes tienen efectos diferentes y las especies difieren en sus respuestas.

La contaminación del ambiente dará lugar a cambios evolutivos, incluyendo la resistencia o tolerancia a diversos agentes contaminantes, la selección contra los genotipos sensibles y altos niveles de variabilidad, si otros factores lo permiten.

Ejemplos de evolución impulsada por la contaminación

Experimentos de campo para conocer los efectos de la contaminación aportaron evidencia de cambios permanentes en la proporción de árboles de *Pinus strobus* tolerantes y sensibles. En 1955 y 1966 se recolectó semilla de zonas muy contaminadas y de zonas libres de contaminación. Se plantaron plántulas en una zona muy contaminada en Ohio, E.U. y casi todas las plántulas procedentes de zonas contaminadas en 1966 no mostraron síntomas. Recolectores anteriores tuvieron una incidencia mucho más elevada de plántulas dañadas por la contaminación, lo que indica que entre 1955 y 1966 se eliminó la mayoría de los árboles sensibles en los rodales naturales.

Un estudio con *Populus tremuloides* mostró resultados similares. Clones procedentes de localidades diferentes fueron expuestos a fumigaciones con ozono y el material de áreas que no cumplían la Norma Nacional de Calidad del Aire de E.U. en relación con el ozono, presentó menos daños que las plántulas procedentes de localidades con menor contaminación de ozono.

7.6 Efectos de la invasión de especies exóticas sobre los recursos genéticos locales

Las especies exóticas invasivas son especies introducidas voluntaria o involuntariamente a otro hábitat natural que tienen la capacidad de establecerse, invadir y desplazar a las especies autóctonas y apoderarse del nuevo ambiente.

Jeffrey McNeely, científico en jefe de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza), consideró a las especies exóticas la causa número uno de extinción. La propagación e impacto de las especies exóticas está aumentando con el incremento del comercio mundial. En algunos casos las especies son introducidas intencionalmente (con consecuencias devastadoras), pero es más común que la introducción de la especie sea involuntaria. Los impactos negativos de las especies exóticas pueden ser consecuencia de la competencia por recursos limitados, la depredación y los efectos de agentes patógenos o parásitos nuevos.

Una fuente poco reconocida de las especies exóticas son los árboles forestales introducidos con fines de plantación u ornamental. La FAO publicó recientemente un informe sobre el estado de los árboles como invasores fuera de su hábitat natural. En el documento se señala que la información no está disponible, pero que figuran 443 especies de árboles identificadas como invasoras o potencialmente invasoras y otras 74 como naturalizadas fuera de su lugar nativo. «Naturalizado» significa que la especie vive y se reproduce en la zona de introducción fuera de su área de distribución natural, pero no se ha convertido en invasora de hábitats naturales y competidora de las especies nativas. En el informe se señala que muchas especies naturalizadas se vuelven invasoras en determinadas circunstancias. Las especies consideradas como invasoras incluyen 282 especies utilizadas en el sector forestal y otras 40 especies forestales se mencionaron como naturalizadas. La mayoría de los informes de invasividad de especies arbóreas introducidas se refieren a los hábitats naturales o seminaturales, por ejemplo, los ecosistemas ribereños y de humedales en los que a veces tienen graves impactos en la biodiversidad nativa.

Los árboles han sido identificados como el grupo más exitoso de plantas invasoras en comparación con otros grupos de plantas en los hábitats naturales o seminaturales. Los factores biológicos que contribuyen a su capacidad invasiva incluyen:

1. Características del ciclo de vida, es decir, alta capacidad reproductiva, un alto número de semillas.
2. A nivel mundial, las especies de árboles más exitosas tienen semillas que son dispersadas por animales.
3. La ausencia de herbívoros, competidores o plagas.
4. Perturbación ecológica, las invasiones generalmente ocurren en los ecosistemas seminaturales.

Es difícil establecer directrices o incluso lograr un consenso sobre el riesgo que representan las especies de árboles invasoras o introducidas para la biodiversidad, debido al elevado valor económico de algunas de ellas. En la actualidad, los insectos exóticos invasores y las enfermedades son las amenazas más claras a los recursos genéticos. En su ambiente natural los insectos y los patógenos coevolucionaron con sus huéspedes, los cuales desarrollaron tolerancia o resistencia, por lo que las epidemias son raras. Generalmente los insectos nativos o agentes patógenos matan a sus hospederos en grandes cantidades, sólo cuando éstos están bajo algún otro tipo de estrés. Cuando los nuevos herbívoros, depredadores o patógenos se introducen en un sistema donde las especies hospederas no han desarrollado mecanismos para tolerar o resistir el ataque, se pueden ver impactos dramáticos a nivel ecosistema o individual.

Hay muchos ejemplos de insectos y enfermedades introducidas que han tenido efectos devastadores en las especies nativas y en los ecosistemas. Por ejemplo, la introducción de un agente patógeno de amplio espectro, *Phytophthora cinnamomi* en el oeste de Australia dio como resultado la eliminación de un tipo de comunidad forestal y su sustitución por una comunidad vegetal dominada por juncos (similar a las gramíneas). En América del Norte, la introducción del patógeno *Cryphonectria parasitica* ocasionó la eliminación casi total de *Castanea dentata*. El impacto más dramático en los recursos genéticos es la eliminación o casi eliminación de una especie, con su complemento de diversidad genética. Comúnmente hay efectos indirectos sobre otras especies que dependen del hospedero diezmado.

Las enfermedades introducidas podrían no amenazar a la especie en su totalidad, pero pueden destruir poblaciones, reduciendo la diversidad genética y tal vez eliminando variantes genéticas valiosas. En otros casos, una enfermedad puede matar a la mayoría de los individuos, dejando poblaciones reducidas y dispersas a lo largo del área de distribución natural de la especie. Esto puede crear un cuello de botella genético o una serie de cuellos de botella.

Algunas de las especies exóticas invasoras que amenazan a los ecosistemas forestales en Canadá son el cancro de nogal ceniciento, una nueva enfermedad que tiene su origen en Asia, la cual es muy destructiva para *Juglans cinnerea*; el escarabajo cornudo de *Picea abies* introducido de Asia, que mata rápidamente a esta especie y probablemente a otras especies de *Picea*; el barrenador esmeralda del fresno, otro escarabajo procedente de China que mata a todas las edades y especies de *Fraxinus*; y el escarabajo asiático de cuernos largos, también introducido de Asia, que ataca a varias especies de latifoliadas, especialmente el *Acer*. Cada una de estas especies tiene el potencial de reducir seriamente los acervos genéticos de las especies nativas, tal vez hasta el punto de la extinción.

7.7 Implicaciones para la conservación

Ninguna de las amenazas a los recursos genéticos puede enfrentarse adecuadamente en forma aislada. Las interacciones entre los factores de amenaza plantean los mayores retos; por ejemplo, el cambio climático intensificará las amenazas de las especies invasoras. Varias especies de insectos que están causando grandes daños en E.U., están limitadas por el clima presente en Canadá. Esto muy probablemente cambiará dentro de los próximos 50 años, incrementando los ataques de estos insectos a las especies arbóreas de Canadá.

En los bosques tropicales de Asia Oriental cualquier aumento en los períodos de sequía como consecuencia del cambio climático, exacerbará la interacción existente entre el aprovechamiento forestal, la sequía, la deforestación y los incendios. En muchas zonas del mundo los incendios han sido más destructivos en los últimos años que antes; esta tendencia es probable que aumente con las condiciones climáticas más cálidas y secas, de modo que los incendios invadirán cada vez más los ecosistemas que no han sido históricamente afectados por incendios catastróficos, reduciendo aún más los tamaños de población y el hábitat disponible.

La fragmentación del paisaje reducirá la capacidad de migración de todas las especies, excepto las más móviles, en respuesta al calentamiento global. Las especies más sedentarias serán completamente bloqueadas en algunos casos por el desarrollo humano, los terrenos agrícolas, las autopistas, los desarrollos de infraestructura hidráulica, y otras obstrucciones. Es probable que con el cambio climático los ecosistemas sean cada vez más dominados

por especies de sucesión temprana, altamente móviles (malezas).

Las acciones de manejo serán indispensables para mantener los ecosistemas a nivel global. Estas acciones de manejo pueden incluir la migración asistida, una rápida detección y control de plagas y enfermedades invasoras, y el manejo de especies forestales y agrícolas para mantener o aumentar los niveles de diversidad genética y el potencial de adaptación.

7.8 Estudio de caso: *Fagus grandifolia*; amenazas y enfoques de restauración en el este de Canadá

Fagus grandifolia es una especie de latifoliada tolerante a la sombra que crece en gran parte del este de Norteamérica. Ecológicamente es un componente importante de los bosques de latifoliadas tolerantes a la sombra y de los bosques mezclados, que proporciona una importante fuente de alimento para los roedores, las aves y el oso negro. Económicamente tiene valor para la elaboración de pisos y muebles. Las características de la madera de esta especie son similares a las de la haya europea, que es la madera más importante para la producción de muebles en Europa.

Hace aproximadamente 100 años, un complejo de insecto-enfermedad fue introducido de Europa, a través del puerto de Halifax, Nueva Escocia, en el este de Canadá. El insecto es una pequeña escama (*Cryptococcus fagisuga*) que está completamente inmóvil durante casi todo su ciclo de vida, excepto por tres semanas. Incluso en ese periodo sólo se mueve por casualidad, por el viento o accidentalmente por las aves o animales. A pesar de ello, *C. fagisuga* se ha dispersado con relativa rapidez a través de la región sur de las provincias del Este de Canadá y hacia Estados Unidos.

Cuando el insecto ataca nuevos individuos, se multiplica rápidamente y cubre el tronco, haciendo numerosas perforaciones en la corteza, preparando los árboles para el ataque de dos especies de hongos del género *Nectria*. Una especie es nativa de América del Norte, pero otra especie es introducida y está más asociada con el insecto. Diez años después del ataque, el hongo puede matar el 85% de las hayas en un área. Otros árboles de esta especie se dañan y mueren más lentamente. Algunos árboles no son atacados por la escama y, en la mayoría de los casos, es posible que estos árboles sean resistentes genéticamente.

En el bosque atacado no hay una reducción de tallos de haya. Muchas plántulas crecen en las áreas abiertas creadas por los árboles moribundos y las raíces de árboles moribundos producen rebrotes, generando un denso sotobosque. Sin embargo, casi la totalidad de estos rebrotes están infectados y dañados por el complejo insecto/hongo. A diferencia de los árboles adultos en la primera etapa del ataque, los individuos de la regeneración no mueren de inmediato. Algunos pueden sobrevivir durante 40 o 50 años antes de que el tronco sea estrangulado completamente por el hongo, causando la muerte del árbol.

No hay una amenaza inmediata del complejo plaga-enfermedad sobre la diversidad genética, pero hay efectos inmediatos sobre el valor económico de los bosques y sobre las poblaciones de especies como el oso negro, que dependen de la especie. En el este de Canadá, un objetivo del manejo forestal es eliminar la haya de los rodales de latifoliadas, o convertir los rodales mezclados a bosques de coníferas más productivas que tienen demanda de la industria de pulpa y papel. En esas zonas, de vez en cuando los árboles resistentes se eliminan junto con los árboles enfermos. Hasta hace poco, el daño grave sólo cubría la mitad sur de New Brunswick, porque *C. fagisuga*

no puede tolerar las temperaturas bajas extremas en la parte norte de la provincia. Una serie de inviernos cálidos ha dado lugar a nuevos brotes en el norte de New Brunswick, en Québec y en Ontario. El complejo insecto-enfermedad todavía se está moviendo al oeste y al sur a lo largo y ancho del área de distribución natural de *Fagus*. En este caso, hay tres factores que influyen en los recursos genéticos de la haya: en primer lugar, el complejo introducido insecto-enfermedad, en segundo lugar, el manejo forestal que discrimina en contra de la supervivencia y reproducción del *Fagus*, y, por último, el cambio climático facilitando el movimiento de la plaga hacia el norte.

En New Brunswick se inició un trabajo para conservar y restaurar la especie, en colaboración con científicos de E.U. inicialmente se documentó y propagó vegetativamente árboles supuestamente resistentes. A pesar de la propensión a brotar de los tocones y las raíces expuestas en su entorno natural, la especie es muy difícil de propagar en forma vegetativa mediante enraizado de esquejes o cultivo de tejidos. Se tuvo éxito en la propagación a través de injertos y se están utilizando árboles injertados para probar la resistencia genética. Los resultados iniciales de los ensayos de inoculación son muy positivos. También se están realizando cruzas controladas entre árboles supuestamente resistentes y entre éstos y los árboles susceptibles para determinar el modo de herencia genética.

Un estudio previo de isoenzimas, incluyendo diversos rodales en un área extensa, indicó que los árboles susceptibles tienen mayores niveles de diversidad genética que los resistentes. Se ha comenzado a profundizar en este tema, muestreando más poblaciones en un área geográfica más pequeña. Si todos o muchos de los árboles resistentes dentro de una población están relacionados genéticamente, se podría explicar la baja diversidad estimada en el estudio anterior. Al muestrear pocos árboles en muchas poblaciones, en lugar de todos los árboles supuestamente resistentes en algunas poblaciones, esperamos encontrar que la diversidad genética de la especie puede mantenerse con un muestreo amplio, garantizando que el material en el programa de conservación no está relacionado genéticamente.



Huerto semillero clonal de *Pinus patula* en el estado de Puebla.

P. patula es una de las especies mexicanas de coníferas de mayor importancia económica; la especie se distribuye a lo largo de la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre del Sur, desde el sur de Tamaulipas hasta el estado de Oaxaca; en la parte norte de su distribución natural se encuentra en forma de poblaciones aisladas y en la parte central y sur ocupa una franja angosta generalmente asociada a los bosques de niebla, en elevaciones que fluctúan de los 1,500 a los 3,100 msnm, con una precipitación media anual que oscila desde menos de 800 hasta más de 2,000 mm. Por su velocidad de crecimiento, adaptabilidad y calidad de la madera, la especie ha sido utilizada con éxito en plantaciones comerciales en México y en otros países, donde constituye una base importante de la industria forestal. Aunque la mayoría de los bosques naturales de la especie en México se manejan de manera sustentable, algunas de sus poblaciones se encuentran amenazadas y en proceso de fragmentación por cambios de uso del suelo, con el efecto de erosión genética y pérdida de recursos genéticos valiosos que ello implica. El establecimiento de programas de mejoramiento genético de la especie, con la inclusión de ensayos de progenie para evaluar la productividad y adaptación de individuos seleccionados en diferentes poblaciones naturales, y de huertos semilleros (como el que se muestra en la fotografía, para la producción de semilla mejorada y la realización de cruza controladas entre individuos selectos), permite asegurar el éxito de las plantaciones comerciales y contribuye a la conservación *ex situ* de los recursos genéticos de la especie.

(Foto proporcionada por J. Jesús Vargas Hernández).

Capítulo 8. Manejo genético y restauración

Es probable que los objetivos del manejo genético cambien en las próximas décadas como resultado de las crecientes amenazas a los recursos genéticos. Evidentemente, no se pueden implementar programas de manejo y conservación genética para todas las especies que puedan estar en riesgo como resultado del cambio climático, especies invasoras, pérdida de hábitat u otras amenazas. Sin embargo, es muy probable que el número de especies que pasen a estar bajo manejo intencional aumente conforme se reconozca su valor. Las especies que probablemente reciban mayor atención en las próximas décadas incluyen razas locales y parientes silvestres de cultivos agrícolas y razas de animales domésticos; especies de árboles y parientes cercanos que sean de importancia económica actual o potencial para productos diversos, especies sin domesticar de importancia en los sistemas de agroforestales que podrían ser utilizados como alimento o medicina; especies con una alta tolerancia a los contaminantes ambientales o a las sequías y con valor en la estabilización del suelo en las cuencas hidrográficas; especies clave que sean de importancia para mantener el funcionamiento del ecosistema; especies amenazadas con la extinción eminente en la ausencia de acciones de manejo; y especies carismáticas en riesgo.

Es probable que el manejo y conservación de los recursos genéticos de estas especies se base en las prácticas comúnmente utilizadas en los programas de mejoramiento genético de las especies de cultivos agrícolas, animales y árboles, con algunas modificaciones para atender problemas específicos. A pesar del advenimiento de las técnicas moleculares para la identificación genética y los excitantes avances que facilitan una reproducción mucho más rápida, estas técnicas son prácticas únicamente para las especies con un alto valor comercial. Los métodos tradicionales seguirán siendo valiosos para otras especies, especialmente en las áreas que carecen de capacidad técnica y recursos financieros.

8.1 Zonas semilleras y de mejoramiento

El concepto de zonas semilleras ha sido importante en el manejo de los recursos forestales, especialmente cuando las especies leñosas están en una etapa temprana de domesticación. Las zonas semilleras son áreas geográficas con condiciones ambientales relativamente similares en las que se pueden mover las poblaciones y esperar que tengan un buen desempeño. El concepto se puede aplicar a cualquier especie sin domesticar dentro de un programa de conservación, restauración o mejoramiento genético. Una zona de mejoramiento es un área dentro de la cual se seleccionan y cruzan los árboles para formar una población de cruzamiento, como parte de un programa de mejoramiento genético.

