

UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
ESCUELA DE BIOLOGÍA

Complemento de Clases Teórico-Prácticas

Fundamentos de Evolución

Bloque 2

Autores

Dr. Claudio Sosa
Dr. Juan Bajo
Dr. Gabriel Bernardello
Dra. Bárbara Arias Toledo
Dr. Gustavo Pigino
Dr. Santiago Rodríguez
Biól. Sabino Ortiz Bergia

Córdoba
2020

BLOQUE N° 2:

EL PROCESO EVOLUTIVO Y SUS ESTRATEGIAS

"Evolución" implica cambio con continuidad, normalmente con un componente direccional. La evolución biológica se define mejor como cambio en la diversidad y adaptación de las poblaciones de organismos. La primera teoría coherente de la evolución la propuso, en 1809, el naturalista y filósofo francés Jean Baptiste de Lamarck, quien centró su atención en el proceso de cambio a lo largo del tiempo, es decir, en lo que le parecía una progresión de la naturaleza desde los organismos visibles más pequeños hasta los animales y plantas más complejos y casi perfectos, y, por tanto, hasta el hombre.



Actividad 1:

Basándose en un libro de Biología general (p.e. Curtis, Villé) analice cuales son las evidencias que apoyan a la teoría de la evolución. Luego, sintetice sus conclusiones completando el siguiente cuadro.

EVIDENCIAS	Consideraciones
Registro fósil	
Anatomía comparada	
Pruebas genéticas	
Selección artificial	
Otras (especificar)	

EL MECANISMO EVOLUTIVO SEGÚN LA TEORÍA SINTÉTICA

Los cambios en el curso de la evolución ocurren sobre los organismos individuales. Sin embargo, sólo son observables en el seno de los grupos y en el transcurso de sucesivas generaciones. Por esto, los cambios que importan a la evolución son aquéllos heredables y la unidad de evolución no es el individuo sino la **población**. Se entiende por tal a una asociación de individuos de la misma especie que coexisten en un hábitat y, lo más importante, que pueden cruzarse entre sí, son potencialmente interfériles. Dada esta potencial interfertilidad o panmixia (del griego *pan*: todo y *mixis*: mezcla) los genes de los individuos que conforman una población fluyen libremente entre sus integrantes mediante el proceso de reproducción sexual.

La sumatoria de los genes de los individuos que componen una población es el **patrimonio genético** (llamado asimismo pool, complejo, reservorio o acervo genético) de la misma. El pool genético es una abstracción: obviamente, los genes de un pool se hallan en diferentes combinaciones de alelos, constituyendo **genotipos** de individuos particulares. Las Leyes de Mendel nos explican la forma en que estos alelos se transmiten en la reproducción sexual, determinando el genotipo de cada individuo.

Siendo que el **fenotipo** –es decir las características morofisiológicas y etológicas de un organismo- está determinado en gran medida por su genotipo, la herencia se comporta hasta cierto punto como un factor conservador, que tiende a mantener las generaciones sucesivas dentro de un esquema común.

Pero en poblaciones naturales, el pool genético se ve enriquecido en cada generación por nuevas variantes génicas. Esta **variación genética** es el producto de la **mutación**, que introduce nuevos alelos y de la reproducción sexual, que favorece la **recombinación** de los genes existentes, creando diversos genotipos. Así, la existencia de variación genotípica (sumada a factores exógenos) acarrea la **variación fenotípica**.

Como señalara Darwin, entre las “variaciones individuales” algunos fenotipos resultan más ventajosos que otros frente a determinadas condiciones ambientales. Éstos serán los “elegidos”, los favorecidos por la **selección natural**. En efecto, es el medio quien da la medida del grado de adaptación de cada fenotipo. Pero, ¿qué se entiende por aptitud en términos evolutivos? La aptitud no es sólo la capacidad de confrontar exitosamente con las dificultades del ambiente, sino gracias a ello y además de ello, **alcanzar la posibilidad de reproducirse**. Esto significa que la generación siguiente heredará los alelos determinantes del fenotipo seleccionado. En consecuencia, dichos alelos –en tanto las condiciones del medio no varíen- irán aumentando su **frecuencia** en el acervo genético de la población.

Según la Teoría Sintética, **evolución** es, precisamente, el cambio progresivo en la frecuencia de alelos de un patrimonio genético a lo largo del tiempo.

- La Teoría Sintética colocó a la selección natural en un papel central, como una fuerza evolutiva que modela a los organismos, permitiendo una creciente adaptación al medio generación tras generación. Si bien la selección natural elige fenotipos, lo que se transmite a la descendencia es la base genética de aquéllos. Por lo tanto, la materia prima sobre la cual trabaja la selección es la variación genética de la población. Por esto mismo, se dice que la evolución es **oportunista**; no persigue como fin la adaptación perfecta, pues trabaja sobre la materia prima disponible en la población. Y cuanto mayor sea la variabilidad genética de una población, más materia prima se ofrecerá a la evolución.
- En su versión más extrema, la Síntesis considera que los seres son capaces de una variabilidad genética (y por consiguiente fenotípica) infinita, por lo que la selección modela a una especie a partir de un conjunto continuo e infinito de posibilidades. En consecuencia, el resultado de la “todopoderosa” selección sería la adaptación casi perfecta de los organismos a su ambiente.
- La Síntesis rescata la idea de la evolución como resultado de la **acumulación gradual** de pequeños cambios adicionales.

Cabe destacar que en el seno de la Teoría Sintética, en continua revisión, algunas de estas hipótesis – el papel siempre protagónico de la selección natural, la capacidad infinita de variabilidad genética, así como el carácter gradual del cambio evolutivo- han sido cuestionados por diferentes corrientes surgidas con posterioridad.

FUERZAS PRIMARIAS DE LA EVOLUCIÓN

La teoría de Darwin implica que las poblaciones naturales estén constituidas por un tipo genético más o menos frecuente y algunas variantes poco frecuentes. En los últimos años ha podido rechazarse esta suposición al ponerse de manifiesto que las poblaciones naturales poseen un enorme reservorio de variabilidad genética, lo que sugiere que el papel del azar en el proceso evolutivo es más sutil de lo que suponía Darwin. Los progresos hechos en biología molecular junto con el tratamiento estadístico de la evolución aportado por la genética de poblaciones, han permitido que los biólogos comprendan mejor de dónde procede la variabilidad genética, cómo se mantiene en las poblaciones y cómo contribuye al cambio evolutivo.

La evolución, además de los cambios provocados en la estructura de los genes por **mutación**, implica cambios en la cantidad y en la organización de éstos. Un ser humano presenta en cada célula una cantidad de ADN muy superior a la de nuestros antepasados unicelulares de hace mil millones de años. Los

incrementos (o decrementos) evolutivos del material hereditario se producen sobre todo mediante duplicaciones (o delecciones) de segmentos de ADN; a continuación, los segmentos duplicados pueden evolucionar para cubrir funciones nuevas, mientras que los segmentos preexistentes conservan la función original.

Las fuerzas que originan las mutaciones génicas operan aleatoriamente, en el sentido de que las mutaciones genéticas se producen sin que exista ninguna relación con su futura adaptabilidad al ambiente. En otras palabras, un individuo mutante no tiene una probabilidad de aparecer en un ambiente en el que sería favorecido mayor que en otro ambiente en el que sería seleccionado en contra. Si aparece un mutante favorecido, puede considerarse que presenta una "preadaptación" a ese ambiente determinado: no apareció como respuesta adaptativa sino que más bien resultó ser adaptativo una vez que ya había aparecido.

Una población constituida por varios millones de individuos presentará probablemente algunas mutaciones por generación en prácticamente todos los genes de la población. No obstante, las mutaciones que dan lugar a cambios importantes en las características físicas del organismo es poco probable que resulten ventajosas. Como por lo general una población se halla bien adaptada a su ambiente, los cambios importantes suelen ser poco adaptativos. Según parece, la mayoría de cambios evolutivos se producen por acumulación gradual de mutaciones ínfimas, acompañadas por transiciones lentas en las características físicas de los individuos de la población.

La variabilidad hereditaria, reflejada por la existencia de múltiples alelos en una población constituye claramente un prerequisito para el cambio evolutivo. Experimentos realizados en el laboratorio han demostrado que, cuanto mayor es la variabilidad genética de una población, mayor es su tasa de evolución. En un experimento se cultivaron dos poblaciones de la mosca de la fruta *Drosophila* de modo que una de las poblaciones tuviera inicialmente doble variabilidad genética que la otra. A continuación se permitió que las poblaciones evolucionasen en el laboratorio durante 25 generaciones con una competencia muy intensa por el alimento y el espacio vital, condiciones que tienden a estimular los cambios evolutivos rápidos. Aunque ambos tipos de población evolucionaron adaptándose mejor al ambiente del laboratorio de una forma gradual, la tasa de evolución era sustancialmente superior en la población que presentaba inicialmente una variabilidad mayor.

La variabilidad observada en las poblaciones naturales es muy superior a lo predicho por la teoría darwiniana clásica. Los individuos, en vez de ser homozigóticos para el alelo dominante en la mayoría de loci, son heterozigóticos en una proporción elevada de los mismos. Esto tiene consecuencias importantes, sobre todo para los animales que se reproducen sexualmente.

La reproducción sexual supone la fusión de dos células germinales (el espermatozoide y el óvulo en los animales) que poseen cada una un sólo conjunto de cromosomas en lugar de las dos dotaciones homólogas presentes en todas las células somáticas. Las células germinales se forman mediante el proceso de la meiosis, o división reduccional, en la que el complemento normal de cromosomas se reduce a la mitad. En la primera etapa de la meiosis los cromosomas se duplican y los cromosomas homólogos se aparean. En esta etapa los cromosomas apareados pueden romperse por varios puntos e intercambiar fragmentos, proceso que recibe el nombre de recombinación. Los cromosomas resultantes son un mosaico de los cromosomas homólogos paterno y materno, y presentan por tanto una combinación nueva de alelos. En la segunda etapa de la meiosis cada célula se divide dos veces para dar lugar a cuatro células germinales. Durante la primera división, los cromosomas homólogos se distribuyen aleatoriamente, de modo que en cada célula germinal hay una mezcla de cromosomas maternos y paternos.

La mezcla de los genes por recombinación (que genera nuevas combinaciones de alelos en el mismo cromosoma) y la distribución aleatoria (que da lugar a combinaciones nuevas de cromosomas en las células germinales) no altera por sí sola las frecuencias génicas ni provoca evolución alguna. En efecto, tal como fue postulado por primera vez e independientemente por el matemático G. H. Hardy y por el biólogo W. Weinberg en 1908, la recombinación y la distribución aleatoria no provocan cambios netos en las frecuencias de los alelos de una población. En ausencia de selección, las frecuencias génicas se mantendrán constantes de una generación a otra, situación hipotética que ha sido denominada equilibrio Hardy-Weinberg. El efecto de la recombinación y de la distribución aleatoria consiste puramente en reordenar los genes existentes en una población de modo que, en cada generación, nuevas combinaciones de alelos se vayan exponiendo a la selección natural. La reproducción sexual genera, por tanto, una enorme cantidad de diversidad genética, incrementando mucho las posibilidades de evolución y suministrando a la población una adaptabilidad a un ambiente que cambie muy superior a la de una especie asexual. Quizá radique ahí la causa de que la sexualidad sea virtualmente universal en el mundo de los seres vivos, exceptuando organismos que como las bacterias se reproducen rápidamente y existen en cantidad muy elevada, por lo que pueden incorporar mutaciones en períodos cortos de tiempo.

El equilibrio de Hardy-Weinberg sólo rige si la población es grande. Una población pequeña que se separa de otra más grande puede ser representativa o no de la original, puesto que algunos alelos raros podrían estar representados en alta frecuencia o, por el contrario, perderse por completo. Por lo tanto, si la población pequeña aumenta el de individuos podría poseer una composición genética distinta respecto de la población original. Este caso de deriva genética se conoce como **efecto fundador**. Cuando una población disminuye drásticamente su tamaño por algún acontecimiento que tiene poco o nada que ver con las fuerzas de la selección natural, puede existir una drástica pérdida de la variabilidad genética. El **cuello de botella** (otra forma de deriva genética) en la

población no sólo tiende a eliminar por completo algunos alelos raros, sino también a hacer que otros estén representados en exceso en el reservorio.