El movimiento de las poblaciones a través de zonas de adaptación ecológica es un problema de importancia, tanto ecológica como económica. Algunas especies de árboles tienen adaptaciones específicas a ciertos ambientes particulares, en especial con respecto a gradientes de temperatura y humedad. El movimiento indiscriminado de semilla a través del área de distribución geográfica de las especies puede dar lugar a una pérdida económica a corto plazo cuando una fuente de semilla de cierto lugar resulta estar poco adaptada a las condiciones ambientales del área donde se planta. Más importante aún, puede tener efectos negativos en la adaptación de las poblaciones nativas adyacentes si el tamaño de la plantación es grande y las diferencias en las características adaptativas entre las poblaciones plantadas y las nativas son substanciales. Las poblaciones locales pueden ser inundadas con polen mal adaptado reduciendo el valor adaptativo de la regeneración en las

poblaciones locales. Los genotipos mal adaptados eventualmente serán eliminados por la selección natural, pero esto podría requerir varias generaciones, dependiendo del grado de inadaptación y de la proporción de polen local y polen externo.

Cuando se establece la plantación se supone que se cosechará, seguida por una nueva plantación. Generalmente los mejoradores o silvicultores no piensan que la plantación constituirá una población duradera, pero en muchos casos, no hay garantía de que una plantación será substituida por otra. Por lo tanto, siempre se debe considerar la posibilidad de que los genotipos en una plantación se conviertan en los fundadores de una nueva población, tal vez reemplazando una población de la misma especie cosechada antes de la plantación. Incluso, cuando se planea una plantación como una empresa puramente económica, se debe tomar en consideración a la fuente genética con respecto a los efectos ecológicos de iniciar una nueva población, prestando atención a su adaptación a las condiciones locales y a la diversidad genética dentro de la plantación.

Muchos de los mismos principios se podrían aplicar a otras especies de plantas que están bajo manejo genético con fines económicos, de conservación, o de restauración. Sin embargo, el cambio climático representa un nuevo problema. ¿Deben modificarse las zonas semilleras o de mejoramiento para que reflejen el hábitat apropiado esperado dentro de 25 o 50 años, con base en las predicciones sobre el cambio climático? El establecimiento intencional de poblaciones fuera de su hábitat actual con el objeto de su adaptación a los ambientes futuros se ha llamado “migración asistida”. ¿Debe la migración asistida convertirse en la norma en los proyectos de regeneración y de restauración? ¿O todavía hay demasiada incertidumbre sobre los climas futuros? Éstas son preguntas importantes para los genetistas y los silvicultores de hoy.

8.2 Mejoramiento genético para resistencia y tolerancia

Los programas de mejoramiento genético en especies agrícolas y animales han estado activos durante muchos años. En el proceso, la variabilidad genética se reduce en los cultivos económicamente importantes y, en muchos casos, el número y la variabilidad, también se ha reducido. Los genes con mayor valor en la tolerancia o resistencia a las amenazas planteadas por el cambio climático y las especies invasoras pueden residir en razas locales o parientes silvestres de las especies comerciales. Los programas de mejoramiento genético para las especies comerciales se pueden ajustar para incorporar las características de valor adaptativo, con mayor énfasis de lo que se ha hecho hasta ahora.

Los programas de mejoramiento genético son diseñados para reducir la variabilidad genética de los caracteres de importancia comercial. Esto es contrario a las metas de la conservación genética. Aun así, dentro de los programas de mejoramiento genético bien planeados se puede mantener la diversidad genética. Los programas de cruzamiento y de mejora genética pueden ser componentes importantes de una estrategia de conservación. Por ejemplo, si una especie es amenazada por un insecto o un patógeno invasor, el mejoramiento genético de la resistencia puede ser la mejor posibilidad para la supervivencia de la especie y de las poblaciones de interés.

Otra situación en la que el mejoramiento genético puede ser parte importante de una estrategia de conservación es la agrosilvicultura. Los árboles y otras plantas sin domesticar pueden ser muy importantes para la producción agrícola, pero en muchos casos las especies leñosas que están disponibles en los viveros locales no son nativas. Los árboles con características deseables pueden ser nativos del área, pero se conoce muy poco sobre su cultivo

y es más probable que los agricultores utilicen las especies introducidas debido a la ausencia de programas básicos de mejora para las especies locales. Las especies en paisajes agrícolas tienden a desaparecer a menos que tengan un uso reconocido. La diversidad genética se puede preservar iniciando el proceso de domesticación y haciendo que algunas de las especies nativas potencialmente amenazadas sean atractivas a los agricultores.

La selección artificial actúa en una población, de la misma forma que la selección natural, excepto que las condiciones son controladas hasta cierto punto y favorece a los caracteres que le interesan al mejorador, en lugar de los caracteres que determinan la capacidad adaptativa de la especie. En algunos casos los caracteres seleccionados en los programas de mejoramiento genético pueden reducir los componentes de valor adaptativo bajo condiciones naturales.

Los seres humanos comenzaron a utilizar la selección para mejorar los cultivos agrícolas y los animales desde los inicios de la agricultura. Muchos cultivos de plantas comestibles han estado bajo selección por siglos. Los métodos de selección usados hoy son más sofisticados que los métodos aplicados en el pasado, pero los principios no han cambiado. La selección artificial consiste básicamente en elegir los mejores descendientes en una generación dada, para ser los progenitores de la siguiente generación. “Los mejores” se refiere a cualesquier característica que sea de importancia para el cultivo o animal doméstico bajo selección.

La selección artificial reduce la variabilidad en una población o variedad, para alcanzar un nivel alto de uniformidad en los caracteres de interés. La uniformidad resultante ha presentado problemas para los fitomejoradores, particularmente porque las variedades intensamente seleccionadas de plantas cultivadas pueden carecer de la resistencia a las enfermedades y a los insectos que podrían haber tenido los progenitores silvestres o las variedades ancestrales menos seleccionadas. Esto ha llevado a una búsqueda de parientes silvestres, variedades ancestrales o razas locales de varias especies cultivadas para ampliar la capacidad de mejoramiento genético para lograr resistencia. El interés durante los últimos 50 años en el manejo y la conservación de recursos genéticos por parte de la agricultura ha provenido en gran parte del deseo de aumentar el acervo de la variabilidad genética para continuar la selección.

8.2.1 Ejemplo de un programa de mejoramiento genético: objetivos y métodos de programas de cruzamiento en árboles bajo ambientes cambiantes

Las especies forestales que son importantes para la producción de madera siguen siendo básicamente poblaciones silvestres. El mejoramiento genético de árboles es un fenómeno reciente comparado con el mejoramiento genético de cultivos agrícolas y animales domésticos. Los árboles tienen varias características que hacen sus programas de mejoramiento diferentes de los de especies agrícolas o animales. Los árboles son muy longevos y presentan desafíos al mejorador con respecto a la evaluación de los caracteres de interés. Por ejemplo, en Canadá, los mejoradores de árboles se interesan en el tamaño a los 40 años o más; en México es más probable que se consideren 20 años. Cualquiera de estos periodos es demasiado largo para un ciclo de evaluación, así que la tasa de crecimiento en una edad temprana generalmente se substituye por el tamaño final, suponiendo que hay una correlación elevada entre el crecimiento temprano y el tamaño a los 20 o 40 años de edad.

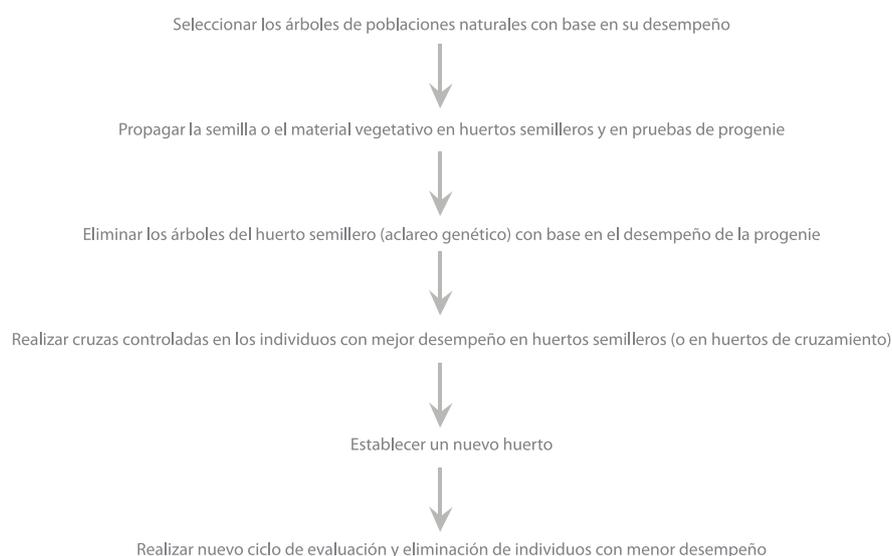
Los objetivos tradicionales del mejoramiento genético de árboles son maximizar la producción con una calidad aceptable de madera y la rectitud del tronco. Aunque los genetistas se han preocupado ampliamente por los caracteres adaptativos, debido a la evidencia de interacción genotipo por ambiente y el deseo de ampliar las zonas de establecimiento de las poblaciones mejoradas, los mejoradores comenzaron a prestar más atención a otras características de importancia adaptativa hace unos 15 años, como resultado de una mayor credibilidad en las predicciones del cambio climático. Ahora los mejoradores están más dispuestos a evaluar una amplia gama de caracteres adaptativos relacionados con el cambio climático esperado; por ejemplo, capacidad para soportar períodos de sequía, efectos de la concentración creciente del CO₂, y en Canadá, ciclos repetitivos de congelamiento y deshielo.

Hoy, la mayoría de los programas de mejoramiento de árboles tienen objetivos explícitos para mantener la diversidad genética. Debido a los largos intervalos generacionales, los mejoradores de árboles no pueden regresar a poblaciones silvestres o razas locales para obtener e incorporar rápidamente genes útiles como puede hacerse en los cultivos agrícolas. La pregunta de cuánta diversidad genética conservar y cómo hacerlo, sigue siendo un asunto de discusión. La mayoría de los mejoradores definen un número que pueda ser suficiente para mantener la varianza aditiva en rasgos cuantitativos con el propósito de asegurar una ganancia genética continua. Sin embargo, el mantenimiento de alelos raros que pueden ser importantes para la resistencia a plagas o enfermedades requiere grandes tamaños de población, mayores a lo que resulta práctico en un programa de mejoramiento genético.

El mejorador debe decidir en cuanto a la capacidad para llevar a cabo mejoras en una característica particular a través de la selección y el mantenimiento de la diversidad genética. Las poblaciones silvestres son la mejor forma de mantener la diversidad genética, particularmente para los alelos raros. Esto es especialmente importante para los árboles desde una perspectiva de conservación de la biodiversidad, porque muchas especies silvestres dependen del bosque para su supervivencia.

Métodos de mejoramiento genético en árboles

Básicamente en el mejoramiento genético de árboles se utilizan los mismos métodos que se han utilizado durante siglos para el mejoramiento genético de cultivos agrícolas, con algunas excepciones.



La evaluación de campo de los genotipos superiores se realiza en ensayos experimentales con repeticiones, diseñados para reducir lo más posible la variabilidad ambiental, y de esta manera incrementar la heredabilidad en los caracteres de interés. Los caracteres se miden a varias edades, dependiendo de los requisitos del programa, y los análisis de varianza se realizan para estimar los componentes de varianza y ayudar en la selección.

La heterosis proveniente de la cruce entre líneas endogámicas no se utiliza en el mejoramiento genético de árboles. Los árboles tienden a tener números elevados de recesivos letales y no toleran altos niveles de endogamia. Además, el número de años requerido para obtener individuos totalmente homocigóticos es prohibitivo.

Los enfoques clonales están siendo utilizados en la mejora genética de árboles. Los proyectos de embriogénesis se han desarrollado en varios programas con el objetivo de producir en forma masiva individuos de cruces entre progenitores de alto rendimiento. La embriogénesis, o el cultivo de tejidos con embriones, permite la transformación genética. Una sola célula embrionaria se puede transformar con un ADN externo que contenga un gene deseable. Después, usando procedimientos de cultivo de tejidos, se puede reproducir en masa. Los costos son altos y la aceptación pública es baja para este tipo de tecnología, así que es probable que nunca alcance un nivel de aplicación generalizado.

8.2.2 Estrategias de cruzamiento controlado con propósitos de conservación

Los programas de cruzamiento se pueden diseñar para abordar problemas particulares de conservación. En Canadá, los desafíos más grandes para las especies de árboles son los insectos y enfermedades introducidas. Por ejemplo, *Juglans cinerea*, una especie de árbol nativa del este de Estados Unidos y sureste de Canadá, está disminuyendo rápidamente como resultado de una enfermedad introducida. Mike Ostry en Wisconsin y Scott Schlarbaum en Tennessee han iniciado programas de cruzamiento para la especie, buscando árboles que no estén infectados por la enfermedad, pero que se encuentren rodeados por árboles infectados. Los árboles sanos han sido expuestos al patógeno y probablemente son resistentes a la enfermedad. La semilla y el material vegetativo se recolecta para su propagación y se realizan pruebas para comprobar que los árboles en verdad son resistentes a la enfermedad. Esto ha planteado dificultades debido a que no se conoce por completo la biología del patógeno y no siempre son confiables los intentos de inocular las plántulas para las pruebas de evaluación. El método de evaluación y selección usado por Schlarbaum involucra el establecimiento de plántulas debajo de árboles adultos altamente infestados. El programa de cruzamiento que ambos científicos están desarrollando es similar de manera general al descrito en párrafos anteriores.

Es importante recolectar material de tantos árboles potencialmente resistentes como sea posible para evitar una pérdida catastrófica de la diversidad genética. En muchos casos los dueños de plantaciones de *J. cinerea* están cosechando las plantaciones completas, en lugar de esperar que los árboles comiencen a morir. En estos casos cualquier resistencia genética en las poblaciones se pierde antes de que pueda ser descubierta.

El mejoramiento genético para adaptación a los climas cambiantes puede ser un objetivo, tanto de conservación

como económico. John Major y Alex Mosseler en el Servicio Forestal Canadiense (SFC) en New Brunswick trabajan con *Picea Rubens* y *P. mariana* para desarrollar tolerancia a los regímenes cambiantes de temperatura invernal en Canadá.

Picea rubens es nativa del sureste de Canadá y el noreste de Estados Unidos y se estima que ocupa aproximadamente la quinta parte de su área original. La especie es tolerante a la sombra y longeva, y llegó a ser una parte muy importante de los bosques típicos de la región. La disminución de la especie en Canadá se debe principalmente a las prácticas de cosecha que no fomentan la regeneración. En Estados Unidos, la disminución también se relaciona con los efectos de los contaminantes ambientales, para los cuales *P. rubens* tiene una baja tolerancia. La especie se considera importante por su madera de gran valor, pero hasta hace poco tiempo, el esfuerzo para mantener la especie como parte del ecosistema del bosque fue mínimo.

Un presunto efecto del cambio climático con serias implicaciones para las especies en Canadá es el aumento en los ciclos de congelamiento-descongelamiento durante los meses de invierno. *P. rubens* es particularmente susceptible a los efectos dañinos del descongelamiento en invierno seguido rápidamente por un clima muy frío. El trabajo realizado en el SFC aspira a desarrollar árboles con una mayor tolerancia a estos abruptos cambios de temperatura invernal.

Los programas de reproducción en cautiverio se han planeado principalmente para aumentar el número de individuos de una especie en peligro de extinción mientras que se previene el aumento de la endogamia. A veces, debido al reducido tamaño de población, los alelos deletéreos pueden llegar a ser comunes en las poblaciones en cautiverio. El desafío entonces es eliminar los alelos deletéreos mientras que se mantiene o aumenta el tamaño efectivo de la población. Mantener un pedigrí preciso es muy importante en esta situación, tanto para rastrear el origen de alelos deletéreos como para predecir qué individuos son heterocigóticos y evitar apareamientos entre los individuos estrechamente emparentados. El tamaño efectivo de la población se puede aumentar manteniendo un tamaño constante en la población. Este objetivo es más factible en unas especies que en otras, pero aun así debe intentarse.

8.3 Mantenimiento de diversidad genética suficiente

Pocos mejoradores o ecólogos dudan de la necesidad de mantener la diversidad genética en las poblaciones de cruzamiento de los programas de mejoramiento genético y en las poblaciones naturales. Sin embargo, las opiniones sobre lo que es suficiente varían extensamente. A menudo los mejoradores suponen que los alelos infrecuentes o raros no son importantes porque probablemente son deletéreos.

Los árboles tienen diferencias interesantes en comparación con la mayoría de las otras especies bajo mejora. Los cultivos agrícolas y los animales domesticados se encuentran contenidos. En cualquier parte del mundo, las especies cultivadas de uso general tienden a ser similares y muchas de ellas se originan de otras áreas geográficas. La domesticación ha ocurrido durante muchos cientos de generaciones, y, generalmente estas especies o sus variedades han perdido la capacidad para sobrevivir sin ser cultivadas. En los casos en que existen parientes silvestres en un hábitat próximo, o en el caso del maíz, en los campos de los agricultores, el mejoramiento genético ha modificado tanto a la planta cultivada que hay poca probabilidad de que los híbridos sobrevivan. En cambio, los árboles forestales se encuentran al inicio de las etapas de domesticación y se cruzan fácilmente con los individuos próximos de la misma especie. Esto puede tener implicaciones, tanto para las

poblaciones bajo selección artificial como para las poblaciones silvestres próximas.

Existen razones económicas para mantener la diversidad genética en las poblaciones de especies de árboles y los mejoradores pueden ser capaces de satisfacerlas, por lo menos a corto plazo, en sus programas de cruzamiento, sin utilizar poblaciones naturales. Sin embargo, las razones ecológicas para mantener la diversidad genética (por ejemplo, mantener el potencial evolutivo de largo plazo) raramente se pueden satisfacer dentro de un programa de cruzamiento.