Cuando ocurre **apareamiento no aleatorio**, el equilibrio Hardy-Weinberg también puede alterarse. La autopolinización (como en las arvejillas que estudiara Mendel) es una forma de apareamiento no aleatorio. En los animales, el comportamiento puede llevar muchas veces a que el apareamiento no se realice de manera aleatoria. Cuando esto sucede puede ocurrir un cambio en la frecuencia de los alelos y también de los fenotipos.

Las migraciones implican el movimiento de alelos (**flujo de genes**) hacia y desde una población. La inmigración puede introducir alelos nuevos en una población o modificar sus frecuencias. Mientras que el efecto de las migraciones sería reducir la diferencia entre las poblaciones, la selección natural tiende a acentuarlas al producir poblaciones más aptas a distintas condiciones locales.

Resulta evidente que cuanto mayor sea la heterozigosis de los individuos de una población que se reproduzca sexualmente, mayor será el número de posibles combinaciones de alelos en las células germinales y, por tanto, en la progenie potencial. De ahí que nunca hayan existido ni existirán dos seres humanos genéticamente idénticos (exceptuando los gemelos idénticos y otros partos múltiples a partir del mismo zigoto u óvulo fecundado). Ahí radica la base genética de la individualidad humana. Puede decirse lo mismo de cualquier otro organismo que se reproduzca sexualmente.

Parece claro, por tanto, que frente a la concepción de Darwin, la mayoría de la variabilidad genética existente en las poblaciones no surge en cada generación por mutaciones nuevas, sino por la reordenación mediante recombinación de las mutaciones acumuladas con anterioridad. Aunque la mutación sea la causa última de la variabilidad genética, constituye un suceso relativamente raro, suponiendo únicamente algunas gotas de alelos nuevos en el depósito mucho más grande de la variabilidad genética almacenada. La recombinación es en realidad suficiente por si sola para permitir a una población que expone la variabilidad escondida durante muchas generaciones, sin necesidad de un nuevo aporte genético mediante la mutación.

Puede concluirse que las poblaciones almacenan gran número de alelos, aun cuando no sean totalmente adaptativos en ese momento o en ese lugar; se mantienen por el contrario con frecuencias bajas en estado heterozigótico hasta que el ambiente cambia y entonces resultan súbitamente adaptativos, momento en el que su frecuencia va incrementando gradualmente bajo el influjo de la selección natural hasta que se convierten en el tipo genético dominante. Pero ¿cómo mantienen las poblaciones naturales esos enormes reservorios de variabilidad genética, necesarios para responder al ambiente cambiante? Cuando un alelo resulta localmente más adaptativo que otro, cabría esperar que la selección natural fuese eliminando gradualmente los alelos menos ventajosos en favor de

los más ventajosos, hasta que todos los loci fuesen homozigóticos. La persistencia de alelos localmente desventajosos sólo puede explicarse postulando mecanismos que mantengan activamente la diversidad, a pesar de las fuerzas selectivas que tienden a eliminarla.

Uno de dichos mecanismos es la superioridad de los heterozigotos. Si el heterozigoto Aa sobrevive o se reproduce mejor que el homozigoto AA y que el aa , entonces ningún alelo puede eliminar al otro. El ejemplo más sorprendente de dicho mecanismo es la anemia falciforme. Esta enfermedad humana, preponderante en África tropical y en Oriente Medio, está causada por un alelo que da lugar a una forma variante de la hemoglobina, que es el pigmento transportador de oxígeno de los glóbulos rojos. Estudios bioquímicos han puesto de manifiesto que este carácter se debe, en última instancia, a la sustitución de un aminoácido (valina) por otro (ácido glutámico) en un punto determinado de dos de las cuatro cadenas constituyentes (con un total de casi 600 aminoácidos) de la molécula de hemoglobina. La hemoglobina anormal puede distinguirse de la forma normal mediante electroforesis. Ese ligero cambio en la estructura de la hemoglobina variante tiene efectos catastróficos: hace que las moléculas de hemoglobina formen largos filamentos en el interior de los glóbulos rojos. De ello resulta que las células se colapsan y adoptan una configuración en hoz, dando lugar a una forma grave de anemia que generalmente es fatal antes de alcanzar la edad reproductora.

Dado que el alelo falciforme es obviamente desventajoso, ¿por qué persiste en la población humana de África tropical con una frecuencia tan elevada como es el 30%? Resulta que los individuos heterozigóticos para el carácter falciforme se hallan protegidos frente a la forma más letal de malaria, mientras que los homozigotos normales no lo están. El heterocigoto resulta, por tanto, claramente superior a ambos homocigotos: se halla protegido frente a la malaria y no padece la anemia falciforme. En consecuencia de lo cual, los heterocigotos sobreviven y se reproducen preferentemente, y el alelo que determina la anemia falciforme se mantiene en la población con una frecuencia elevada.

La selección también puede actuar de forma directa manteniendo múltiples alelos en la población. Si el margen de una especie abarca varios ambientes distintos, la selección natural diversificará el acervo de genes de tal suerte que varios alelos se hallarán adaptados de forma óptima a los distintos subambientes. Recientes trabajos de investigación han puesto de manifiesto que variantes enzimáticas (codificadas por alelos distintos) pueden diferir en su eficacia catalítica, en su sensibilidad a la temperatura, en su acidez o alcalinidad y en su respuesta a otros factores ambientales, haciendo, por tanto, que se hallen sometidas a la selección natural. Así, algunas variantes del enzima alcoholdehidrogenasa de poblaciones de la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* han resultado ser más resistentes al calor que otras variantes; las variantes resistentes al calor son más frecuentes en poblaciones de la mosca de la fruta de ambientes más cálidos que en poblaciones de ambientes más fríos. Este

hallazgo suministra una prueba importante de que en algunos loci pueden mantenerse múltiples alelos mediante "selección diversificadora" en poblaciones que viven en ambientes heterogéneos. Los individuos heterocigóticos para cierto número de loci también son generalmente más fuertes y se reproducen con más éxito que los individuos homocigóticos para gran número de loci; este fenómeno se conoce como vigor híbrido. Quizá la producción, por parte del heterocigoto, de proteínas y enzimas ligeramente variantes le permite adaptarse a un margen mas amplio de condiciones ambientales o bien explotar hábitats marginales.

Otro mecanismo que permite que en una población se mantengan alelos múltiples es la selección dependiente de las frecuencias; en ella la eficacia biológica de dos alelos no es constante sino que cambia al hacerlo la frecuencia de los mismos. Si un alelo resulta menos ventajoso que el otro cuando presenta una frecuencia elevada pero adquiere mayor ventaja cuando su frecuencia declina hasta un cierto nivel, la frecuencia de dicho alelo tenderá a estabilizarse aproximadamente en ese nivel.

También es posible que parte de la variabilidad observada en las proteínas represente cambios insignificantes en el ámbito funcional, que no alteren la supervivencia o el éxito reproductor del organismo; esas mutaciones serían selectivamente neutras. Por ejemplo, aunque se haya encontrado que algunas variantes enzimáticas (como las variantes de la alcoholdeshidrogenasa) tengan distintas características funcionales, puede suceder que otras no las tengan. En caso afirmativo, los escasos genes variantes sometidos a la selección natural podrían estar distribuidos a lo largo del cromosoma, junto con otros genes variantes selectivamente neutros. Aunque algunos alelos serían seleccionados a favor, la mayoría serían arrastrados sin ser puestos a prueba. Hasta qué punto la evolución, sobre todo a escala molecular, no se encuentra sometida a la selección constituye un tema de continuo debate entre los biólogos evolucionistas.

Actividad: A modo de recapitulación

Luego de la lectura del apartado previo, realiza un diagrama conceptual estableciendo las principales características de las *fuerzas primarias de la evolución*, así como las relaciones que pueden establecerse entre ellas.

Según la teoría lamarckiana

- a) ¿Todas las variaciones del medio producen cambios útiles?
- b) Si es válido el principio de "tendencia al progreso", ¿Por qué todos los seres vivos no evolucionaron en el mismo sentido?
- c) ¿Puede una estructura desarrollarse y posteriormente aparecer su función y uso?

Según la teoría darwiniana:

- a) ¿Es natural que la lucha por la existencia sea la única fuerza reguladora de las poblaciones?
 - b) ¿Es conservadora o creadora la selección natural?
 - c) ¿Cómo se mantienen ciertas características no adaptativas en una población?
-

LAS FUENTES DE VARIABILIDAD GENÉTICA

MUTACIÓN

Definida en sentido estricto, la mutación es la **alteración al azar** de la información que llevan los genes. La mutación puede afectar los genes de diversas maneras y en una extensión variable. En cualquiera de los casos, resulta el único mecanismo **generador de información heredable nueva** que se conoce. (Aunque si reducimos nuestro ámbito a una sola población, también puede aparecer información nueva por la **inmigración** o ingreso de individuos provenientes de otras poblaciones).

La frecuencia de mutación puede ser modificada por diversas influencias, tales como la presencia de ciertos otros genes, o la aplicación de radiaciones o de sustancias químicas, pero la naturaleza de la nueva información es aleatoria, no está determinada por estas influencias.

Esa información nueva no es necesariamente positiva para un individuo, también puede resultar perjudicial o neutra. No obstante, la aparición de mutaciones favorables, aunque se produzcan con baja frecuencia, alcanza para que la variación heredable siga teniendo “combustible” (en los seres humanos se calcula que cada recién nacido es portador de dos mutaciones nuevas).

De acuerdo con el grado de extensión que alcancen las mutaciones, éstas pueden ser:

- a. **Mutaciones génicas:** afectan a la estructura de un gen, por sustitución, delección o inserción de bases en uno o más tripletes.
- b. **Mutaciones cromosómicas:** afectan a la estructura de un cromosoma, por pérdida o separación de una de sus partes que, a veces, puede volverse a unir al mismo o a otro cromosoma, con alteraciones en mayor o menor grado.
- c. **Mutaciones genómicas o cariotípicas:** en las que si bien los cromosomas individuales permanecen inalterados, el cambio afecta a la dotación cromosómica en conjunto, ya que el número de cromosomas aumenta o disminuye.

RECOMBINACIÓN

La selección natural sólo discrimina fenotipos y éstos son el resultado de la acción cooperativa de todos los genes que constituyen el genotipo. Para que un alelo sea seleccionado, no basta con que sea “bueno” en sí mismo; es necesario además que establezca una armónica combinación con sus “compañeros de viaje”. Si un gen muy ventajoso compartiera el genotipo con un alelo letal, también sería eliminado; por el contrario, un gen neutro podría propagarse por el sólo hecho de hallarse ligado a otro favorecido por la selección.

Richard Dawkins, en su libro “El gen egoísta”, establece una analogía entre los genes y un grupo de remeros. Un remero que se vale sólo de sus propios medios no puede ganar una regata. Remar un bote es una empresa cooperativa. El éxito dependerá de qué tan buenos sean los otros miembros del equipo y de la coordinación que exista entre ellos. Siguiendo la analogía de Dawkins, la recombinación equivale a formar equipos de remeros, escogiendo sus integrantes al azar de entre un grupo de ellos (el pool génico). Cabe la posibilidad de que algunos equipos resulten muy malos, pero también es posible que en algún momento surja un equipo que reúna a los mejores.

En las poblaciones, las recombinaciones, ocurridas al azar, son el resultado de la **reproducción sexual** y tienen lugar en tres instancias:

- a. **Recombinación gamética:** en una población panmictica, cualquier individuo en edad reproductiva puede cruzarse con otro del sexo opuesto. Esto quiere decir que si en la población hay dos mil individuos en estas condiciones, existen, potencialmente, un millón de cruzamientos (combinaciones) diferentes.
- b. **Recombinación cromosómica:** como se vio en el estudio de la meiosis, la contribución de cromosomas paternos o maternos al complemento haploide de las gametas es un fenómeno aleatorio. Un individuo produce gametas que llevan informaciones sensiblemente diferentes entre sí.
- c. **Recombinación génica:** es consecuencia del crossing-over.

La reproducción sexual, por los mecanismos expuestos, permite la creación de innumerables genotipos nuevos, ofreciendo a las especies el beneficio de una rápida adaptación. En esto reside su ventaja sobre la reproducción asexual, que transmite la combinación genética sin ninguna alteración.