Desde la perspectiva del mejorador, el polen proveniente de los rodales naturales circundantes contamina los árboles en un huerto semillero. Desde la perspectiva ecológica, el polen de una plantación genéticamente mejorada puede contaminar las poblaciones silvestres de los alrededores. Esto es de especial preocupación si los árboles en una plantación son transgénicos (genéticamente modificados a través de la introducción del ADN de una especie distinta).

A menudo los árboles genéticamente mejorados se plantan bajo condiciones naturales y esto puede contribuir a la fragmentación de los ecosistemas naturales. No se espera que los cultivos agrícolas imiten las comunidades vegetales naturales, pero los árboles forestales no están domesticados. Cada bosque, sin importar si es natural o plantado, comúnmente se espera que proporcione no únicamente productos forestales para propósitos económicos, sino también servicios ecológicos.

Los problemas de conservación genética en el mejoramiento de árboles se pueden dividir desde una perspectiva económica y ecológica, aunque la división es algo artificial porque es muy probable que los problemas ecológicos se conviertan en problemas económicos en el futuro.

Conservar los recursos genéticos de especies raras relacionadas con especies comerciales puede ser un objetivo, tanto ecológico como económico en algunas situaciones. Además del objetivo de conservar especies raras simplemente porque son parte de un ecosistema natural y están en riesgo, los genes de las especies raras pueden ser de valor en un futuro para las especies comerciales debido al cambio ambiental o a la introducción de nuevas plagas. Esta idea ha recibido mucha más atención en el mejoramiento genético de cultivos agrícolas que en el mejoramiento de árboles forestales. Los genes de las especies que pueden ser hibridizadas podrían llegar a ser particularmente importantes para responder al cambio climático.

Las poblaciones periféricas, especialmente en elevadas altitudes o latitudes, merecen especial atención desde la perspectiva, tanto de mejoramiento como ecológica. Las poblaciones periféricas se encuentran cerca del límite del área de distribución geográfica de una especie y a menudo se encuentran limitadas por la temperatura o la humedad. Las poblaciones pueden estar bajo estrés, así que pueden mantener niveles más altos de heterocigosidad que otras poblaciones de la misma especie o pueden contener alelos únicos. Desde una perspectiva de mejoramiento, estas poblaciones pueden estar adaptadas a condiciones climáticas más difíciles que las encontradas en la parte central del área de distribución de la especie, y estas adaptaciones pueden ser importantes en un programa comercial de mejoramiento genético o pueden llegar a ser importantes si el clima continúa cambiando según lo predicho.

Sin embargo, las poblaciones a la retaguardia de la dirección del cambio climático, ubicadas más al sur y a una menor elevación, pueden ser de mayor preocupación para la conservación genética, debido a la amenaza de extirpación. Las poblaciones a la vanguardia en la dirección del cambio climático pueden recibir flujo genético de las poblaciones en sitios más cálidos, permitiéndoles adaptarse mejor a las condiciones cambiantes. Si el límite de la retaguardia está en la punta de una montaña, la población no tiene ningún lugar a donde ir y sin intervención es probable que sea erradicada.

En New Brunswick, una de las especies con las que trabajamos (aunque no en un programa de mejoramiento), es el *Quercus macrocarpa*, que se presenta en pequeñas poblaciones en el extremo noreste del área de distribución geográfica de la especie. Si el clima de New Brunswick llega a ser más caliente como resultado del efecto de invernadero, *Q. macrocarpa* es una de las especies que se adaptaría bien al nuevo clima. En lugar de depender de la migración de las poblaciones del sur, las poblaciones en New Brunswick ya están adaptadas al fotoperiodo de esa latitud y pueden estar preparadas para llenar los huecos dejados por otras especies que se volverán menos comunes, conforme el clima se vuelva más cálido. No existe ningún programa de mejoramiento para *Q. macrocarpa* y no es probable que llegue a haberlo, pero en general, las poblaciones en la franja norte del área de distribución geográfica de una especie o en la máxima elevación en un transecto de elevación deberían ser de interés para los mejoradores y los biólogos de la conservación, para la restauración del ecosistema, conforme ocurran climas más calientes y secos. Estas poblaciones proporcionarán el material para la migración asistida a los sitios que se espera tengan condiciones ambientales similares dentro de 50 años o más.

Cuando dos características son influenciadas por el mismo grupo de loci, o algunos genes de los mismos loci, y una de ellas está bajo selección, se presenta una respuesta correlacionada a la selección. Esto implica algunas compensaciones, por ejemplo entre la tasa de crecimiento y otros caracteres de valor adaptativo. La respuesta correlacionada a la selección también puede ocurrir cuando los genes implicados en dos caracteres diferentes están fuertemente ligados; es decir, loci que están cerca físicamente en un cromosoma y, por lo tanto, tienen una alta probabilidad de ser heredados juntos. Estas correlaciones son menos estables a lo largo del tiempo.

Las respuestas correlacionadas a la selección, particularmente entre los caracteres que tienen efectos opuestos, desde la perspectiva de su valor económico, han sido el tema de muchas investigaciones. Un ejemplo citado por Rehfeldt es la compensación que se puede observar entre el potencial de crecimiento en altura y la resistencia al frío. En áreas con periodos de crecimiento corto, la selección de árboles jóvenes en un ambiente de prueba, basada solamente en altura, puede dar lugar a pérdida de adaptación, porque los árboles que crecen más rápido tienen a menudo un periodo de crecimiento más largo, por lo que pueden ser más susceptibles al daño de las heladas.

Un artículo escrito por Craig Loehle y Gene Namkoong plantea varias interrogantes en relación con el cambio de las condiciones ambientales. Ellos plantean que la mayoría de las ganancias hechas con la fitogenética se lograron cambiando el patrón de asignación de energía, no aumentando la biomasa total. En un trabajo anterior, Loehle mencionó una correlación negativa entre la longevidad y la tasa de crecimiento. La cantidad de energía asignada a los mecanismos defensivos se relaciona positivamente con la longevidad y, a nivel de la especie, hay una correlación positiva entre la edad en que se alcanza la madurez y la longevidad.

Si lo mismo resulta cierto para los individuos dentro de las poblaciones, la selección por tasa de crecimiento en altura y el volumen de producción de madera puede resultar en una selección intencionada que cause una menor asignación de energía para las defensas químicas y estructurales, acortando la vida y causando una mayor susceptibilidad a las plagas y enfermedades.

Los organismos genéticamente modificados (transgénicos) son un tema cada vez más polémico, con varias incidencias de ataque que han ocurrido en instalaciones de investigación genética en Estados Unidos y Canadá. A pesar de la naturaleza poco constructiva de estas acciones, señalan problemas reales que pueden ser de interés para la conservación genética. La producción de individuos genéticamente modificados se hace siempre con material clonal, así que dentro de cualquier especie o variedad, la base genética de los organismos genéticamente modificados es muy pequeña. Éste es más un problema económico que ecológico, porque la estrecha base genética puede aumentar la susceptibilidad a los factores ambientales estresantes. Otra preocupación se relaciona con la posibilidad de que los genes “escapen” hacia las poblaciones silvestres.

Existen proyectos en proceso para desarrollar esterilidad masculina y/o femenina antes de establecer árboles genéticamente modificados en Canadá. Sin embargo, no se puede fiar de los genes de esterilidad durante toda la vida reproductiva de un árbol. Hay incontables meristemas en los cuales puede ocurrir una “retro-mutación”, restaurando la fertilidad. Cuando se considera, en términos de posibilidades, una retro-mutación durante la vida de una plantación de quizás 30 años y en millares de árboles, se tiene una alta probabilidad de producción de polen o de semilla seguida por el “escape” fuera de la plantación.

A diferencia de muchos de los caracteres que se han mejorado en los cultivos agrícolas para aumentar la producción, de manera que sean útiles para los humanos, los caracteres que están bajo prueba o que están listos para la producción operativa de plantas transgénicas, tienden a conferir una aptitud mayor en ciertas situaciones. Por ejemplo, un gene introducido para resistencia a los insectos, podría extenderse relativamente rápido a través de poblaciones naturales. Los efectos a largo plazo son desconocidos.

8.4 Efectos de la domesticación

La domesticación generalmente actúa para reducir la diversidad genética dentro de las variedades o líneas, y a menudo para incrementar la variabilidad entre ellas. La variabilidad total generalmente se pierde porque algunas características se consideran importantes y ellas son el centro de atención de la mayoría de los programas de mejoramiento. La reciente concentración de material vegetal y de variedades en las manos de algunas grandes corporaciones apresura el proceso de la pérdida de diversidad genética porque la semilla disponible y el mercado de exportación dictan un producto uniforme. El maíz, las habas y los chiles en México ilustran esto. Se pierden razas locales para los tres grupos, pero más rápidamente para el maíz. Tradicionalmente, las comunidades en México han apoyado la conservación de muchas variedades de maíz. Un agricultor siembra tres o cuatro razas locales cada año, produciendo maíz que es bueno para diferentes propósitos y guarda la semilla de la cosecha para la siembra del próximo año. Los agricultores producen el alimento para sí mismos y apoyan sus otras necesidades produciendo maíz adicional para la venta en el mercado. Ahora el maíz importado es más barato que el cultivado localmente y mucha gente lo compra porque, aunque es inferior para muchas de sus necesidades, no

pueden permitirse pagar un precio más elevado. Los agricultores son alentados a producir maíz comercial para exportación, utilizando semilla de alguna de las grandes compañías de semillas.

Esto erosiona la diversidad genética local rápidamente. Procesos similares están ocurriendo con otras especies. Para contrarrestar estos efectos, un número cada vez mayor de científicos reconoce el valor de las razas locales y están trabajando con las comunidades para conservar y utilizar la variabilidad genética de estas razas.

La domesticación modifica las frecuencias génicas y elimina algunos alelos que codifican para los caracteres indeseables desde la perspectiva del mejorador. Los impactos en la diversidad genética dependen mucho de cómo se realiza la domesticación. Hasta el último siglo, los cultivos agrícolas fueron mejorados y seleccionados independientemente en muchas localidades diferentes, sobre todo en los campos de los agricultores. Ciertos caracteres fueron generalmente deseados por todos: aumento en la producción, menor rompimiento de los granos, sabor, y valor nutritivo. Pero se mantuvo una gran variabilidad entre variedades en diferentes regiones e incluso dentro de variedades de muchas especies. Durante el último siglo, mucha de esta variabilidad se ha perdido en muchas especies domesticadas. Éste no es el resultado de la domesticación por sí misma, sino de usar una sola variedad o variedades en grandes regiones.

8.4.1 Especies forestales

Los árboles forestales están en las etapas tempranas de domesticación, pero se han realizado estudios durante los últimos 15 años, principalmente por Yousry El Kassaby en British Columbia, en Canadá occidental, para examinar sus efectos. Él precisó que hay varios cuellos de botella en el proceso de mejora del árbol, comenzando con la selección de las poblaciones silvestres, donde el número de individuos se reduce desde millones hasta unos cientos de árboles. Otro cuello de botella es el establecimiento de un huerto semillero de producción, que normalmente está conformado por decenas de individuos. Cada ronda subsecuente de selección puede considerarse como otro cuello de botella. La pregunta planteada por El Kassaby es: ¿Cuánta diversidad genética se pierde como resultado de estos “cuellos de botella” planeados?

Existen razones importantes para mantener una mayor diversidad genética en los programas de mejora de árboles forestales que en los esfuerzos típicos de mejoramiento de cultivos agrícolas, porque los árboles son más longevos y deben sobrevivir en ambientes más variables que los cultivos agrícolas tradicionales.

Para varias especies examinadas, como *Picea abies*, *P. glauca*, *P. engelmannii*, *P. sitchensis*, *Thuja plicata* y *Pseudotsuga menziesii*, la selección en poblaciones naturales demostró mantener o incluso incrementar la diversidad genética. Se evaluó un huerto de cruzamiento en cada especie, a excepción de *P. menziesii* en donde se utilizaron 12 huertos. El número de poblaciones naturales varió desde tres hasta 49. Sólo *P. menziesii* tuvo un tamaño de muestra mayor a diez rodales naturales. En la mayoría de los casos, el porcentaje de loci polimórficos, el número de alelos por locus y la heterocigosidad media fueron mayores en el huerto semillero que en las poblaciones naturales. *T. plicata* mostró una diferencia muy pequeña entre los huertos de cruzamiento y las poblaciones naturales debido a los niveles naturalmente bajos de diversidad genética en la especie. Las diferencias de diversidad genética entre las poblaciones naturales y los huertos se pueden explicar, en parte, por el hecho de que los huertos están compuestos por árboles seleccionados de varias áreas geográficas. Se esperaba que la diversidad genética fuera mayor a la encontrada en una o en pocas poblaciones.

Un huerto de producción consiste en un subconjunto de los individuos en una población de cruzamiento. Un estudio con *P. menziesii* no mostró ninguna diferencia significativa entre el huerto de producción y de cruzamiento en el número de alelos, o la heterocigosidad. Sin embargo, se encontraron diferencias entre los huertos de primera y segunda generación, con una reducción en los loci polimórficos de 63 a 56%, en el número de alelos de 2.28 a 2.25%, y en la heterocigosidad esperada de 0.172 a 0.163%.

Diferentes sistemas de cruzamiento en cualquier programa de mejoramiento influenciarán la diversidad genética. Un estudio realizado con *Pinus taeda* en la zona meridional de Estados Unidos reportó pequeñas pérdidas en la diversidad genética relacionada con poblaciones naturales para dos sistemas de cruzamiento utilizados en el mejoramiento de árboles forestales. El sistema de cruzamiento de poblaciones múltiples está diseñado para balancear la ganancia a corto plazo con los objetivos de conservación genética, mientras que el sistema jerárquico abierto tiene un enfoque mayor en la ganancia a corto plazo.

Es raro que los árboles sean mejorados para alcanzar el grado de uniformidad observado en los cultivos agrícolas por varias razones. Los cultivos agrícolas son el resultado de muchas generaciones de selección, mientras que los árboles tienen una mayor longevidad y el retorno generacional es lento. Los árboles continuarán habitando de alguna manera ambientes heterogéneos en tiempo y espacio, y se reconoce cada vez más el valor de la diversidad en estas situaciones.

Cuadro 8.1. Comparación de medidas de diversidad entre las poblaciones naturales y dos tipos de poblaciones de cruzamiento en *Pinus taeda*.

Población	% de loci polimórfico	Número de alelos/locus	Heterocigosidad media esperada
Natural	100	2.63	0.213
Sistema de cruzamiento de poblaciones múltiples	90	2.50	0.180
Sistema de cruzamiento jerárquico abierto	85	2.40	0.181

8.4.2 Animales de zoológico

Las estrategias de conservación para lograr poblaciones viables, a menudo incluyen componentes tanto *in situ* como *ex situ*. Para los vertebrados en peligro, significa intentar proteger y quizás manejar las poblaciones naturales, así como programas de reproducción en cautiverio, generalmente en parques zoológicos. Para muchas especies esto es un espectro, conforme siguen incrementado áreas que no son "áreas silvestres", con todos los hábitats influenciados en mayor o menor medida por los seres humanos. Para muchos animales salvajes de gran tamaño, su hábitat se ha convertido en santuarios, a veces cercados en su totalidad; por ejemplo, los rinocerontes en Kenia. El manejo genético intensivo es necesario en ambos tipos de poblaciones para aumentar su probabilidad de viabilidad. El efecto de la domesticación en estas poblaciones se convierte en un problema solamente si hay una expectativa realista de disponer de un hábitat verdaderamente silvestre. Otras especies, sin embargo, tienen una mejor posibilidad de ser reintroducidas en el hábitat silvestre. El lobo mexicano probablemente no existe como poblaciones viables en su hábitat silvestre en México, pero sí existe en hábitats

silvestres en la zona meridional de Estados Unidos, debido a los acertados programas de reproducción en cautiverio y liberación.

La domesticación de animales en los programas de reproducción en cautiverio puede disminuir sus oportunidades de supervivencia en un hábitat silvestre. El manejo de las poblaciones en los zoológicos para evitar la domesticación resulta muy difícil porque los rasgos que confieren una mayor aptitud en los hábitats silvestres a menudo no son los más importantes en un zoológico. Los animales que no son tímidos en presencia de los seres humanos son deseables en un parque zoológico, pero muy probablemente serían eliminados en un hábitat silvestre. Los animales que se encuentran más cómodos en el espacio confinado que proporciona el zoológico y que demuestran la menor ferocidad son deseables para los zoológicos pero estos rasgos pueden ser no-adaptativos en un hábitat silvestre.

Puede ser difícil saber qué caracteres seleccionar en un programa de reproducción en cautiverio, pero probablemente es más fácil reconocer qué rasgos deben evitarse. En el siguiente estudio de caso, una población cautiva de lobos tenía un alelo para la ceguera, pero esto fue difícil de detectar porque incluso los homocigotos que exhibieron ceguera completa se comportaron como lobos normales en el espacio confinado.

8.5 Monitoreo de impactos de la silvicultura en la diversidad genética

En años recientes ha habido una fuerte atención en el desarrollo y aplicación de “Criterios e indicadores de manejo forestal sostenible” a niveles local, nacional e internacional. Se han alcanzado acuerdos internacionales que incluyen requisitos de reporte de manera regular. México es uno de los países que reportan los criterios e indicadores de manejo sostenible de bosques dentro del “Proceso de Montreal”. Los criterios son las categorías en las que las prácticas de manejo pueden influenciar la viabilidad ecológica, social o económica. Los indicadores están diseñados para ser prácticos, fácilmente comprensibles, y medidas del éxito en el cumplimiento de los criterios.

Algunos indicadores han sido relativamente fáciles de identificar, de medir y de supervisar a lo largo del tiempo, pero la diversidad genética es una de las más difíciles. La diversidad genética como un aspecto ecológicamente importante de los ecosistemas sanos se debe supervisar de cierta manera, no sólo para las especies bajo manejo, sino, quizás de manera más importante, para las especies asociadas que no están bajo un manejo intencional, pero que son influenciadas por las actividades del manejo. El monitoreo directo de la diversidad genética de las especies asociadas, usando marcadores, es una tarea imposible.

Una alternativa es considerar los procesos que alteran la diversidad genética para un subconjunto de especies que se espera sean afectadas por las actividades de manejo forestal. Los procesos son mutación, migración, selección y deriva genética. La mutación y la deriva genética son influenciadas por el tamaño de la población. Las poblaciones grandes permiten la acumulación de mutaciones y evitan la deriva genética. Las poblaciones pequeñas están sujetas a deriva genética y la heterocigosidad perdida no se recupera con las mutaciones.

La creación de pequeñas poblaciones por las actividades de manejo es una causa de preocupación si las poblaciones están aisladas; así, el tamaño de la población y el grado de aislamiento de las especies con más probabilidades de ser influenciadas por las actividades de manejo son indicadores que pueden ser supervisados a

lo largo del tiempo.

Si los árboles se plantan en el área bajo consideración, el flujo genético debe tomarse en cuenta si las poblaciones nativas están adyacentes a las plantaciones. Debe registrarse la aplicación de lineamientos de transferencia de semilla basados en pruebas de procedencia o en información ecológica. Estos lineamientos se aplican para evitar la plantación de árboles mal adaptados.

La selección actúa en poblaciones naturales para aumentar la adaptación a las condiciones ambientales locales. Las prácticas de manejo forestal pueden cambiar la presión de selección para las especies que no se encuentran bajo manejo directo. El cambio resultante en las frecuencias génicas de las poblaciones naturales bajo selección no intencional puede ser indeseable en condiciones más naturales. Por ejemplo, convertir grandes áreas de bosques de un tipo tolerante a la sombra a otro intolerante a ésta, con disturbios frecuentes, dará lugar a que las especies adaptadas a tolerar la sombra ahora se encuentren bajo selección para la tolerancia directa al sol, y con el tiempo se pueden volver menos aptas para las condiciones de sombra si logran sobrevivir los disturbios.

El éxito reproductivo es vital para la viabilidad de la población a largo plazo y el grado de balance entre progenitores potenciales puede ser un factor importante para mantener la diversidad genética. Se debe monitorear un grupo selecto de especies leñosas a lo largo del tiempo para registrar rasgos reproductivos, como abundancia y frecuencia en la producción de semilla, porcentaje de semilla llena y éxito de germinación.

8.6 Estudio de caso: ceguera hereditaria en una población de lobos en cautiverio

El desafío de manejar pequeñas poblaciones reproductivas en zoológicos se ha convertido en más que un ejercicio teórico debido al número cada vez mayor de especies animales silvestres que dependen de los programas de reproducción en cautiverio para su supervivencia. Hay numerosos ejemplos de enfermedades u otros problemas en las poblaciones en cautiverio que se supone o se ha probado que son hereditarias. El problema es cómo manejar estas poblaciones de tal manera que se reduzca la frecuencia de alelos deletéreos sin perder diversidad genética en las poblaciones cautivas.

En Escandinavia se llevó a cabo un programa de reproducción en cautiverio por alrededor de 50 años, con el propósito de conservar las características genéticas del lobo de Fennoscandia (Laikre *et al.*, 1993). La población cautiva descende de cuatro individuos: dos de Finlandia y dos de Suiza. Adicionalmente, en 1980 se agregaron dos lobos rusos para incrementar el acervo genético. En 1993 el tamaño de la población era de 55 lobos.

Se han guardado registros de cruzamientos desde el principio y los análisis indican una elevada endogamia que ha producido una depresión endogámica, incluyendo ceguera en algunos individuos. A lo largo de siete generaciones, desde 1967, se han registrado 24 lobos ciegos, y el origen se rastreó hasta los individuos finlandeses fundadores. La ceguera es difícil de detectar porque en los espacios confinados, los lobos aprenden a moverse sin la vista y se comportan como lobos normales.

El análisis del pedigrí indica que el gen responsable de la ceguera es autosómico recesivo. La evidencia de esto incluye el hecho de que solamente los lobos endogámicos para los genes finlandeses están ciegos. Ningunos de los animales con los genes finlandeses en forma heterocigótica están ciegos. Sin embargo, el porcentaje de ceguera es menor al esperado y esto se puede deber a una penetración incompleta (proporción de individuos que teniendo un genotipo recesivo homocigótico expresan la característica), a la participación de más de un locus o a que no se detectaron todos los animales ciegos.

Se aplicó un análisis de probabilidad a la hipótesis de la penetración, y el escenario más probable para explicar las observaciones fue que se trataba de un solo locus, autosómico, alelo recesivo, con penetración de 0.6; sin embargo, no hay evidencia fuerte de una penetración reducida si los cuidadores del zoológico fallaron en identificar todos los lobos ciegos.

La frecuencia del alelo para la ceguera se estimó en 0.15 para la población cautiva. Reducir la frecuencia del alelo implicó estimar la probabilidad de que cada lobo fuera portador de 1 o 2 alelos de la característica. Si quitaran todos los individuos con una probabilidad de ser portador mayor de 0.3, se retendría el 90% de los genes restantes del fundador; si se quitaran todos los portadores con una probabilidad igual o mayor de 0.2, se conservaría el 87% de los alelos restantes del fundador. Sin embargo, reducir la probabilidad del portador debajo de 0.2 sería imposible en esta etapa. Si se eliminan todos los animales con una probabilidad de ser portador igual o mayor de 0.1, sólo permanecerían dos hembras. Los autores concluyeron que la frecuencia del alelo de la ceguera podría reducirse de manera significativa sin perder muchos de los alelos restantes del fundador.



Comunidad de *Fagus grandiflora subsp mexicana* y *Picea martinezii* en Nuevo León.

Esta es una comunidad vegetal considerada estratégica para la conservación *in situ* de los recursos genéticos de varias especies arbóreas endémicas de México y en peligro de extinción. En el caso de *F. grandifolia subsp mexicana* se conoce la existencia de nueve poblaciones naturales aisladas en la Sierra Madre Oriental, en los estados de Tamaulipas, Nuevo León, Hidalgo y Veracruz, y en el caso de *P. martinezii* sólo existen seis rodales en localidades aisladas en Nuevo León. En este sitio, conocido como Agua Fría, a una altitud de 1,830 msnm, que se localiza en el municipio de Aramberri, existe un microambiente particular que permite la coexistencia de las dos especies arbóreas. En el sotobosque de esta comunidad crece *Taxus globosa*, otra conífera leñosa de gran importancia para la producción de taxol, una substancia medicinal con propiedades terapéuticas en el tratamiento de varios tipos de cáncer; la especie de *Taxus* también está incluida en la NOM-059-SEMARNAT 2010, en la categoría de "protección especial". En este caso la conservación *in situ* de esta comunidad debe complementarse con la conservación *ex situ* para garantizar la permanencia de los recursos genéticos de las especies representadas en ella, en caso de una catástrofe producto de los incendios forestales que son comunes en esta región o de otros factores naturales y antropocéntricos que amenazan a estos ecosistemas.

(Foto proporcionada por Carlos Ramírez Herrera).

Capítulo 9. Desarrollando estrategias para la conservación de los recursos genéticos

Yo soy yo y mi circunstancia, y si no la salvo a ella, no me salvo yo.

José Ortega y Gasset (1914)

La cantidad de trabajo frente a nosotros es inmensa si queremos prevenir la pérdida de recursos genéticos. En 1993, según Christopher Potter y Joel Cohen, ocurrieron 17 extinciones documentadas de especies vegetales en México como resultado de la deforestación. Otras 470 especies de plantas fueron enlistadas como en peligro de extinción en aquel momento. En 1989 la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (IUCN por sus siglas en inglés) enumeró 19,077 especies de plantas, 1,318 especies de invertebrados, 1,029 especies de aves, y 441 especies de mamíferos en peligro de extinción, raras o amenazadas a nivel mundial.

9.1 Conservación basada en áreas

La conservación basada en áreas es la única opción para la mayor parte de la biodiversidad del mundo. Simplemente no hay tiempo suficiente, gente o recursos para tratar una por una cada especie en riesgo o amenazada por el cambio climático u otros factores de estrés. La conservación basada en áreas se refiere a proteger la biodiversidad identificando áreas con alto valor de conservación y alta representatividad ecológica. La representatividad es una medida del grado en el que un ecosistema dentro de un área natural protegida representa la gama de ecosistemas de una ecorregión u otras áreas de terreno ecológicamente definidas. El valor de la conservación basada en áreas descansa en el supuesto de que protegiendo áreas representativas que sean lo suficientemente grandes para mantener especies que requieren mayor espacio, también se protegerán muchas de las especies nativas de la región. El concepto de representatividad es importante desde la perspectiva de permitir que la selección natural y la adaptación ocurran bajo condiciones naturales.

Es importante que se apliquen los principios genéticos durante el establecimiento, manejo y monitoreo de las áreas de conservación que están diseñadas para proveer un hábitat sin perturbaciones para un amplio espectro de especies.

9.2 Áreas protegidas y otros métodos de conservación *in situ*

La conservación *in situ* no es sinónimo de “áreas protegidas”. Simplemente significa que la conservación se realiza en el sitio original. La diversidad genética debe ser conservada y utilizada al mismo tiempo. En este contexto, conservación significa “uso sabio”. La conservación genética *in situ* puede practicarse en sistemas manejados, en reservas especiales de conservación genética, y en áreas protegidas que son diseñadas para la protección general de la biodiversidad.

Ejemplos de conservación genética en sistemas manejados:

1. Conservación de razas locales, a través de su uso y manejo en comunidades agrícolas.
2. Manejo de los recursos genéticos de las especies de árboles forestales con prácticas apropiadas de cosecha y de regeneración natural, asegurando que no haya pérdida de diversidad genética.
3. Desarrollo y adopción de lineamientos para la cosecha sostenible de cultivos silvestres, por ejemplo, el objetivo de reservas extractivas en Brasil.

El manejo sostenible significa usar los recursos hoy, de manera tal que la disponibilidad y valor de éstos no sean comprometidos para las futuras generaciones. El manejo activo diseñado para conservar los recursos genéticos en cualquier sistema de manejo, es un aspecto importante del uso sostenible. La conservación como componente del manejo de recursos es necesaria porque ni las áreas protegidas, ni las colecciones *ex situ* por sí solas, o en combinación, serán suficientes.

Pasos en el manejo sostenible de recursos genéticos:

1. Identifique y clasifique los recursos genéticos en el sistema:
 - a) Especies con interés comercial (ejemplo: árboles importantes para producción de madera).
 - b) Especies que son de interés secundario (ejemplo: especies con productos forestales no maderables valiosos).
 - c) Especies en riesgo.
 - d) Especies clave, críticas para la función del ecosistema (ejemplo: polinizadoras de espectro amplio).
2. Para las especies prioritarias, realice un inventario o inicie los estudios para determinar:
 - a) Distribución de las especies.
 - b) Frecuencia de las especies.
 - c) Distribución de edad de las especies.
3. Para las especies prioritarias, recolecte información ecológica y de historia de vida importante:
 - a) Éxito regenerativo y reproductivo.
 - b) Historia de disturbios.
 - c) Historia de manejo.
 - d) Sistemas de cruzamiento.
 - e) Especies asociadas.
4. Evalúe los impactos potenciales de amenazas externas para las especies de interés y específicamente para los recursos genéticos de las especies.
 - a) Efectos de la fragmentación o la pérdida de hábitat.
 - b) Cambio climático.
 - c) Especies invasoras.
 - d) Fuego.

5. Desarrolle prescripciones de manejo para asegurar:

- a) La regeneración de las especies cosechadas.
- b) Que la cosecha sea sostenible; es decir, la producción es equivalente a la extracción.
- c) Que se deje una gama de fenotipos para reproducirse
- d) Un tamaño y densidad poblacional de reproducción suficiente para evitar la endogamia
- f) Que se incluyan estrategias para responder a las amenazas externas

9.2.1 Reservas de conservación genética

Las reservas de conservación genética pueden ser una parte importante de la estrategia de conservación para cualquiera de las clases de especies prioritarias. El número y distribución apropiados de reservas dependen de la cantidad y distribución de la variabilidad genética dentro de las especies. Esto se desconoce para la mayoría de las especies, así que generalmente se hacen supuestos con respecto a seguir los gradientes ambientales. Es decir, en la ausencia de información con respecto a la diversidad genética de las especies de interés, las reservas se deben establecer para representar la gama de condiciones ambientales dentro del área de distribución geográfica de las especies. Una clasificación ecológica de la tierra se superpone en un mapa del área de distribución geográfica de las especies y se identifican las poblaciones en cada unidad ecológica para representar el rango de condiciones ambientales. Se supone que la variabilidad genética sigue la variabilidad ambiental.

Si hay información disponible de la diversidad genética basada en aloenzimas u otros marcadores para las especies de interés, debe considerarse solamente como una guía parcial en el establecimiento de reservas. Las estimaciones del flujo genético basadas en marcadores moleculares o bioquímicos son útiles en la determinación de la probabilidad de la diferenciación entre las poblaciones, pero puede ocurrir selección para los caracteres adaptativos a pesar del flujo genético. La mejor información genética sería una combinación de datos de diversidad basados en marcadores y estimaciones de la variación cuantitativa de otras características, particularmente para aquellas de valor adaptativo. El conocimiento de la variación cuantitativa de los caracteres adaptativos proviene de estudios de jardín común. Los estudios de jardín común con un amplio muestreo geográfico no se han realizado para muchas especies.

El número de reservas por ecounidad, o unidad genecológica si la información genética está disponible, depende de la historia de vida y de la autoecología de la especie y de la probabilidad de acontecimientos catastróficos tales como incendios o brotes de parásitos. Siempre es más seguro incluir más de una reserva por unidad, pero se vuelve esencial en áreas con alta frecuencia de incendios. Para las especies que son exogámicas, con dispersión a larga distancia (polen o semillas para las plantas, individuos para las especies animales) en ecounidades que tiene probabilidad relativamente baja de daños catastróficos, una reserva que incluya a varios miles de individuos adultos puede ser suficiente. Para las especies endogámicas con tamaño pequeño de población y poca migración, es apropiado utilizar una serie de pequeñas reservas que capturan a varias de las poblaciones. Es importante considerar el número de individuos reproductivos al determinar el tamaño de la reserva, más que el tamaño físico del área. El área requerida varía mucho, dependiendo de la densidad demográfica de la especie.

9.2.2 Manejo del flujo genético en las reservas de conservación genética

El flujo genético de plantaciones adyacentes puede ser de preocupación para las especies que han sido mejoradas genéticamente o con parientes de especies domesticadas. Las especies de árboles forestales a menudo tienen dispersión de polen a largas distancias, y los genes de árboles genéticamente mejorados de la misma especie pueden influenciar las frecuencias génicas en las reservas. Estudios que han examinado la contaminación del polen en huertos semilleros indican que el flujo genético de las poblaciones próximas no mejoradas puede tener un impacto significativo, así que es probable que las reservas de conservación genética sean afectadas de manera similar. Tom Adams, un genetista forestal de Oregon, en Estados Unidos, recomienda que las reservas genéticas para las especies de árboles sean grandes, lejanas de las plantaciones de la misma especie y que se encuentren aisladas. El aislamiento puede lograrse estableciendo áreas de protección con una especie diferente plantada para reducir los impactos potenciales del flujo genético. Alternativamente, para las pequeñas reservas in situ que pueden ser amenazadas por el cambio climático, fomentar el flujo genético de plantaciones adyacentes puede aumentar la diversidad genética y así incrementar el potencial de adaptación.

La hibridación interespecífica puede plantear un riesgo serio para las especies raras. Las oportunidades de hibridación aumentan conforme el cambio climático y la fragmentación del hábitat afectan la distribución de especies. La hibridación ocurre entre las especies bajo condiciones naturales, pero generalmente con baja frecuencia y en el límite del área de distribución geográfica de las especies. Cuando una especie común se cruza por hibridación con una rara, puede afectar negativamente la capacidad de los híbridos para reproducirse, competir, o disuadir patógenos o depredadores. Si los híbridos son fértiles, se puede acelerar la pérdida de las especies raras por la asimilación del híbrido en las especies más comunes. Como consecuencia, la especie rara puede llegar a extinguirse. La hibridación a menudo se observa en plantas que se encuentran en hábitats afectados.

A veces, sin embargo, la hibridación planeada puede ser la única manera de conservar los genes de una especie rara; por ejemplo, los genes del castaño, un árbol en Estados Unidos no sobrevivirían sin hibridación con una especie asiática que es resistente a la enfermedad introducida, la plaga de castaña.

9.2.3 Áreas protegidas

Existen muchos tipos de áreas protegidas y diversos propósitos para establecerlas. Algunas áreas protegidas se mantienen en condiciones relativamente prístinas; otras son ocupadas por personas que realizan varios niveles de manejo o extracción de recursos. Dependiendo del manejo y el propósito para su establecimiento, algunas áreas protegidas son reservas valiosas para la conservación genética de una gran variedad de especies. Sin embargo, muchas áreas protegidas existentes no son particularmente útiles como áreas de conservación genética, porque a menudo fueron establecidas por su belleza escénica en vez de su representatividad u otras metas ecológicas. Muchas áreas protegidas son demasiado pequeñas como para cubrir los objetivos de tamaño poblacional para mantener la diversidad genética.