En ciertos casos, sin embargo, la panmixia se ve restringida. Por ejemplo, en las poblaciones pequeñas es frecuente el cruzamiento entre parientes y en las plantas es muy común la autofecundación. Ambas son formas de incesto y limitan la recombinación. El efecto del incesto en una población es la tendencia a la **homocigosis** (predominio de individuos homocigotos). De esta manera, alelos recesivos que pudieran haberse mantenido ocultos se manifiestan fenotípicamente. Si dichos alelos reducen la posibilidad de adaptación de sus portadores, el incesto resulta nefasto. Pero si, por el contrario, la población ha

logrado una combinación genética óptima para las condiciones de su hábitat, la conservación de la condición homocigótica es de vital importancia.

En las poblaciones heterogaméticas o panmícticas se mantiene un porcentaje alto de **heterocigosis** (predominio de heterocigotas). Esto implica una gran diversidad genética que se recombinan en cada generación. Aunque muchas de estas recombinaciones no sean productos o genotipos óptimos, la capacidad de adaptación y la flexibilidad evolutiva alcanzan su máximo.

El genotipo heterocigota es, en muchos casos, más favorable que cualquiera de los homocigotas. A esta superioridad del heterocigota se la llama **vigor híbrido o heterosis**. No obstante, la población mantiene un **polimorfismo balanceado** de fenotipos, es decir, los homocigotas no son eliminados, ya que siempre surgen en un 50% de la cría de dos heterocigotas.

La heterocigosis supone, además, una gran reserva de alelos recesivos ocultos que, por homocigosis, pueden emerger y ser presentados a la selección natural. Suele ocurrir que alelos surgidos por mutación y que permanecen ocultos y neutros por mucho tiempo en un pool génico, emergen en un momento en que cambian las condiciones ambientales, pasando a ser ventajosos (recordemos el carácter “oportunista” de la evolución). Este fenómeno se conoce como **preadaptación**.

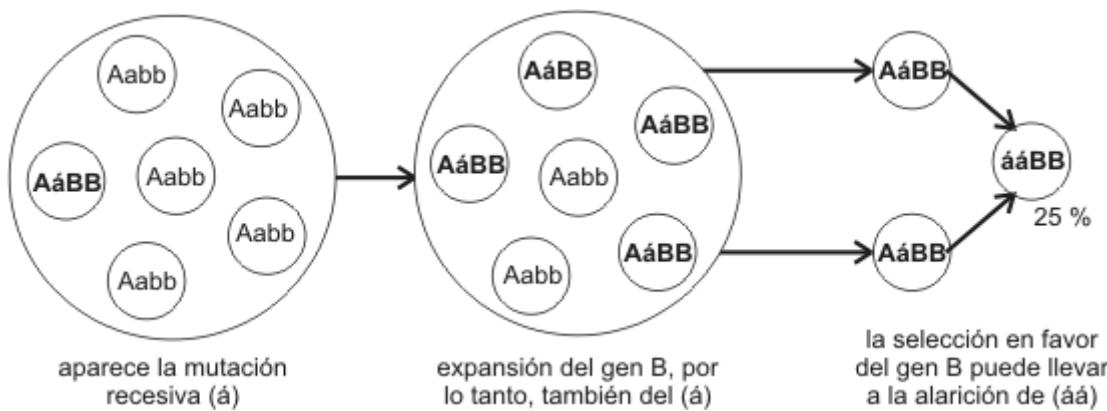


Figura- Mutación y Recombinación. Si aparece una mutación **á** recesiva en un organismo y éste también lleva un gen **B** fuertemente favorecido por la selección, ambos genes pueden difundirse por la población.

SELECCIÓN NATURAL: REPRODUCCIÓN DIFERENCIAL

La selección organiza y ordena la materia prima suministrada por las mutaciones y recombinaciones y para ello se orienta según la “dirección” que marcan los cambios del ambiente. La “lucha por la existencia” es el instrumento que emplea. Pero esta lucha no se desarrolla de un modo cruelo y brutal, se trata

más bien de un proceso estadístico en el que algunos individuos dejan más descendientes que otros. Dicho proceso se denomina **reproducción diferencial** y en ello consiste la concepción actual de la selección natural.

La aptitud, entonces, está determinada por la capacidad de **propagar los alelos propios** en las generaciones siguientes, a expensas de otros alelos diferentes.

Según este punto de vista, el organismo mayor y más poderoso de una población podría ser muy “apto” en cuanto a comportamiento, pero si fuera estéril, carecería de importancia en el aspecto reproductor y, por lo tanto, en el evolutivo. Recíprocamente, un organismo débil, enfermizo, podría ser “inepto” en comportamiento, pero tener una descendencia numerosa. Claro que, generalmente (aunque no necesariamente) los que dejan más descendientes son los organismos mejor preparados para sobrevivir en su ambiente. Por lo tanto, la reproducción diferencial tiende a imponer en la población la información genética de los fenotipos más ventajosos.

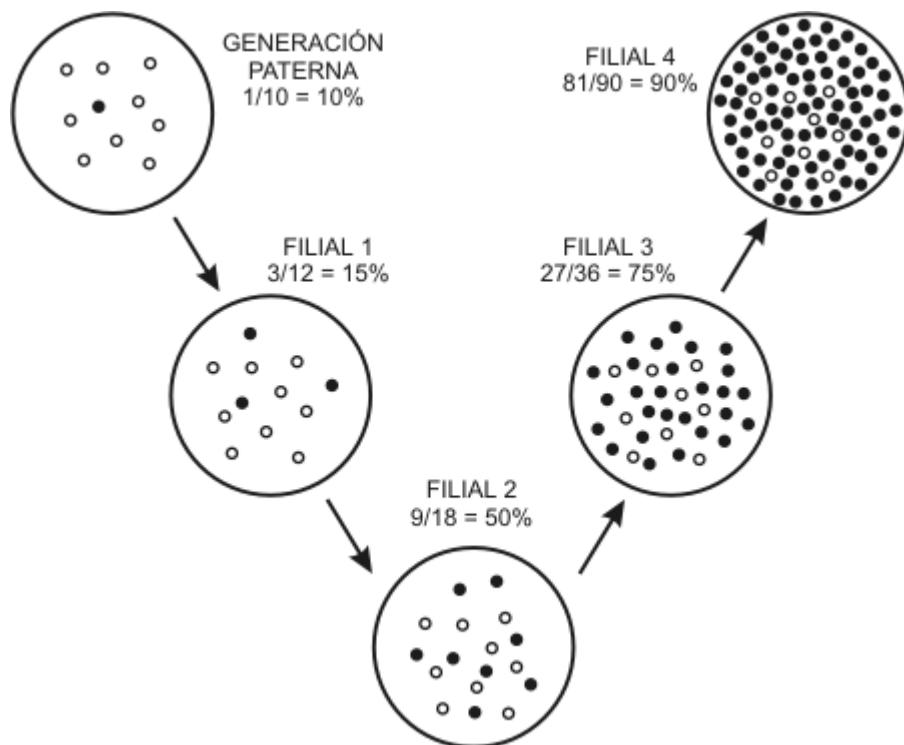


Figura – Reproducción diferencial. Se supone que surge una variación en un individuo de la generación paterna (punto negro) y que el individuo es capaz de dejar 3 descendientes. Por otra parte, cada organismo no variante (punto blanco) es capaz de dejar solamente 1 descendiente. Durante las generaciones siguientes el tipo variante representará una fracción progresivamente mayor del número total. Tal difusión de las variaciones, producidas por reproducción diferencial, constituye la selección natural.

Un ejemplo de evolución reciente: el DDT y las moscas

Para ilustrar la forma en que interactúan los distintos agentes que participan del proceso evolutivo, describiremos un caso de evolución reciente que fue observado por el hombre.

En 1948, el químico suizo Paul A. Muller recibió el premio Nobel por el descubrimiento del DDT. Este insecticida provocó euforia por su efectividad, aunque ésta fue efímera, pues pronto los insectos se hicieron inmunes a su acción. ¿Qué había ocurrido?

Se descubrió que entre los insectos libres se daban casos de mayor o menor resistencia al insecticida (**variación fenotípica**). Es decir que frente a la **presión selectiva** ejercida por el DDT, algunos individuos resultaban **más aptos**. Por otro lado, experimentos efectuados con la mosca de la fruta demostraron que los rasgos que conferían resistencia eran heredables; estaban inscriptos en el **genotipo** y existía **variación genética** para ellos. Dichos rasgos se transmitían, en principio, en forma independiente. Ellos son:

1. Capa de quitina tres veces menos permeable al DDT que en otros insectos.
2. Presencia de enzimas que les permiten transformar al DDT, muy rápidamente, en un compuesto inocuo.
3. Mayor cantidad de grasa corporal donde se acumula el DDT sin que cause daño.
4. Mayor tamaño, por ende soportan dosis mayores.
5. Comportamientos tales como abandonar las casas a la noche (cuando habitualmente se fumiga) y evitar las superficies verticales (que son las más rociadas).

Los individuos que no presentaban ninguno de estos rasgos perecieron en las primeras fumigaciones: fueron eliminados por **selección natural**.

Los que tenían alguno de ellos, en cambio, sobrevivieron y se cruzaron entre sí para dar origen a la siguiente generación (**reproducción diferencial**), que heredó así los alelos para la resistencia. Éstos, que habían aparecido en el pool génico por **mutación** y que hasta el descubrimiento del DDT carecieron de importancia adaptativa, aumentaron su **frecuencia** progresivamente al ser favorecidos por la selección. Esto es un ejemplo de **preadaptación**.

Con el correr de las generaciones no sólo aumentaba el número de individuos resistentes, sino también el grado de resistencia. Dado que los

sobrevivientes portaban al menos uno de los alelos ventajosos, al entrecruzarse generaban descendientes que reunían en su genotipo los genes heredados por ambas líneas (**recombinación gamética**). Las gametas de estos insectos podían llevar a la vez genes “buenos” paternos y maternos (**recombinación cromosómica**). Por último, sus nietos heredaban los alelos de ambos orígenes ligados en el mismo cromosoma, gracias al proceso de crossing-over (**recombinación génica**).

En este caso se puede leer claramente cómo a partir de un pool con alta variabilidad genética, la presión selectiva del medio y la reproducción sexual y diferencial generan cambios en las frecuencias de alelos y por consiguiente en las características fenotípicas de una población. En el marco de la Teoría Sintética esto es evolución.

GENÉTICA DE POBLACIONES: LA LEY DE HARDY–WEINBERG

Hemos visto que la población es el centro de estudio de las investigaciones acerca de la evolución; la **Genética de poblaciones** es la disciplina que lleva a cabo tales investigaciones. Sus objetos de estudio son:

- Los cambios que se producen en el patrimonio genético de las poblaciones.
- El análisis de las causas que provocan dichos cambios.

Para encarar este estudio parte de una **población ideal**, cuyo comportamiento es descripto por el principio de Hardy–Weinberg. Éste fue enunciado en 1908, en forma simultánea e independiente por el matemático inglés Hardy y el médico alemán Weinberg. Se deduce de la aplicación de las leyes de Mendel a las poblaciones y predice lo que ocurrirá con sus frecuencias génicas bajo ciertas condiciones.

Lo analizaremos mediante un ejemplo, para luego enunciarlo:

Consideremos una población cuyos individuos presentan un rasgo regido por un par de alelos: A y a. Los genotipos posibles serán AA, aa y Aa. Dadas las siguientes proporciones en la población inicial:

$$N = N^{\circ} \text{ total de individuos} = 100$$

Genotipos	AA	aa	Aa
Nº de individuos	36	16	48

¿Qué hemos de esperar para la siguiente generación, suponiendo que todos los individuos se cruzaran al azar?

Primero averiguaremos la **frecuencia de los alelos A y a en las gametas**.

Llamaremos: **p** a la frecuencia del alelo A

q a la frecuencia del alelo a

Como sólo existen dos alelos: **p + q = 1**

Dado que cada individuo AA aportará un gen A y cada individuo Aa aportará un gen A o un gen a, con igual probabilidad (50%), la frecuencia **p** se calcula con la siguiente fórmula:

$$p = \frac{AA + \frac{1}{2} Aa}{N} = \frac{36 + \frac{1}{2} 48}{100} = 0,6$$

Con la misma fórmula calculamos **q**:

$$q = \frac{aa + \frac{1}{2} Aa}{N} = \frac{16 + \frac{1}{2} 48}{100} = 0,4$$

Una vez halladas **p** y **q**, puede calcularse la proporción de los genotipos en la generación descendiente:

Óvulo	Espermatozoide	Cigoto	Frecuencia	Porcentaje
A	A	AA	$p \times p = 0,6 \times 0,6 = 0,36$	36 %
a	a	Aa	$q \times q = 0,4 \times 0,4 = 0,16$	16 %
A	a	Aa	$p \times q = 0,6 \times 0,4 = 0,24$	24 %
a	A	Aa	$p \times q = 0,6 \times 0,4 = 0,24$	24 %

De estos simples cálculos se desprende que la población obtenida es genéticamente igual a su predecesora inmediata; las frecuencias de los alelos en el pool no han variado.