El grado en el que un área protegida contribuye a la conservación genética depende de la representatividad de los ecosistemas dentro del área, el tamaño del área, las actividades alrededor de sus límites y de la integridad ecológica del área protegida.

El énfasis en los años setenta y ochenta acerca de condiciones prístinas y la ausencia de actividades humanas en áreas protegidas ha llevado al reconocimiento de que las áreas protegidas deben servir a las necesidades de la población local o no persistirán. En áreas con altas presiones poblacionales, las actividades de conservación deben ser compatibles con las necesidades de la población local. Algunos pasos que mejoran el potencial para que la población local pueda ganarse la vida dentro de las áreas protegidas, sin comprometer la conservación de la biodiversidad, son:

1. Crear un ambiente que apoye la experimentación y el aprendizaje sobre los ecosistemas y los organismos.
2. Ayudar a las comunidades a desarrollar organizaciones locales para el manejo de los recursos.
3. Proporcionar información y promover el diálogo para mejorar el nivel de comprensión y de desarrollo de las prioridades para el manejo.
4. Mejorar la seguridad de la tenencia en las comunidades que dependen de los recursos naturales
5. Desarrollar sistemas agrosilvícolas productivos y sostenibles.

Al desarrollar nuevas áreas protegidas, su papel en la conservación de recursos genéticos puede mejorarse siguiendo los siguientes pasos:

1. Dar una alta prioridad a la conservación de recursos genéticos en la planeación de nuevas áreas protegidas. Generalmente no se ha considerado la conservación de recursos genéticos en el establecimiento de áreas protegidas.
2. Mejorar las relaciones y la coordinación entre las agencias gubernamentales responsables de los recursos genéticos y de las áreas protegidas. A menudo varias agencias son las responsables de los recursos genéticos; por ejemplo, una agencia de manejo forestal puede ser la responsable de los recursos genéticos del bosque, pero una agencia diferente es la responsable de conservar las especies en riesgo. Otra agencia más puede ser la responsable de los parques y las áreas protegidas. En algunas jurisdicciones, puede existir competencia o suspicacia con respecto a los motivos entre las agencias; por ejemplo, las agencias responsables de la protección ambiental pueden cuestionar los motivos de la agencia responsable del manejo forestal con respecto a la conservación de recursos genéticos.
3. Realizar inventarios de las especies prioritarias para la conservación genética. Esto puede consumir mucho tiempo, pero es importante si se va a incluir la conservación de recursos genéticos en la planeación de las áreas protegidas. Incluso si la agencia responsable de establecer áreas protegidas está interesada en incluir los recursos genéticos como un criterio para la selección del área, los datos deben estar disponibles para convertir la intención en una realidad.
4. Establecer una protección eficaz para los recursos genéticos en áreas protegidas asegurando que las actividades permitidas sean compatibles con la conservación de recursos genéticos. Esto debe ser realizado al establecer el área protegida mediante un proceso educativo y de negociación, incluyendo en la discusión a las personas que ocuparán el área protegida. Es muy difícil cambiar actividades administrativas después de los hechos, mediante la imposición de nuevas regulaciones.

5. Realizar un manejo activo para la conservación de los recursos genéticos; por ejemplo, manejo de fuego y regeneración asistida en caso de necesidad. Esto se debe incorporar al proceso de planeación del área protegida desde el principio, de modo que la gama de prácticas de gestión aceptables incluya al manejo activo para los propósitos específicos.
6. Restaurar las áreas degradadas en el perímetro protegido y en el área de amortiguamiento. A menudo áreas sustanciales dentro de las protegidas están en una condición degradada como resultado de actividades anteriores. La restauración de áreas degradadas proporciona una oportunidad para aumentar el tamaño de población para las especies que están disminuyendo en el área y de supervisar su éxito. La experimentación debe ser un componente de las actividades de restauración.
7. Desarrollar y aplicar un plan regional para la conservación que incluya corredores de migración para ligar el área protegida a otras áreas naturales. Sin los corredores de migración, las áreas protegidas pueden convertirse en "islas" con respecto a la dispersión y a la migración. Esto es particularmente importante a la luz de la necesidad de migración con climas cambiantes.
8. Establecer áreas protegidas más pequeñas y estrictas, dentro de un área mayor multiusos como reservas de conservación genética. Una vez más esto se debe negociar en las etapas de planeación. El inventario es importante para identificar las áreas de mayor prioridad como reservas de conservación genética.
9. Asegurar que los recursos genéticos en el área protegida estén disponibles para su estudio científico, la conservación *ex situ*, y otras aplicaciones compatibles. Esto se debe incluir en el plan de manejo desarrollado para el área protegida.
10. Asegurar la sustentabilidad de las áreas protegidas. Esto requiere de incentivos que hagan las actividades que son compatibles con la conservación, una opción atractiva para la población local, junto con regulaciones legales y políticas aplicadas de manera apropiada.

9.2.4 Importancia de las reservas *in situ* para la conservación genética

La conservación *in situ* es siempre la primera y mejor opción para la conservación genética, si es factible. A veces la única alternativa a la extinción en un futuro próximo es un enfoque *ex situ* de bancos de semillas y de plantaciones en otros sitios para las plantas, así como programas en cautiverio para los animales. Sin embargo, tan pronto como sea posible llevarlo a cabo, las especies deben ser reintroducidas nuevamente a las condiciones naturales donde puedan ser protegidas y monitoreadas. Las plantas o animales bajo condiciones artificiales no experimentan las mismas presiones selectivas que en su estado silvestre, así que pueden no mantener su capacidad competitiva después de generaciones en cautiverio. Las colecciones *ex situ* mantenidas como respaldo son muy importantes para las especies que ocupan áreas en peligro, amenazadas por fuego, parásitos, desarrollo, o cambio climático. Pero a menos que no haya potencial para la conservación *in situ*, no debe ser la única medida de conservación.

La conservación *in situ* permite a las poblaciones evolucionar bajo condiciones naturales. Si las poblaciones son lo suficientemente grandes, se puede esperar que mantengan el mismo ritmo evolutivo del cambio ambiental, a un grado mucho mayor que las poblaciones en cautiverio o confinamiento. Las áreas protegidas donde las poblaciones en peligro de extinción existen bajo condiciones más o menos naturales son sitios importantes para la investigación. Los ejemplos de los tipos de investigación que ayudarán a conservar las especies prioritarias, así como a otras especies de interés, incluyen comparaciones del desempeño de la población en áreas protegidas con respecto al desempeño bajo condiciones no controladas o en una situación *ex situ*, el estudio de los efectos de una población de tamaño pequeño, y la dinámica de la metapoblación.

Las predicciones de cambio climatológico no pueden ignorarse en ninguna situación de conservación *in situ*. Cualquier nueva reserva de conservación genética o área protegida diseñada con la intención de conservar recursos genéticos se debe planear para permitir la migración posterior a los gradientes climáticos previstos. En lo posible, las reservas genéticas se beneficiarían de un diseño de “escalón o corredor” donde una serie de reservas se encuentren lo suficientemente cerca para permitir la migración entre las poblaciones. Las nuevas áreas protegidas se deben diseñar para conectar áreas protegidas existentes o para proporcionar “corredores”. Los planes de manejo de recursos naturales deben tomar en consideración la necesidad de la migración y evitar causar la fragmentación duradera de las rutas potenciales de migración. Esto facilitará el movimiento de las especies que son móviles, pero las especies menos móviles pueden necesitar reservas de conservación genética artificiales con el establecimiento o la introducción de individuos para crear las nuevas poblaciones, con una amplia base genética en áreas que presentan hábitats apropiados a futuro.

9.3 Conservación basada en especies

La conservación de reservas genéticas es una forma de preservación basada en especies. Las estrategias diseñadas para conservar los recursos genéticos de una sola especie deben incluir una mezcla de medidas *in situ* y *ex situ*, incluyendo la reproducción en cautiverio para los animales y los bancos de germoplasma para las plantas.

9.3.1 Ejemplos de estrategias para la conservación y reintroducción de especies amenazadas

La tortuga occidental de arroyo, nativa de Estados Unidos, ha disminuido su área de distribución como resultado de la alteración del hábitat, del disturbio humano, de las enfermedades y de la introducción de nuevos depredadores. Un análisis de la viabilidad de la población predijo que la especie estará extinta en un plazo de diez a 15 años.

Se han realizado estudios genéticos para examinar la diversidad genética dentro y entre poblaciones, así como las relaciones filogenéticas. La disponibilidad del hábitat también ha sido evaluada en términos de porciones de hábitat disponible para la colonización y las distancias entre ellas. Se han encontrado diferencias genéticas entre las poblaciones que indican que habían estado separadas durante algún tiempo. El número de sitios apropiados del hábitat se redujo en años recientes y las distancias entre los rodales reducen en gran medida el flujo genético.

Con base en los resultados obtenidos se realizaron las siguientes recomendaciones:

- Mantener el hábitat existente.
- Controlar a los depredadores.
- Aumentar el tamaño de las poblaciones a un nivel de auto-sustentabilidad.
- No aumentar la migración entre poblaciones.
- Llevar a cabo reproducción en cautiverio para aumentar el número de individuos.

Cuando esta estrategia fue divulgada, era demasiado pronto para tener resultados, así que se desconoce la viabilidad de la estrategia.

A continuación se presenta un ejemplo del uso de una estrategia de conservación en una especie vegetal en peligro de extinción que incluye algunos resultados preliminares de las acciones de conservación. Edward Guerrant divulgó el uso de una estrategia de conservación y reintroducción para *Amsinkia grandiflora*, una especie vegetal endémica con una distribución reducida en California, que está restringida a tres poblaciones y actualmente se encuentra en peligro de extinción. En 1991 la población que previamente había sido la más grande tenía solamente 29 plantas. Un plan de recuperación para la especie requería utilizar la semilla que había sido recolectada de la población más grande, cuando todavía era grande, para su reintroducción en tres localidades dentro de su área de distribución histórica.

Se estudió la ecología y genética de las especies. Por ejemplo, se evaluaron los efectos de la competencia de pastos no nativos para determinar los mejores métodos de control de la competencia. Se tenían disponibles dos lotes de semilla de la población original, uno que simplemente había sido almacenado y otro que había sido propagado en otro sitio durante varias generaciones. El análisis genético demostró que la población de plantas propagada fuera del sitio tenía una heterocigosidad perceptiblemente más baja y menos alelos que la semilla que había estado en almacenamiento.

La especie es dítila, lo que significa que se requieren dos formas para una reproducción exitosa. Esto implica que es probablemente una especie susceptible a la depresión endogámica, por lo tanto, el aumento rápido del tamaño de población es importante en la reintroducción y para evitar una pérdida adicional de diversidad genética.

A. grandiflora fue reintroducida en tres ubicaciones cuidadosamente elegidas usando una mezcla de lotes de semilla. Los indicadores iniciales son positivos en términos del establecimiento exitoso de las poblaciones, con buenos niveles de producción de semillas y de supervivencia de las plántulas. Las poblaciones continuarán siendo monitoreadas.

9.4 Conservación *ex situ*

La conservación *ex situ* es una opción para las plantas porque las semillas pueden ser almacenadas durante muchos años sin problemas para mantener su viabilidad. Sin embargo, la semilla almacenada, por lo menos de la manera habitual, no dura por siempre; eventualmente tiene que ser germinada y su semilla recogida otra vez para el almacenamiento. Muchas semillas, particularmente en las áreas tropicales, donde es elevado el número de especies vegetales en peligro de extinción, no se pueden almacenar con los métodos tradicionales. Algunas de ellas se pueden almacenar a temperaturas ultra-bajas (-196°C en nitrógeno líquido) usando técnicas criogénicas, donde pueden mantenerse viables por siglos. Sin embargo, la infraestructura de almacenamiento en estas condiciones es relativamente costosa, y las áreas que tienen mayores necesidades de almacenamiento de semilla de manera urgente, a menudo no pueden costear su mantenimiento.

Se necesita mucho trabajo para entender y desarrollar mejores métodos de almacenamiento de semilla, regímenes de latencia y protocolos de germinación, particularmente en áreas tropicales y para las especies de árboles de menor importancia comercial. La conservación *ex situ* requiere un compromiso a largo plazo que a menudo es difícil de obtener. Las semillas son los propágulos más comúnmente almacenados en las colecciones *ex situ*, pero los bancos de clones y el tejido almacenado en medios de cultivo son otros ejemplos posibles para muchas especies vegetales.

9.5 Muestreo de recursos genéticos: ¿dónde? ¿cuántas poblaciones?

No hay respuestas simples que apliquen a todas las especies. En particular, la discusión con respecto al valor de los alelos raros influye en la toma de decisiones sobre la cantidad de individuos a muestrear con fines de la conservación *ex situ*. La mayoría de las recomendaciones con respecto al tamaño de muestra suponen que los alelos comunes deben ser el objetivo de las colecciones de conservación. Sabemos que los alelos raros pueden ser una fuente valiosa de variantes pre-adaptadas para los factores de estrés que son nuevos a una especie o población. El número de alelos neutros está directamente relacionado con el tamaño de la población y, por lo tanto, con el tamaño de la muestra, así que entre más grande es la muestra, mayor es la riqueza alélica. Muchas especies exhiben variaciones a través de gradientes ambientales, así que el muestreo de poblaciones en tantas condiciones ambientales diversas como sea posible aumentará la variación adaptativa de tales especies.

Varios errores básicos deben evitarse en el muestreo con fines de conservación genética:

1. Cobertura demasiado limitada de la variación existente en las poblaciones.
2. Muestreo sesgado.
3. Muestras que son demasiado grandes para trabajar con ellas.

Las muestras que son demasiado pequeñas pueden perder una variación genética importante, y la población fuente puede no estar disponible para volver a muestrear más adelante. El sesgo en el muestreo consiste en la selección de poblaciones o de individuos con base en criterios inadecuados que puedan restringir la variabilidad genética de la muestra. Muestrear de manera demasiado intensiva limitará la atención que se puede prestar a otra especie y puede llenar innecesariamente costosas instalaciones de almacenaje.

Ciertos aspectos que afectan el muestreo son característicos en muchas especies de árboles. Algunas de estas características también se aplican a otras especies de plantas:

1. Divergencia adaptativa a través de condiciones ambientales variantes
2. Predominantemente exogámica, con altos niveles de variación intraespecífica.
3. Tendencia asincrónica e irregular en el florecimiento y la producción de semillas.
4. Semilla a menudo situada en la parte inaccesible de la copa.
5. Alta proporción del fruto con respecto a la masa de la semilla, requiriendo procesamiento inicial de la semilla en el campo.
6. La recolección de muestras vegetativas puede ser más eficiente que de las semillas.
7. Coevolución y dependencia con respecto a microsimbiontes de la raíz, que pueden ser esenciales para el crecimiento y la supervivencia a largo plazo.
8. Organismos grandes, longevos con estructura de edad compleja y gran variación en su fecundidad

La teoría de los alelos neutros establece que la riqueza alélica de una muestra aumenta linealmente con el tamaño de la muestra. La riqueza de aloenzimas sigue más de cerca una relación logarítmica con el tamaño de la población. Hay varias hipótesis para explicar esto. Quizás, la observación de Mitton de que las aloenzimas no son estrictamente neutras puede explicar su divergencia de la distribución esperada.

Una expectativa general al recoger muestras para la conservación genética es que la recolección de 59 individuos aleatoriamente localizados muestreará todos los alelos con una frecuencia igual o mayor a 0.05, el 95% de las veces. En un sistema de apareamiento completamente exogámico, sin parentesco, esto equivale a cerca de 30 individuos; en un sistema totalmente autogámico, equivale a 60 individuos. A menudo esto se simplifica a 50 individuos seleccionados al azar, presumiblemente sin parentesco para permitir diferencias entre los sistemas reproductivos de las especies. Ha habido considerables discusiones con respecto a este número, con recomendaciones de aumentar la probabilidad a un valor superior al 95% o de asegurarse de que los alelos con una frecuencia más baja que 0.05 sean incluidos en la muestra. Esto tiene varias complicaciones asociadas, sin embargo, en términos del esfuerzo de muestreo que se debe invertir en una población, pues el número requerido de individuos muestreados se eleva en forma considerable con un ligero cambio en cualquiera de esos valores.

Para las plantas, la recolección de semilla de polinización abierta, a partir de 50 individuos elegidos aleatoriamente, muestrea más de 50 plantas debido a la variedad de fuentes del polen. Como Yanchuk (2001) precisó, una copia de un alelo no es útil en una colección de conservación. Para ser útiles, se requieren múltiples copias de un alelo, para que los progenitores puedan cruzarse y el alelo se pueda incorporar en la población de un programa de reproducción.

En el muestreo de especies leñosas alógamas con semilla abundante, el muestreo de 100 semillas por árbol de 15 árboles bien distribuidos, sin parentesco entre ellos, asegurará que la mayoría de los alelos con una frecuencia de por lo menos 0.05 estén incluidos en la muestra. Es importante que los árboles muestreados tengan semilla abundante y que sea un "buen año de producción de semilla" para la población en su conjunto. Si solamente una fracción de los árboles se está reproduciendo, la probabilidad de endogamia aumenta y el número de machos que contribuyen al acervo de polen disminuye, dando por resultado una proporción más elevada de hermanos completos que el deseado.