De aquí surge el **enunciado de Hardy–Weinberg**:

“Si el apareamiento es aleatorio, si no ocurren mutaciones y si la población es grande, entonces las frecuencias génicas de una población permanecen constantes de generación en generación.”

Una población que cumpla con las condiciones de esta ley tendrá un ritmo de evolución igual a cero. Pero esto no ocurre con ninguna población natural; en ellas las frecuencias de alelos siempre están cambiando.

El valor de la ley consiste en proporcionar un patrón que nos permite detectar los cambios y las fuerzas responsables de los mismos. Cualquier **desviación de las condiciones** que establece la ley actuará como factor de evolución:

- ***El apareamiento NO es al azar en la mayoría de las poblaciones naturales.*** No todos los genotipos tienen el mismo valor adaptativo, por lo tanto algunos resultan más beneficiados que otros por la selección natural. Supongamos que el genotipo aa cause la muerte de un tercio de sus portadores en el período embrionario. Los cigotos aa se formarán pero no llegarán a la edad reproductora. Los individuos AA y Aa formarán una fracción mayor de la población reproductora: las frecuencias génicas se alteran. Por otro lado, las parejas se forman por criterios no aleatorios, tales como fuerza, inteligencia, apariencia, atractivo sexual. Esta selección sexual es una forma más de la selección natural y hará que ciertos genes se propaguen más que otros.
- ***Los genes mutan.*** La introducción de un alelo nuevo en la población produce automáticamente un cambio en las frecuencias preexistentes. Posteriormente, dicho alelo será sometido a la selección natural.
- ***El principio de Hardy–Weinberg no se cumple en poblaciones pequeñas (menos de 100 individuos).*** Esto es así porque el equilibrio de Hardy–Weinberg depende de las leyes de la probabilidad, que no se cumplen cuando el número de casos considerados es bajo, por lo que en pequeñas poblaciones pueden obtenerse frecuencias génicas diferentes de las esperadas.

LA DERIVA GENÉTICA

La deriva genética se define como la alteración al azar (independientemente del valor adaptativo) de la frecuencia de un gen en poblaciones pequeñas.

En la deriva genética se observan dos procesos:

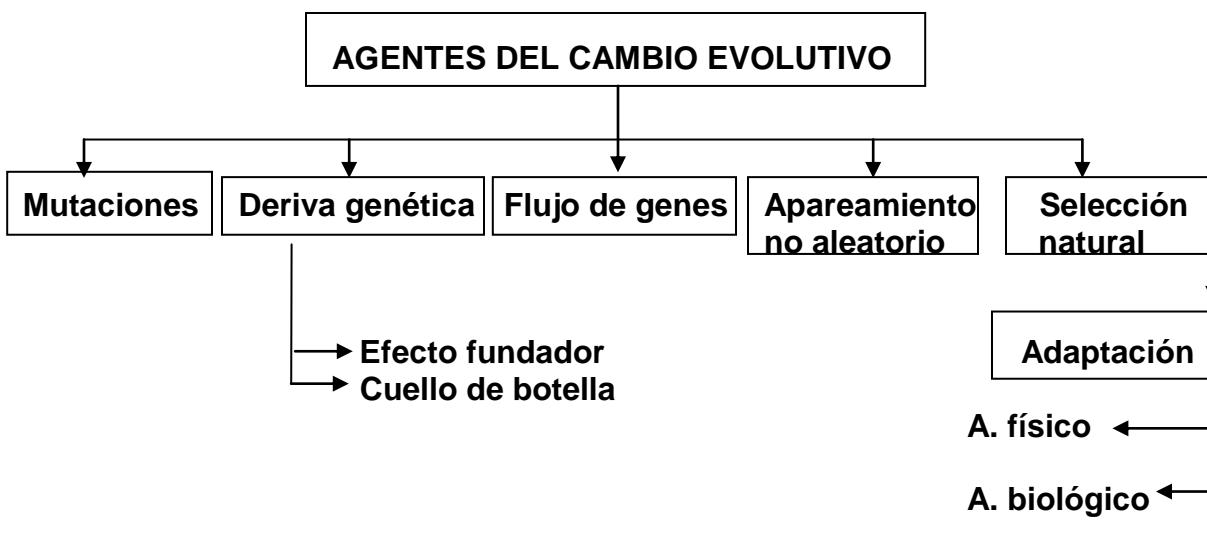
- En primer lugar, un grupo reducido de individuos queda separado de una población grande. La parte del pool genético que pasa a la nueva población puede o no ser representativa de la original (tal vez algunos alelos no estén presentes y otros se hallen representados en exceso).
- En segundo lugar, el reducido tamaño de la población conduce al incesto, por lo que los alelos - que llegaron a ella por azar – tienden a recombinarse en forma homocigótica.

El papel de la deriva genética como agente evolutivo ha sido discutido, pero se conocen por lo menos dos situaciones en las que se demostró su influencia:

1. Efecto del fundador. Un ejemplo lo constituye el grupo Old Order Amish, fundado en Pennsylvania hace 200 años. En este grupo existe una altísima frecuencia de un alelo recesivo, que es poco frecuente en la población mundial y que en estado homocigótico ocasiona enanismo y polidactilia. El grupo se mantuvo aislado y desciende de unos pocos individuos, de modo que, por accidente, uno de ellos debió ser portador del alelo.

2. Cuello de botella. En algunas poblaciones el tamaño oscila a lo largo del año, pasando por períodos en que el número de individuos se mantiene en un nivel mínimo. Estas fluctuaciones ocurren espontáneamente en poblaciones de insectos y de mamíferos como los lemmings, aunque también pueden ser causadas por el hombre o por catástrofes naturales. Cuando la población queda reducida, se produce una deriva genética con la consiguiente homocigosis ocasionada por incesto, de forma que al aumentar la población masiva, el patrimonio génico resulta más o menos alterado. El tránsito por este cuello de botella, como todo fenómeno aleatorio, puede suponer un nuevo impulso hacia una mejor adaptación, o bien conducir a la población al fracaso.