Esto también se puede ampliar a las poblaciones o sitios; en una región, se deben muestrear 50 poblaciones bien distribuidas para asegurar el muestreo de al menos una copia de todos los alelos comunes (> 0.05) más del 5% de las poblaciones con un 90% de confiabilidad. El mejor diseño de muestreo en la ausencia de información específica sobre la distribución de la variabilidad genética es tomar una muestra aleatoria estratificada. Esto requiere información acerca de los requisitos ecológicos de la especie y las condiciones de suelo, clima, y otras características ecológicas de la región. El área debe ser estratificada de acuerdo con la información ecológica disponible (una clasificación ecológica existente de los terrenos puede cubrir esta necesidad) y los sitios se deben seleccionar aleatoriamente para muestrear dentro de los estratos, con un número de muestras proporcional al área cubierta por la especie en cada estrato.

Las poblaciones periféricas que están expuestas a condiciones distintas y más severas de estrés pueden necesitar un muestreo más intensivo para incluir los alelos raros. La duplicación del tamaño de muestra en tales poblaciones incluiría los alelos con una frecuencia de 0.025 y mayor.

Las especies raras requieren estrategias diferentes. El número de individuos y de poblaciones será menor. En poblaciones pequeñas, el muestreo de todos los individuos puede ser posible. Como el número de poblaciones es pequeño y cada población tiene cierto grado de riesgo de extinción, se debe aumentar el tamaño de muestra dentro de las poblaciones. Asimismo, todas las poblaciones conocidas deben muestrearse.

Los clones pueden presentar un problema especial de muestreo para ciertas especies vegetales. Puede ser difícil determinar la estructura clonal en una población y el muestreo repetido de un clon es un esfuerzo inútil. Donde se conoce o se considera probable una estructura clonal, es importante muestrear individuos ampliamente separados. Si toda la población puede estar compuesta por uno o pocos clones, el concentrarse en la recolección a partir de uno o pocos individuos en muchas poblaciones aumentará la diversidad genética de la muestra.

9.6 Elementos de una estrategia de conservación

1. **Análisis del problema y selección de prioridades:** La primera fase implica la determinación de los parámetros; identificar el área geográfica de interés e identificar las categorías de especies prioritarias; identificar los factores de riesgo más serios, y decidir cuáles de las especies o de las poblaciones prioritarias corren el mayor riesgo. El riesgo puede ser determinado utilizando un sistema de criterios que identifica todos los factores de riesgo conocidos para las especies o grupo de especies, para después evaluar especies o poblaciones con base en los criterios.
2. **Investigación multidisciplinaria y enfocada,** diseñada para proporcionar la información requerida sobre los problemas. Éste no es el lugar para la ciencia por el amor a la ciencia. Debe ser ciencia por el amor a la naturaleza. A menudo el tipo de investigación requerido no es “de alta tecnología”, aunque los marcadores moleculares para evaluar niveles de flujo genético entre las poblaciones y niveles de heterocigosidad dentro de poblaciones son probablemente un componente importante de la investigación. Otra labor que probablemente se requiera es determinar el área de distribución de la especie, el tamaño de la población en número de individuos reproductivos, evaluar el índice de producción y de supervivencia de la descendencia, y determinar hasta qué grado el impacto de las actividades humanas puede ser reducido involucrando a las comunidades locales.

A menudo las medidas de conservación no pueden esperar a que se termine la investigación. Se deben tomar decisiones basadas en resultados parciales y en las mejores conjeturas. Esto no significa que el estudio científico debe parar cuando se ha tomado una decisión. El manejo de la conservación tiene que ser adaptable, cambiando prácticas conforme se tiene nueva información disponible.

3. Involucrar en el proceso a las comunidades locales dependientes de los recursos naturales lo más pronto posible. Las medidas de conservación *in situ* funcionarán solamente si la población local entiende la naturaleza del problema y está dispuesta a contribuir a la solución. La educación es un aspecto clave de una conservación exitosa. En muchas áreas, no importa qué tan importante sea la conservación de la naturaleza para la población local, no asignarán recursos para llevarla a cabo, a menos que les beneficie directamente. Esto tiene que ser incorporado al plan de conservación.
4. Evaluar la viabilidad y probabilidad de éxito con la conservación y la restauración *in situ* y *ex situ*. La restauración usando las especies en riesgo se podría considerar como conservación *in situ* o *ex situ*, dependiendo de la distancia entre el sitio de la restauración y las poblaciones en peligro. Usar las especies en riesgo como un componente del proyecto de restauración no es tan bueno como conservar la especie *in situ*, pero es probable que sea mejor que la conservación *ex situ* a largo plazo. La asignación de recursos relativa a cada uno de estos métodos de conservación debe depender de su probabilidad de éxito.

Si la especie de interés es una planta utilizada como alimento por las cabras y solamente existe en cinco poblaciones, donde cada una de ellas es un ejido donde las cabras son comunes, y si las semillas no se almacenan bien, la reforestación en un área más segura puede ser la mejor solución. La conservación *in situ* también se debe intentar, con la educación siendo el foco primario, pero esta situación puede justificar un esfuerzo mayor en la restauración.

5. Involucrar a la gente que está en una posición para hacer que la conservación suceda.
6. Monitorear las especies o las poblaciones en un cierto plazo para asegurarse de que las medidas de conservación están funcionando. Esto significa monitorear el tamaño de la población, producción y supervivencia de la descendencia, los niveles de endogamia, las amenazas para la población, y los efectos de las cambiantes situaciones políticas.

9.7 Estudio de caso: caoba (de la publicación de FAO, 2003)

Swietenia macrophylla es una de las especies más conocidas y la más utilizada en América Latina. Junto con otras especies de alta calidad ha sido muy importante para la silvicultura y una importante fuente de ingresos para las poblaciones rurales. Tiene potencial para ser un recurso manejado de manera sostenible por las comunidades locales sobre grandes áreas, pero se ha cosechado de una manera insostenible al remover a todos los mejores árboles en áreas extensas. La densidad de la especie se ha reducido drásticamente en muchas áreas por la explotación, la tala de árboles, y la interrupción de los mecanismos de dispersión como resultado de la fragmentación. Se ha reducido el número y tamaño de las poblaciones en extensas zonas de su área de distribución natural.

Los probables efectos genéticos de la explotación de la especie incluyen la pérdida de alelos como resultado de la exterminación y de la reducción en el tamaño de las poblaciones, y la reducida regeneración con consecuencias negativas para las futuras generaciones. Se ha publicado muy poco sobre la genética de la especie y las plantaciones no son exitosas debido al daño severo causado por el barrenador de los brotes, *Hypsipyla grandella*. Las plántulas cultivadas bajo sombra parcial tienen un éxito ligeramente mayor, y las plántulas regeneradas naturalmente y que son parcialmente liberadas al eliminar parcialmente el dosel de la copa, muestran un crecimiento substancialmente mayor al de aquellas que se encuentran completamente bajo sombra.

Un ejemplo de manejo sostenible de la especie se puede encontrar en Quintana Roo, en donde los miembros del ejido recibieron permiso para establecer 500,000 hectáreas para el uso forestal permanente, deteniendo la tala de árboles incontrolada que había ocurrido previamente.

Una conservación *in situ* eficaz debe incluir a los habitantes locales, porque la cosecha ilegal en las áreas protegidas ocurre cuando la gente no tiene un sustento alternativo.

9.8 Papel de la genética en la conservación: algunas lecciones clave

1. Conozca la especie con la que usted está trabajando. Esto significa conocer la distribución actual y anterior, si es posible, de la especie, así como de las poblaciones dentro de la especie, los requisitos ecológicos, los caracteres históricos de vida, tales como el mecanismo y la distancia de dispersión, los sistemas de cruzamiento, las características demográficas de las poblaciones, y las fuentes de amenazas.
2. El tamaño efectivo de la población generalmente no es igual al tamaño del censo poblacional. El tamaño efectivo de la población es influenciado por la variación numérica a través de las generaciones, la variación en el tamaño de la familia, los diversos números de hembras y de machos que contribuyen a la progenie, y el traslape de generaciones. El nivel de endogamia en una población que experimenta la deriva genética se relaciona con el tamaño efectivo de la población más que con el número de individuos del censo. El tamaño efectivo de la población puede ser influido por medio del manejo; por ejemplo, previniendo la endogamia entre los familiares cercanos y estabilizando el tamaño de la familia.

3. Un tamaño pequeño en la población efectiva amenaza la supervivencia de las especies en un futuro a corto plazo debido a la estocasticidad demográfica o ambiental, y a largo plazo por la reducción de la diversidad genética. La diversidad genética es reducida en poblaciones pequeñas, aisladas por la deriva genética; las mutaciones no tienen la capacidad para aumentarla a la velocidad suficiente para ser un factor de importancia, y la selección balanceadora tiene menor probabilidad de ser eficaz para mantener la heterocigosidad.
4. Los efectos genéticos de un cuello de botella dependen del tamaño de la población que atraviesa el cuello de botella, el número de generaciones durante las cuales la población permanece pequeña, el grado de parentesco de los individuos, el sistema de cruzamiento, y la riqueza alélica de la población original antes del cuello de botella.
5. La depresión endogámica puede ser el resultado de la “revelación” de alelos dañinos cuando se presentan como homocigotos por casualidad. Alternativamente, la depresión endogámica puede reflejar una pérdida de aptitud simplemente debido a la pérdida de heterocigosidad como resultado del efecto de dominancia (el heterocigoto es mejor que la media de los progenitores) o de la sobredominancia (el heterocigoto es mejor que cualquier progenitor). La depresión endogámica puede tener serias consecuencias en la adaptabilidad de poblaciones pequeñas.
6. Muchas poblaciones naturales se encuentran distribuidas como metapoblaciones con flujo de genes entre las subpoblaciones discretas que ocupan una proporción de los territorios del hábitat disponible en un momento dado. Otras especies adquieren la estructura de metapoblación, pero quizás sin el flujo necesario de genes, como resultado de la destrucción del hábitat y de la fragmentación del mismo. El tamaño efectivo de la metapoblación es influenciado fuertemente por el índice de extinción de las subpoblaciones. La pérdida permanente de flujo de genes es probable que ocasione la extinción de la metapoblación entera.
7. Los principios genéticos pueden incorporarse en los análisis de viabilidad de las poblaciones basados en lo que sabemos sobre poblaciones pequeñas. La deriva genética y la endogamia en una población pequeña pueden disminuir la reproducción y la capacidad para resistir el estrés ambiental; así, la estocasticidad demográfica y la respuesta a la estocasticidad ambiental a menudo son afectadas directamente por las características genéticas de la población. Un buen análisis de la viabilidad poblacional requerirá la aportación de varias disciplinas.
8. La selección natural actúa para mantener la adaptación en las poblaciones. La teoría seleccionista proclama que la mayor parte de la variabilidad en las poblaciones naturales se mantiene gracias a la selección en ambientes heterogéneos. La teoría neutralista sostiene que la mayoría de la variabilidad no tiene ningún valor adaptativo, por lo que no está sujeta a la selección. Hay tres clases de variabilidad genética: variabilidad en los loci cuantitativos que codifican muchos caracteres adaptativos, mantenidos probablemente por la selección; polimorfismos de proteínas, algunos mantenidos por la selección y algunos neutros; y la diversidad en los marcadores del ADN, mucha de la cual probablemente se mantiene en forma aleatoria.

9. Las poblaciones pequeñas con fecundidad baja probablemente tienen una variabilidad genética más baja en caracteres de valor adaptativo que las poblaciones grandes con alta fecundidad, debido a que hay pocos individuos para que actúe la selección.
10. Muchas, pero no todas las especies muestran una relación positiva entre heterocigosidad en los loci enzimáticos y la adaptabilidad, especialmente cuando una población está en un ambiente estresante. La sobredominancia y la selección a favor de los heterocigotos parece ser bastante común en las enzimas.
11. La selección artificial se ha utilizado primordialmente como una herramienta para la mejora de las especies que son útiles a los seres humanos, y generalmente actúa disminuyendo la diversidad genética. Pero también puede ser utilizada en programas de conservación; por ejemplo, si una especie es amenazada con la extinción por una enfermedad o un insecto introducido en su ambiente.
12. Dos componentes importantes para que cualquier plan de conservación sea viable, que a menudo se pasan por alto, son la educación y la involucración temprana de las comunidades locales, así como de personas que están en posición de implementar la estrategia.
13. La conservación *in situ* es siempre preferible a la *ex situ*; sin embargo, juntas son mejores que cualquiera de ellas por separado.

Referencias

- Aagaard, J.E.K., V. Krutivskii y S.H. Strauss. 1998. RAPDs and allozymes exhibit similar levels of diversity and differentiation among populations and races of Douglas-fir. *Heredity*, (81): 69-78.
- Aguirre-Planter, E., G.R. Furnier y L.E. Eguiarte. 2000. Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany*, (87): 362-371.
- Aitken, S.N., S. Yeaman, J.A. Holliday, T. Wang y S. Curtis-McLane. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1: 95-111.
- Anonimo. 2002. *Conservación y ordenación de recursos genéticos forestales en bosques naturales ordenados y áreas protegidas (in situ) Vol. 2*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Centro de Semillas Forestales de DANIDA. Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos.
- Awise, J.C., S.M. Haig, O.A. Ryder, M. Lynch y C.J. Geyer. 1995. Descriptive genetics studies: applications in population management and conservation biology. pp: 183-244. En: Ballou, J.D., M. Gilpin y T.J. Foose (Eds.). *Population Management for Survival & Recovery: Analytical Methods and Strategies in Small Population Conservation*. Columbia University Press, New York.
- Cabe, P.R. 1998. The effects of founding bottlenecks on genetic variation in the European starling (*Sturnus vulgaris*) in North America. *Heredity*, 80: 519-525.
- Calow, P. (Ed.) 1998. *The Encyclopedia of Ecology and Environmental Management*. Blackwell Science, Ltd. Oxford.
- Durand L. y E. Lazos. 2004. Colonization and tropical deforestation in the Sierra Santa Marta, Southern Mexico. *Environmental Conservation*, 31: 11-21.
- El Hage- Scialabba, N., C. Grandi y C. Henatsch. 2003. Organic agriculture and genetic resources for food and agriculture. En: *Biodiversity and the ecosystem approach in agriculture, forestry and fisheries*. En: http://www.fao.org/DOCREP/005/Y4586E/y4586e05.htm#PO_0
- Falconer, D.S. y T.F.C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Fourth Edition. Pearson Education, Ltd., Harlow, England.
- Frankham, R. 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology*, 10(6): 1500-1508.
- Frankham, R., J.D. Ballou y D.A. Briscoe. 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press.

Glaubitz, J.C. y G.F. Moran. 2000. Genetic tools: the use of biochemical and molecular markers. pp: 39 – 59. En: Young, A., D. Boshier, y T. Boyle (Eds.) *Forest Conservation Genetics: Principles and Practice*. CSIRO. Australia.

Hamrick, J.L., Y.B. Linhart y J.B. Mitton. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 173-200.

Hamrick, J.L., M.J.W. Godt., D.A. Murawski y M.D. Loveless. 1991. Correlations between species traits and allozyme diversity: implications for conservation biology. pp: 75-86. En: Falk, D. A. y K. E. Holsinger (Eds.) *Genetics and Conservation of Rare Plants*. Center for Plant Conservation, Boston.

Hamrick, J.L. y M.J.W. Godt. 1996. Conservation genetics of endemic plant species. pp: 281-304. En: Avise, J.C. y J. L. Hamrick (Eds.) *Conservation Genetics: Case Histories from Nature*. Chapman & Hall. New York.

Heschel, M.S. y K.N. Paige. 1995. Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in scarlet gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conservation Biology*, 9: 126-133.

Laikre, L., N. Ryman y E.A. Thompson. 1993. Hereditary blindness in a captive wolf (*Canis lupus*) population: Frequency reduction of a deleterious allele in relation to gene conservation. *Conservation Biology*, 7(3): 592-601.

Lande, R. y G.F. Barrowclough. 1987. Effective population size, genetic variation and their use in population management. pp: 87-123. En: Soule, M.E. (Ed.) *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, England.

Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241: 1455-1460.

Ledig, F.T., V. Jacob-Cervantes, P.D. Hodgskiss y T. Eguiluz-Piedra. 1997. Recent evolution and divergence among populations of a rare Mexican endemic, Chihuahua spruce, following Holocene climatic warming. *Evolution*, 51(6): 1815-1827.

Lewin, B. 1997. *Genes IV*. Oxford University Press.

Loehle, C. y G. Namkoong. 1987. Constraints on tree breeding: growth trade-offs, growth strategies, and defensive investment. *Forest Science*, 33: 1089-97.

Loo, J.A., T.L. Beardmore, J.D. Simpson y D.A. McPhee. 2007a. Tree species of concern in New Brunswick, Canada. I. Current status and threats. *Forestry Chronicle*, 83: 393-401

Loo, J.A., T.L. Beardmore, J.D. Simpson y D.A. McPhee. 2007b. Tree species of concern in New Brunswick, Canada. II. Guidelines for conservation of genetic resources. *Forestry Chronicle*, 83: 402-407.

McNeely, J. 2003. The great reshuffling: *How alien species help feed the global economy*. En: <http://data.iucn.org/dbtw-wpd/edocs/2001-002.pdf>

Meffe, G.K. y C.R. Carroll. 1994. What is Conservation Biology? Capítulo 1 [pp: 3-23]. En: *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.

Mills, L.S. y F.W. Allendorf. 1996. The one-migrant-per-generation rule in conservation and management. *Conservation Biology*, 10(6): 1509-1518.

Mitton, J.B. 2000. *Selection in Natural Populations*. Oxford University Press. Oxford. pp 3-13, 167-173.

Neale, D.B. y R.R. Sederoff. 1989. Paternal inheritance of chloroplast DNA and maternal inheritance of mitochondrial DNA in loblolly pine. *Theoretical and Applied Genetics*, 77: 212-216.

Neale D.B. y P. K. Ingvarsson. 2008. Population, quantitative and comparative genomics of adaptation in forest trees. *ScienceDirect. Current Opinion in Plant Biology*, 11:1-7.

Ratnam, W. y T.J. Boyle. 2000. Effects of logging and other forms of harvesting on genetic diversity in humid tropical forests. pp: 115 – 122. En: Young, A., D. Boshier y T. Boyle (Eds.) *Forest Conservation Genetics: Principles and Practice*. CSIRO. Australia.

Raybould, A.F., R.J. Mogg. y R.T. Clarke. 1996. The genetic structure of *Beta vulgaris* ssp. *Maritima* (sea beet) populations: RFLPs and isozymes show different patterns of gene flow. *Heredity*, 77: 245-250.

Rehfeldt, G.E. 1992. Early selection in *Pinus ponderosa*: Compromises between growth potential and growth rhythm in developing breeding strategies. *Forest Science*, 38(3): 661-677.

Rose, M. y L. Hermanutz. 2004. Are boreal ecosystems susceptible to alien plant invasion? Evidence from protected areas. *Oecologia*, 139: 467-477.

Sierra Club. 2008. *Illegal logging harms communities and our climate*. En: <http://www.sierraclub.org/greenjobs/downloads/logging-communities.pdf>

Vasemagi, A. y C.R. Primmer. 2005. Challenges for identifying functionally important genetic variation: the promise of combining complementary research strategies. *Molecular Biology*, 14: 3623-3642.

Vos, P., R. Hogers, M. Bleeker, M. Reijans, T. Van de Lee, M. Hornes, A. Frijters, J. Pot, J. Peleman y M. Zabeau. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research*, 23 (21): 4407-4414.

Williams, J.G.K., A.R. Kubelik, K.J. Livak, J.A. Rafalski y S.V. Tingey. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*, 18(22): 6531-6535.

Glosario

Acervo génico: se dice que dos poblaciones comparten un acervo génico común si son capaces (actual o potencialmente) de intercambiar genes. El término se usa más comúnmente en la descripción de la variabilidad genética de plantas cultivadas.

Adaptación: término usado generalmente para indicar la respuesta evolutiva dentro de especies a un ambiente particular, generalmente nuevo. La implicación es que la selección natural ha favorecido alelos que proporcionan una ventaja en un ambiente específico a los individuos que los portan; por ejemplo, la adaptación a un ambiente frío podría incluir aspectos de aislamiento, conservación de energía y otros procesos, suponiendo que éstos están codificados genéticamente.

ADN repetitivo: secuencias pequeñas de ADN no codificante en el genoma de eucariotas que se expresan muchas veces y cuya función es incierta o no se conoce por completo. Pueden distinguirse de los genes repetidos en tándem que codifican proteínas y funcionan para separar entre sí los genes de eucariotas. En los eucariotas cerca del 5% del genoma se considera ADN altamente repetitivo y cerca del 20% se considera medianamente repetitivo ($<10^4$ copias por genoma).

Alelos: dos o más formas de un gene que ocupan el mismo locus en un cromosoma. En la mayoría de las células somáticas de los organismos diploides cada gene está representado por dos alelos, uno de cada padre.

Alelo recesivo: alelo que se expresa fenotípicamente en organismos diploides sólo cuando está presente en los dos cromosomas homólogos (estado homocigoto). El alelo recesivo es encubierto en los heterocigotos por la presencia de su alelo dominante. El alelo dominante con frecuencia genera un producto funcional, mientras que el alelo recesivo no.

Aminoácidos: un grupo de cerca de 30 ácidos orgánicos que contienen el grupo amino (NH_2) y que constituyen la unidad estructural básica de las proteínas. Tienen la fórmula general $\text{H}_2\text{N}-\text{CHR}-\text{COOH}$, donde R puede tomar diferentes formas. Existen en forma natural más de 20 aminoácidos.

Análisis de “huecos”: proceso utilizado por los biólogos de la conservación para establecer prioridades en la conservación de la diversidad biológica. El primer paso en la planeación de la conservación es identificar lo que ya está protegido adecuadamente. El análisis de “huecos” es un método sistemático de analizar el estado actual de los elementos de la biodiversidad. Generalmente se utiliza un sistema de información geográfica (SIG) con varias coberturas, incluyendo áreas protegidas, tipo de comunidades o cobertura forestal y áreas de distribución de las especies. Las prioridades para acción se basan en los “huecos” identificados en protección. El proceso se puede llevar a cabo a diferentes niveles y grados de precisión. El análisis de “huecos” genéticos se refiere a la identificación de los “huecos” en un sistema de conservación de la diversidad genética de una o más especies, incluyendo medidas *in situ* y *ex situ*.

Biogeografía de islas: es una teoría del equilibrio con base en la observación de que hay una relación constante entre la superficie de una isla y el número de especies contenidas en ella. La riqueza de especies en una isla es el resultado de un balance entre la tasa de inmigración de especies a la isla y la tasa de extinción en la isla.

Biología de la conservación: la biología de la conservación es un campo interdisciplinario emergente que busca establecer las bases científicas para la conservación y el manejo de poblaciones, especies, comunidades y ecosistemas. Diferentes disciplinas proporcionan los fundamentos conceptuales de la biología de la conservación, por ejemplo, ecología terrestre y acuática, ecología y genética de poblaciones, hidrología, ciencia del suelo, biogeografía, paleontología, biología evolutiva y sistemática. La biología de la conservación trata con problemas de la vida real, por lo que otras disciplinas muy variadas también son importantes, como la economía, sociología, antropología, derecho y filosofía. La biología de la conservación también interacciona con disciplinas del manejo de recursos naturales como la dasonomía, la agricultura y la pesca.

Características de historia de vida: son las características principales asociadas con el ciclo de vida de un organismo, directamente relacionadas con las tasas de nacimiento y defunción y, por lo tanto, al valor adaptativo darwiniano. Este grupo de características incluye tamaño del cuerpo, patrones de crecimiento y almacenamiento, edad a la madurez y metamorfosis, tasa de senescencia, longevidad, esfuerzo reproductivo, éxito de cruzamiento, número, tamaño y proporción de sexos en la progenie e inversión de los padres, entre otros.

Carga genética: medida de la cantidad de selección natural asociada con una cantidad de variabilidad genética. El término se usó inicialmente para describir el impacto de las mutaciones en la población humana. Puede verse como una medida del costo que una población debe pagar para permitir que la selección natural separe los genotipos más adaptados en cada generación. Se puede estimar como la diferencia en el valor adaptativo del genotipo más adaptado y la adaptabilidad promedio de la población, dividida entre la adaptabilidad promedio de la población.

Coefficiente de endogamia: también conocido como el coeficiente de parentesco, representa la probabilidad de que dos genes homólogos, obtenidos al azar de dos individuos (un gene por individuo), sean idénticos por descendencia (esto es, copias del mismo gene en una generación anterior). El coeficiente de endogamia de un individuo es la probabilidad de que los dos alelos en un locus sean idénticos por descendencia.

Complejo génico coadaptado: varios loci fuertemente ligados con funciones integradas e interrelacionadas forman un complejo génico coadaptado. Por ejemplo, en el caracol de tierra los genes fuertemente ligados que codifican para el color y bandeo de la concha son parte de un complejo génico.

Concepto biológico de especie: la especie es una categoría en la clasificación de plantas y animales. Ernst Mayr definió a la especie como “grupos de poblaciones naturales que de manera real o potencial se pueden entrecruzar y que están aislados reproductivamente de otros grupos”. Las categorías por arriba de las especies reconocen los grados de similitud de los organismos y constituyen un sistema formal que nos permite representar los patrones jerárquicos de organización de los seres vivos. Dentro de una especie podría haber subespecies o razas. En la práctica hay muchas dificultades para aplicar el concepto biológico de especie. La capacidad real o potencial de entrecruzamiento no se puede probar siempre. La sistemática de las especies con frecuencia utiliza diferentes definiciones.

Concepto cladístico de especie: este concepto, es uno de los tres conceptos principales de especie utilizados actualmente por los practicantes de la sistemática filogenética, junto con los conceptos evolutivo y filogenético de especie. El concepto cladístico tiene dos elementos principales: primero, cada especie que es analizada

filogenéticamente debe ser reconocida a priori con un criterio no filogenético, como la cohesión reproductiva dentro de una especie putativa o la falta de entrecruzamiento con otra especie putativa; segundo, cada rama de un árbol filogenético representa una especie distinta. Las ramas terminales representan especies distintas de sus antecedentes no terminales o ancestrales, por lo que las especies contemporáneas no son consideradas como ancestros persistentes. El concepto evolutivo de especie difiere de éste en que algunos taxa terminales se consideran ancestros persistentes.

Conservación *ex situ*: es la práctica de mantener individuos o material genético de especies en riesgo en un sitio separado de su hábitat natural. Para las plantas, los métodos incluyen el almacenamiento de semilla y polen, el cultivo de plantas, el mantenimiento de material vegetal como tejido no diferenciado o injertado en patrones, o incluso el almacenamiento directo de material genético en bancos de ADN. La conservación *ex situ* tiene el propósito de complementar la conservación en el sitio o *in situ*.

Conservación genética *in situ*: las prácticas contemporáneas más favorables para la conservación de recursos genéticos incluyen la protección de animales y plantas en su hábitat natural, en oposición a la protección en zoológicos, jardines botánicos y bancos de germoplasma.

Cruzamiento en cautiverio: cruzamiento de animales, generalmente especies amenazadas, normalmente con el propósito de liberarlos en su hábitat natural como parte de un programa de conservación de la especie.

“Cuello de botella” genético: es la reducción drástica en la diversidad genética en una población como resultado de una reducción drástica en el tamaño de población, como ocurre, por ejemplo, en las etapas iniciales de colonización. Debido a que sólo una fracción de los genotipos originales sobrevive al “cuello de botella” se facilita la divergencia genética entre las poblaciones. Dado que las poblaciones aisladas representan una muestra atípica y reducida del acervo génico de la especie, se aumenta la tasa de diferenciación genética que conduce a la evolución de nuevas especies. Si en una población ocurre un “cuello de botella”, la variabilidad en el ADN mitocondrial se reduce en mayor grado que en el ADN nuclear, y con la subsecuente expansión y división en poblaciones hijas, la variación en ADN mitocondrial dentro de poblaciones será elevada en comparación con la variación entre ellas. El patrón de variación en ADN mitocondrial es particularmente útil en el estudio de la evolución de las poblaciones a nivel de especies o dentro de ellas.

Depresión endogámica: reducción en valor adaptativo en una población comúnmente exogámica, como consecuencia de un aumento en la homocigosidad debido a la endogamia. El aumento en la homocigosidad reduce el valor adaptativo debido a la expresión de caracteres homocigotos recesivos deletéreos.

Depresión exogámica: es la reducción en valor adaptativo de la progenie en relación con la de sus padres, debido a la cruce de individuos de la misma especie que son muy diferentes. Se han propuesto dos mecanismos: adaptación local y coadaptación intrínseca. Los individuos de poblaciones separadas reproductivamente podrían estar adaptados a sus ambientes locales y la disrupción de estas características por el entrecruzamiento podría ocasionar un individuo poco adaptado a cada uno de los dos ambientes. La coadaptación intrínseca incluye fenómenos como razas cromosómicas, en las que poblaciones diferentes de la misma especie tienen diferentes cariotipos.

Deriva genética: fluctuaciones aleatorias de las frecuencias génicas debido a tamaños reducidos de población. En una población finita, si la deriva es la única fuerza evolutiva eventualmente pueden desaparecer los polimorfismos en cada población. La probabilidad de fijación definitiva de cada alelo es igual a la frecuencia inicial del alelo en la población.

Desequilibrio de ligamiento: significa que los alelos de diferentes loci presentan en los gametos frecuencias que difieren de aquellas esperadas en condiciones de combinación aleatoria de los alelos en los gametos.

Diferencial de selección: el valor medio de la característica cuantitativa en los individuos seleccionados menos el valor promedio de la característica en la población original antes de la selección. Se representa como (S).

Distancia genética: medida de la diferencia en las frecuencias alélicas entre genotipos, poblaciones o especies. Con frecuencia se usa como una medida del tiempo de divergencia de las poblaciones comparadas a partir de una población ancestral, suponiendo que la tasa de sustitución génica es constante. La medida más utilizada es la distancia genética de Nei, que es una medida del número acumulado de diferencias en codones por locus y se define como $D=I/I$, donde I es la identidad normalizada de genes entre dos poblaciones. El grado de distancia genética podría estar o no asociada a las diferencias fenotípicas.

Efecto "Allee": un tipo especial de dependencia de la densidad, que ocurre en poblaciones de baja densidad. Convencionalmente la dependencia de la densidad es negativa; conforme se reduce la densidad, aumenta la supervivencia y el éxito reproductivo debido a la menor competencia; sin embargo, puede haber un punto en el que si se reduce más la densidad, también se reduce la supervivencia y la reproducción, conocido como el efecto "Allee". Por ejemplo, el efecto podría ocurrir cuando la densidad es tan baja que es difícil encontrar parejas o se reduce la presencia de polen entre los individuos.

Efecto de "fundación": término aplicado por Ernst Mayr para definir el efecto supuesto de una reducción extrema en el número de individuos en una población aislada. Mayr argumentó que el genoma es un complejo de loci con alelos seleccionados no sólo con base en sus efectos individuales, sino también para funcionar con éxito con los alelos en otros loci, que constituyen un genoma coadaptado. Una población pequeña podría estar aislada accidentalmente; en esa situación, los descendientes aumentan en número para formar una nueva población exitosa. Al hacerlo se presenta una oportunidad para formar un nuevo acervo génico coadaptado, a partir del subconjunto de genes de los individuos fundadores, aumentado por los nuevos alelos que se incorporan a la población a través de las mutaciones. La evolución toma una nueva dirección y el nuevo complejo génico podría ser tan exitoso como la población parental, y aislarse reproductivamente de ella. Las evidencias experimentales no apoyan la teoría de que existan complejos génicos coadaptados altamente desarrollados, por lo que el concepto de "efecto de fundación" generalmente se refiere a los efectos de muestreo de la población fundadora.

Efecto promedio de la sustitución de un gene: se define como la desviación promedio con respecto a la media de la población de aquellos individuos que recibieron el alelo de un padre, cuando el otro alelo recibido del otro padre es una muestra aleatoria de la población.

Estocasticidad demográfica: la demografía se refiere a los procesos de nacimientos, muertes, inmigración y emigración que determinan el tamaño, fluctuación y estructura de edades de las poblaciones. La estocasticidad demográfica son las variaciones aleatorias en el número de nacimientos y muertes en una población que

tiene tasas de vida constantes en el tiempo. Aunque los individuos no originan nacimientos en fracciones de progenie, es conveniente considerarlos como si lo hicieran utilizando ecuaciones diferenciales para modelar las poblaciones. Estos modelos determinísticos describen el cambio continuo de una población en el tiempo de tal manera que, en efecto, cada miembro de la población genera una fracción de individuo y muere también en fracciones en cada intervalo infinitesimal de tiempo. Dado que en el mundo real sólo pueden ocurrir nacimientos o muertes en unidades enteras, aparece la variación estocástica porque la producción de 1, 2, ..., n progenies en un intervalo dado es probabilística. Los modelos que describen los procesos de las poblaciones de esta manera se denominan estocásticos.

Familia de genes: genes que tienen una función relacionada, originados por duplicación y que se han modificado a través de la evolución; también se denomina "familia multigénica". Esta duplicación juega un papel importante en el desarrollo de nuevas funciones porque una de las copias mantiene la función original mientras las otras copias son libres de evolucionar en nuevas direcciones.

Flujo génico: migración de información genética que ocurre entre individuos, poblaciones y ocasionalmente especies. El flujo génico dentro de una especie es la principal fuerza evolutiva que mantiene la cohesión de la especie.

Fragmentación de hábitats: la fragmentación de sistemas naturales se ha convertido en un aspecto central en la conservación y manejo de poblaciones naturales, especialmente con relación a la conservación in situ, donde los parques y otras áreas protegidas podrían convertirse en islas en una matriz de ecosistemas fuertemente modificados. Conforme los paisajes forestales se fragmentan, ocurren cambios en el ambiente físico de los bosques, en la habilidad de los organismos para migrar y dispersarse a través del paisaje, y en la dinámica espacial y temporal de los disturbios.

Frecuencia alélica: la variación genética en el locus A en una población implica la presencia de más de un alelo en ese locus. Para dos alelos, A_1 y A_2 , la frecuencia (p) de A_1 es: $p = [(2 \times \text{número de homocigotos } A_1 A_1) + (\text{número de heterocigotos } A_1 A_2)] / (2 \times \text{número total de individuos})$. En organismos diploides el mecanismo genético de la evolución está dado por los cambios en frecuencias alélicas.

Gameto: propágulo reproductivo sexual haploide y que generalmente requiere fusionarse con otro gameto en el proceso de fertilización para iniciar su desarrollo.

Gene: unidad funcional de la herencia; determinante hereditario que funciona como unidad, ocupando una región contigua (algunas veces) de un cromosoma y que puede mutar a una forma alélica diferente. El gene es usado en la teoría evolutiva para describir cualquier información hereditaria en la que existe un sesgo favorable o desfavorable equivalente a varias veces su tasa de cambio endógeno. El gene se puede referir de manera específica a la región de ADN que codifica para un polipéptido; en este caso el término es sinónimo de cistron o gene estructural. Los genes no sólo codifican las secuencias de aminoácidos o polipéptidos, sino también las secuencias de aminoácidos del ARN estructural como el ARN ribosomal. En los eucariotas, la región codificadora de un gene podría estar interrumpida por intrones, secuencias que generalmente no codifican una secuencia de aminoácidos.