A modo de síntesis



Actividades

Parte I: Fuerzas y estrategias evolutivas

I) Analice el siguiente ejemplo:

Especies inglesas de mariposas nocturnas, se alimentan y aparean de noche, en tanto que duermen de día posadas en los troncos de árboles. Su coloración es importante para evitar que los pájaros las coman mientras duermen. De este modo, suelen presentar un color que pasa desapercibido en el tronco.

En 1850, cerca de Manchester (Inglaterra), los árboles estaban normalmente cubiertos de líquenes y los colores de estas polillas eran moteados en un rango que iba del gris claro a casi negro, siendo muy raras las formas negras y muy comunes las formas grises. Aquellas mariposas de color oscuro eran fácilmente vistas por los pájaros, por lo cual tenían mayor probabilidad de servir como alimento a los pájaros.

Como consecuencia de la revolución industrial iniciada en la década de 1850, aumentó la contaminación ambiental y los líquenes, muy sensibles a ella, comenzaron a desaparecer de los troncos, los cuales se oscurecieron. La mayoría de las mariposas en la zona industrial de Manchester ahora son oscuras y solo unas pocas de color claro. A partir de 1952, se inició un estricto control de la polución y los líquenes volvieron a ser abundantes; con ellos, las polillas grises empezaron a ser más frecuentes.

A) A partir del ejemplo conteste:

- I.A.1. ¿Por qué empiezan a ser más abundantes las mariposas oscuras con respecto a las claras? Formule hipótesis que le permita comprender el fenómeno ocurrido.
I.A.2. Las mariposas. ¿se adaptan de modo que cambia su color durante la vida?
I.A.3. ¿Cambia el ambiente a las mariposas? ¿Cómo cambian de color?

B) Como puede apreciar. a este ejemplo podría analizarlo desde la perspectiva de Lamarck y de Darwin.

- I.B.1. Imagine ambas posibilidades y explíquelas.
I.B.2. ¿A cuál de ellas corresponde la hipótesis que planteó en el punto I.A.1?

II) Lea atentamente el siguiente texto:

*En Hawái existen varias especies de mariposas del género *Hedylepta*, que se alimentan de plantas de plátano. Todas las especies de este género que no viven en Hawái se alimentan de pasto, semillas, lirios, palmas o legumbres. El hecho más sorprendente aquí es que el plátano fue introducido en las islas de Hawái, por los polinesios, hace tan solo 1000 años. Por lo anterior, se considera que algunas especies del género *Hedylepta* han cambiado durante ese breve lapso y formado nuevas especies, que se alimentan exclusivamente de plátano.*

A) En función de la lectura responda las siguientes preguntas:

- II.A.1. ¿Qué explicación daría a lo ocurrido en cada lugar?

II.A.2. ¿Por qué se originaron las nuevas especies de mariposa que comen plátano en Hawái?

B) A través de un diagrama conceptual conteste: ¿cómo se puede producir el aislamiento reproductivo o las barreras que impiden el intercambio de genes entre poblaciones?

Parte II: Estrategias evolutivas y Teorías

I) El siguiente texto es atribuido a Lamarck, como un ejemplo para apoyar sus ideas acerca de la evolución de las especies.

"Los ojos en la cabeza son característicos de gran número de diversos animales y forman parte esencial del plan de organización de los vertebrados. Sin embargo, el topo, que por sus costumbres usa muy poco la vista, tiene ojos muy pequeños y apenas ven. Lo mismo ocurre con un animal llamado aspalax, que vive bajo la tierra, como el topo, y que posiblemente recibe aún menos la luz del día. Ha perdido totalmente la vista, y sólo le quedan vestigios de los ojos, que además están cubiertos bajo pliegues de piel.

Aunque muchos animales diversos han perdido el uso de los ojos y muchas veces, como vimos estos órganos casi desaparecen, corresponden al grupo de los vertebrados, en cuyo plan de organización se incluye la vista. Por lo tanto, seguramente tenían ojos antes, y es evidente que, si ya no los tienen, o los tienen en extremo debilitados, se debe a un empobrecimiento producido por la falta de uso".

En función de la lectura previa responda las siguientes preguntas:

- I. 1) ¿Qué importancia le otorgaría, desde la teoría de Lamarck y desde la de Darwin, al hecho de que estos animales vivan bajo tierra?.
 - I. 2) ¿Cómo explicaría, desde la teoría de Darwin la debilidad o falta de ojos de estos animales?
 - I. 3) ¿Qué papel juega la herencia y el ambiente en la teoría de Lamarck y en la de Darwin?
-

Parte II: Selección sexual

I. En la asignatura Introducción a la Biología hemos reflexionado sobre ventajas y desventajas de algunas estrategias reproductivas de los diferentes grupos de seres vivos.

El éxito de la reproducción sexuada en el proceso evolutivo queda demostrado por su presencia desde niveles muy simples de complejidad de los organismos, como las levaduras, hasta los grupos de mayor complejidad de animales y plantas. No obstante persiste la asexualidad en varios grupos de animales y en las plantas. Al respecto conteste:

I. 1) ¿Por qué aún hay animales que mantienen el tipo de reproducción asexual? Cite ejemplos.

I. 2) ¿Cuál fue la tendencia en animales en cuanto a la reproducción? ¿A qué estuvo ligada?

I. 3) ¿Por qué las plantas mantienen la reproducción asexual?

II A partir de las ideas que sustentan a las teorías evolutivas, responde a los siguientes interrogantes:

II. 1) Según las ideas sobre evolución planteadas por Darwin, ¿Quién tiene más éxito evolutivo, el que vive más años o el que tiene más hijos? ¿Por qué?

II. 2) Desde el punto de vista de la evolución neodarwiniana:

II.2.a) ¿Cuáles son las ventajas de un sistema de reproducción sexual con fecundación interna respecto de uno con fecundación externa?. Fundamenta tu respuesta.

II.2.b) ¿Cuáles son las ventajas de un sistema de desarrollo embrionario externo (ovíparos) respecto a uno con desarrollo interno (vivíparo)?

II.3) ¿Por qué a pesar de los inconvenientes que genera la reproducción sexual, esta forma de reproducción es la que predomina entre las especies?