Genética cuantitativa: la variación continua en características cuantitativas se debe en alguna medida a la segregación de alelos en los múltiples loci que afectan el carácter y la variación ambiental. Debido a que los efectos de los alelos en un locus de características cuantitativas son pequeños en relación con la variación segregante en otros loci y la variación ambiental, los métodos clásicos de la genética mendeliana para analizar la variación genética en un locus simple mediante la observación de las proporciones segregantes en la progenie no pueden usarse para estudiar las bases genéticas de los caracteres cuantitativos. La única propiedad de un carácter cuantitativo que es observable directamente en un individuo es su valor medible o valor fenotípico. A nivel de población podemos observar la media y la varianza de los valores fenotípicos individuales. Las poblaciones están integradas por familias, por lo que también podemos observar la covarianza de los valores fenotípicos entre diferentes tipos de parientes. La meta de la genética cuantitativa es determinar la relación entre las propiedades estadísticas observables de los caracteres cuantitativos con las no observables de los genes involucrados y los efectos no genéticos. Los principios de la genética cuantitativa con frecuencia se aplican al mejoramiento genético vegetal y animal.

Genética de poblaciones: rama de la genética relacionada con la aparición, patrones y cambios en la variación genética en poblaciones naturales. La genética de poblaciones combina el estudio de las consecuencias poblacionales de las leyes de Mendel (por ejemplo, la ley de Hardy-Weinberg) con el estudio de los factores ecológicos que actúan sobre las poblaciones y conducen a la selección natural. La segregación y recombinación de los alelos, junto con el sistema de cruzamiento entre genotipos y entre grupos determinan la distribución de los genotipos dentro de la población. La mutación y la duplicación de genes proporciona nueva variación genética y la genética de poblaciones estudia el destino de esta nueva variación. Los efectos ecológicos y fisiológicos en genotipos diferentes generan diferentes valores adaptativos y conducen a la selección natural. La descripción precisa de los cambios en frecuencias alélicas debidos a la selección natural es una de las principales preocupaciones de la genética de poblaciones. Los cambios en frecuencia de los alelos neutros a la selección constituyen un tema importante del estudio de la evolución molecular. La genética de poblaciones constituye una disciplina central en el estudio de la evolución.

Genética ecológica: es la que combina estudios de campo y de laboratorio para investigar los ajustes y adaptaciones de las poblaciones silvestres a su ambiente. El trabajo de esta disciplina se ha concentrado en la evolución de varios caracteres de valor adaptativo.

Genotipo: la constitución genética de los organismos. Con frecuencia, el genotipo se refiere a la similitud entre organismos; por ejemplo, se dice que dos individuos tienen el mismo genotipo si ellos poseen información genética que es más similar entre ellos en comparación con individuos de un genotipo diferente.

Hábitat: se refiere al lugar donde normalmente vive una especie, descrito con base en sus características físicas, como topografía, humedad del suelo o a sus formas dominantes asociadas, por ejemplo, mezquitales. El concepto de hábitat implica la descripción de algunas características ambientales clave relacionadas con la distribución de una especie o comunidad.

Heredabilidad: parámetro dependiente de la población, que mide cuánta de la variación fenotípica observada en una característica cuantitativa se debe a la variación genética. La heredabilidad en sentido amplio mide la proporción de la variación total que es genética, sea heredable o no. La heredabilidad en sentido estricto estima la similitud de la progenie con sus padres y es la proporción de la varianza genética aditiva con respecto a la variación fenotípica total.

Heterocigosidad: estima la probabilidad de que un individuo es heterocigoto en cualquiera de los genes de un grupo específico. Se calcula como el promedio de la frecuencia de heterocigotos entre los loci. La heterocigosidad difiere entre poblaciones, especies o grupos taxonómicos y se expresa como H.

Homocigosidad: en una población con apareamiento aleatorio, la probabilidad de que un individuo sea homocigoto en cualquiera de n alelos en un locus es p_i^2 ($i = 1, 2, \dots, n$). En una población finita de tamaño N, la homocigosidad equivale al valor de equilibrio del coeficiente de endogamia.

Huella de identidad genética: método utilizado para cuantificar las diferencias genéticas entre individuos, poblaciones o especies. La separación de los elementos de una proteína o ácido nucleico, sometidos a un análisis cromatográfico o electroforético de dos dimensiones produce un patrón de bandeo o "huella" característico para la identidad genética.

Intensidad de selección: en genética cuantitativa, la fuerza relativa de la selección en diferentes características cuantitativas puede compararse por medio de la intensidad de selección (i). Para ello, el diferencial de selección se divide entre la desviación estándar de la característica en la población. La intensidad de selección se puede calcular fácilmente si la característica tiene una distribución normal en la población y la selección es por truncamiento; esto es, todos los individuos por arriba de un cierto valor límite se seleccionan como padres para la siguiente generación. Por lo tanto, existe una relación directa entre la intensidad de selección y la proporción de la población que se selecciona. Para un valor límite de selección, una proporción (p) de la población queda por arriba de este límite; la altura de la curva de densidad de la distribución normal es igual a " z ". Luego, $i=z/p$. En tablas de la distribución normal, la intensidad de selección se puede determinar con base en la proporción de la población seleccionada.

Ley de Hardy-Weimberg: esta ley incluye dos partes que fueron descubiertas en forma independiente. La primera establece que si no hay fuerzas evolutivas (selección, migración, deriva, mutación) que actúen sobre las frecuencias génicas, éstas permanecerán iguales. La segunda parte establece que si hay apareamiento aleatorio, las frecuencias genotípicas alcanzan el equilibrio en una sola generación en una especie diploide. En términos matemáticos, digamos que p y q son las frecuencias de los alelos A y a en un locus dado ($p+q=1$). La primera parte de la ley establece que en una población grande (infinita), en la ausencia de mutación y selección en ese locus, p y q permanecerán constantes. La segunda parte de la ley establece que con apareamiento aleatorio, si p y q son las frecuencias alélicas gaméticas, en la siguiente generación habrá p^2 AA, $2pq$ Aa y q^2 aa. La ley de Hardy-Weimberg se usa como prueba para determinar si existe apareamiento aleatorio.

Media armónica: es el recíproco de la media de los valores recíprocos. La fórmula para calcular la media armónica es $(1/H) = (1/n) \sum(1/x)$, donde x es cada observación en la muestra y n es el número de observaciones en la muestra.

Metapoblaciones: la distribución de una especie es, con frecuencia, más o menos fragmentada, particularmente cuando se encuentra confinada a manchones aislados de hábitat adecuado. Un grupo de estas poblaciones separadas pueden tratarse como una entidad con sus propias características: una metapoblación. La característica crucial de su dinámica es el equilibrio entre la tasa de extinción de las poblaciones locales y la tasa con la que parches vacíos de hábitat son recolonizados por individuos o propágulos emigrando de las poblaciones remanentes.

Métodos de máxima verosimilitud: máxima verosimilitud es el método más general para hacer una estimación estadística; es un método alternativo al de mínimos cuadrados. Dado un modelo y ciertos datos, la verosimilitud de un valor dado para un parámetro estimado es la probabilidad de los datos, dado el modelo y el valor del parámetro. Por lo tanto, la probabilidad de los datos es una función del parámetro. La probabilidad de todos los grupos de datos posibles debe sumar 1, pero cuando los datos se mantienen constantes y se varía el parámetro, los diferentes valores no tienen que sumar 1. Estos valores se llaman “verosimilitudes” para distinguirlos de las probabilidades. El método de máxima verosimilitud elige el valor que maximiza la probabilidad de que los datos observados hubieran ocurrido.

Mutación: cualquier cambio aleatorio espontáneo, grande o pequeño, en el genoma. Mutación aleatoria implica no-direccional con respecto a la evolución. La mutación genera variación sobre la cual puede actuar la selección natural.

Panmixia: describe a una población en donde el apareamiento ocurre en forma aleatoria con respecto a la distribución de los genotipos en la población. Las poblaciones panmicticas son, probablemente, muy raras en condiciones naturales debido a que las divisiones espaciales en el ambiente ocasionan endogamia y preferencia por machos o hembras con ciertos fenotipos, en lo que se llama apareamiento selectivo.

Población mínima viable: este es un concepto popular en biología de la conservación, definido como límite en tamaño de población, por abajo del cual una extinción rápida está prácticamente garantizada. Es obvio que, en general, las poblaciones pequeñas son más vulnerables que las más grandes, aunque no se ha establecido teórica o empíricamente que existe un tamaño de población crítico por abajo del cual la probabilidad de extinción aumenta súbitamente. Es quizás más útil estimar la probabilidad de extinción en función del tiempo para diferentes poblaciones que para una población mínima viable específica. Comúnmente se han aplicado dos medidas: un tamaño de población mínima viable es aquel que puede tener al menos 99% de probabilidad de sobrevivir 1,000 años; y “amenazada” la que tiene un 20% de probabilidad de extinción en 20 años.

Polimorfismo balanceado: el polimorfismo es una forma de variación genética en la que se observan diferentes formas, tipos de comportamiento o historias de vida dentro de una población o especie con frecuencias tan similares que es poco probable que se hayan mantenido por mutación. El polimorfismo balanceado persiste con el tiempo, mantenido por la diferente mortalidad de los genotipos como resultado de cambios en las presiones de selección. Actúa como un mecanismo de amortiguamiento contra la incertidumbre ambiental sin pérdida de la adaptabilidad que podría aparecer como resultado de recombinaciones génicas conflictivas.

Polimorfismo de los sitios de restricción (polimorfismo de la longitud de los fragmentos de restricción o RFLP's): variantes alélicas o polimorfismos que se pueden identificar sin que sea necesario identificar el producto del gene ya que los cambios en bases simples en la secuencia de reconocimiento de las enzimas de

restricción pueden alterar el patrón de cortes en el ADN. Esto ocasiona una variación detectable en la longitud de los fragmentos de ADN que es heredada en forma mendeliana codominante. La variación en la longitud de los fragmentos de ADN generada por la presencia o ausencia de sitios de restricción se detecta por electroforesis y se puede usar para distinguir genotipos diferentes. En la práctica los RFLP's se detectan mediante la extracción y digestión de ADN de diferentes individuos con enzimas de restricción seguido de análisis mediante "southern blotting". Las variantes en los genomas de diferentes individuos se pueden detectar con sondas que detectan grupos de secuencias de bases repetidas en el ADN.

Polimorfismo genético: presencia dentro de una población en una especie de formas o fenotipos discretos determinados genéticamente, en tal grado que la ocurrencia de la forma más rara no se deba a mutación recurrente.

Preadaptación: característica o condición de un organismo que podría o no ser benéfica en su ambiente actual, pero que podría aumentar su capacidad para funcionar en un nuevo ambiente o bajo diferentes circunstancias. Stephen J. Gould la ha renombrado como "exaptation". Esto no implica la evolución de estructuras con anticipación a necesidades futuras.

Pseudogene: secuencia de nucleótidos similar a la de un gene funcional, pero que no es funcional, generalmente porque le falta un promotor de transcripción. Los pseudogenes pueden estar localizados cerca de los genes funcionales relacionados, pero también se han encontrado en sitios lejanos de sus genes funcionales relacionados. Los pseudogenes no son afectados por la selección natural, por lo que muestran mayores tasas de cambio que sus contrapartes funcionales.

Restauración ecológica: es el regreso de un ecosistema a una aproximación de su condición estructural y funcional antes de que ocurriera el daño. Las especies perdidas no pueden sólo reemplazarse, sin asegurar que el sistema está funcionando de una manera similar a su condición antes del disturbio.

Selección natural: proceso que involucra diferencias entre individuos en la tasa de supervivencia o de reproducción, ocasionando que algunos estén más representados que otros en la siguiente generación. El proceso de selección natural se usa generalmente para explicar todo o la mayor parte del cambio evolutivo.

Tamaño efectivo de población: es el número de individuos que en una población ideal teórica produciría la misma cantidad de deriva genética que en la población actual. Una población ideal es una población con apareamiento aleatorio en donde la única fuerza evolutiva es la deriva genética; esto es, donde los cambios en frecuencias génicas se deben exclusivamente al error de muestreo de una generación a la siguiente. El tamaño efectivo de población de una población real se puede considerar como una medida de cuántos individuos genéticamente distintos participan realmente en la formación de la nueva generación.

Teorema fundamental de Fisher: este teorema establece que "la velocidad de aumento en adaptabilidad (fitness) de cualquier organismo es igual a la varianza genética en adaptabilidad en ese momento. Comúnmente se malinterpreta como que la selección producirá continuamente un aumento en adaptabilidad, lo cual se ha demostrado que es incorrecto. Hay dos componentes que influyen en el cambio en adaptabilidad, uno debido a la selección natural y el otro debido al cambio ambiental. El teorema de Fisher sólo se refiere al primero; en condiciones de cambio ambiental, la adaptabilidad podría declinar.

Teoría neutral de la evolución: esta teoría considera que la mayoría de las diferencias genéticas entre individuos o especies se deben a la acumulación accidental de secuencias mutantes de ADN que tiene poco o ningún efecto directo en el éxito reproductivo individual. Estas secuencias se dicen neutras con respecto a los factores asociados a la selección natural.

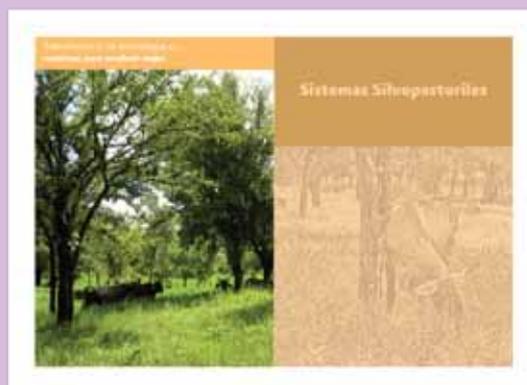
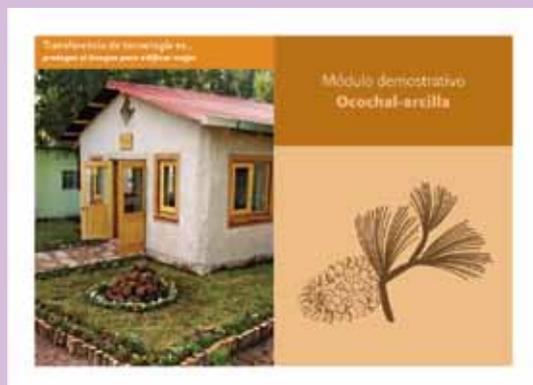
Valor adaptativo (fitness): representa una medida a corto plazo del éxito reproductivo esperado. No es una propiedad del individuo. El valor adaptativo integra un modelo de demografía genotípica que hace ciertos supuestos sobre la población y las interacciones individuales y genotípicas dentro de ella. Para obtener el valor adaptativo genotípico en una población, se deben conocer las diferencias genotípicas en los componentes del valor adaptativo, como la viabilidad dependiente de la edad, la fecundidad dependiente de la edad y la edad de madurez; también se debe conocer si los individuos son independientes o interactúan en supervivencia y reproducción.

Varianza genética: en genética cuantitativa, la varianza genética en una población es la porción de la varianza fenotípica total atribuible a causas genéticas. La varianza genética es la varianza de los valores genotípicos de los individuos en la población. El valor genotípico de un individuo es la suma de varias partes estadísticamente independientes: A, el valor de cruzamiento del individuo; D, la desviación de dominancia; e I, la contribución de las interacciones entre loci. Dado que A, D, e I son independientes, la varianza de G, $V_G = V_A$ (varianza genética aditiva) + V_D (varianza genética de dominancia) + V_I (varianza de interacción o de epistasia).

Varianza genética aditiva: se define de dos maneras; en la genética cuantitativa empírica (estadística), representa la varianza de los valores de cruzamiento en la población, mientras que en la genética cuantitativa teórica representa la porción de la varianza genética que es explicada por la regresión lineal de los valores genotípicos con respecto al número de alelos A_1 en el genotipo diploide. Se expresa como (V_A). La primera definición corresponde a la varianza genética aditiva estimada mediante la regresión de los valores de los progenitores con respecto a los valores de la progenie, e incluye la varianza de la interacción aditiva X aditiva debido a la interacción entre los loci. La segunda definición no incluye los componentes de la interacción entre loci. En la genética cuantitativa teórica, la varianza genética aditiva por locus bialélico A ($V_A = 2pq^2$) es igual a la varianza en el número de alelos A_1 en los individuos de la población ($2pq$) multiplicado por el cuadrado del efecto promedio de la substitución de un gene, representando el efecto aditivo de un alelo calculado en esta población.

Vigor híbrido: las cruzas entre líneas endogámicas con frecuencia originan individuos híbridos de mayor tamaño, con mayor descendencia o semillas, más fuertes y resistentes. Este fenómeno se llama "vigor híbrido". Las dos líneas parentales podrían presentar depresión endogámica debido a la homocigosis en alelos recesivos deletéreos en varios loci, mientras que los híbridos podrían no ser homocigóticos en ninguno de estos alelos deletéreos y tendrían un mayor valor adaptativo. Una segunda explicación es que los heterocigotos tiene un mayor valor adaptativo intrínseco debido a la interacción entre alelos en cada loci.

Catálogo de postales (vol. 2)





**EJEMPLAR GRATUITO
PROHIBIDA SU VENTA**



COMISIÓN NACIONAL FORESTAL



AÑO INTERNACIONAL
DE LOS SUELOS - 2015

www.conafor.gob.mx