

Capítulo 16

GENES, POBLACIONES Y ESPECIES

PEDRO SOSA



El objetivo del presente capítulo es introducir al lector en algunos de los aspectos y conceptos básicos relacionados con la diversidad genética y la genética de las poblaciones aplicados fundamentalmente al área de la conservación biológica. Analizaremos brevemente los constituyentes, fuerzas y mecanismos evolutivos que intervienen en las poblaciones naturales de las especies, con especial énfasis a las especies vegetales localizadas en islas oceánicas como es el caso de Canarias.

BIODIVERSIDAD GENÉTICA: INTRODUCCIÓN Y CONCEPTO

Cualquier individuo sobre La Tierra además de disponer de un componente genético característico de la especie a la que pertenece, dispone de un patrimonio genético propio y singular que lo diferencia de otros individuos de su grupo. Esta diversidad o variación encontrada dentro del rango jerárquico de la especie ha recibido diferentes denominaciones y acepciones según los autores: diversidad subespecífica, intraespecífica o infraespecífica (Heywood y Watson 1995). También se ha denominado diversidad genética, aunque bien es cierto que existe un número considerable de agrupamientos por debajo del nivel de especie (ecotipos, citotipos, subespecies, variedades...) que teniendo implicaciones taxonómicas o sistemáticas no están definidos en términos genéticos. Sin embargo, independientemente del sentido y uso de estos agrupamientos infraespecíficos, se puede asumir en ellos la implicación, más o menos precisa, de algún nivel de diferenciación o diversidad genética detectable entre y/o dentro las poblaciones naturales de una especie.

Aunque podemos considerar la variación genética como los diferentes tipos de alelos y sus frecuencias presentes entre todos los miembros de una población considerada (acervo genético), no existe una única definición de variación genética para todos los propósitos y tampoco podemos identificar una única razón que mantenga y determine la diversidad genética de una especie. Así, y de manera general, la información obtenida por cualquiera de las técnicas y procedimientos empleados en la caracterización genética de una especie constituye siempre una medida sesgada y un análisis parcial del

genoma del organismo en cuestión. Pero por otro lado, las técnicas actualmente empleadas en la caracterización genética constituyen una herramienta informativa tremendamente poderosa que nos permite evaluar directamente los recursos genéticos de una especie.

El fin último es averiguar el grado, la cantidad o el nivel de la variación genética de las especies, al mismo tiempo que determinar cómo se distribuye y se estructura esa diversidad en el espacio y en el tiempo. Denominamos estructuración genética, a la distribución espacial o temporal no al azar de los genes en las poblaciones. También es fundamental precisar las causas reales y potenciales que originan (o han originado) esos niveles y esa estructuración genética en las poblaciones naturales. Sólo así podemos plantearnos un programa de conservación ortodoxo que minimice la pérdida de la diversidad biológica a nivel subespecífico. Esta importancia ha sido recogida recientemente por la UNEP (Programa medio ambiental de las Naciones Unidas) donde se consideran los recursos genéticos como prioridad en los programas de conservación de la Biodiversidad.

TÉCNICAS DE ANÁLISIS

El análisis de la diversidad genética ha sido abordado desde tiempos inmemoriales a través de las variantes morfológicas aparecidas en la naturaleza, muchas de las cuales tienen un componente hereditario importante, mientras que otras constituyen diferentes respuestas de un mismo genotipo a las variaciones ambientales. Pero intentar relacionar el grado de control genético de estos caracteres morfológicos es una labor compleja en la que se requieren experimentos de trasplante y/o cruzamientos tediosos. Asimismo, el análisis morfológico presenta la inconveniencia de no poder cuantificar el nivel de diferenciación entre las poblaciones, ni ser comparado entre diferentes especies.

Hoy la variabilidad genética puede analizarse y lo que es aún más importante, evaluarse en términos precisos comparables empleando técnicas bioquímicas y moleculares. Estas técnicas han hecho posible pasar de analizar el fenotipo y sus variantes morfológicas, a analizar directamente el genotipo

de los individuos. Estas se pueden agrupar en técnicas bioquímicas y moleculares. Las primeras analizan la variación isoenzimática de los organismos. Precisamente, el estudio de las variantes enzimáticas es el análisis indirecto de genes estructurales individuales (isoenzimas) encontradas en un organismo, y son consecuencia de la variación en la secuencia de nucleótidos de los genes que las codifica. Las técnicas moleculares incluyen el análisis de las variantes nucleotídicas a nivel del ADN. Por su diferente función y organización en las células, las secuencias de ADN analizables se pueden agrupar en genes de una sola copia, familias multigénicas, secuencias hipervariables (minisatélites y microsátélites) y genoma de orgánulos (mitocondrial y cloroplástico). A pesar de los pocos datos comparativos existentes a nivel de poblaciones naturales, está bien establecido que cada clase de secuencia puede disponer de su propio patrón de variación y de su propia tasa de cambio evolutivo, lo que refleja la complejidad y variación en las fuerzas evolutivas que operan a nivel molecular.

CUANTIFICACIÓN DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA

El grado de variación genética analizable a través de las técnicas descritas puede cuantificarse en términos precisos mediante el uso de diversos parámetros o índices estadísticos. Tres son los índices más utilizados en la cuantificación de la biodiversidad genética, y cada uno de ellos considera y analiza un aspecto concreto de la misma. El polimorfismo o proporción de genes polimórficos (P), calcula el número de genes que son variables en una población con respecto a todos los genes analizados. La riqueza alélica o número medio de alelos por locus (NMAL) mide el número total de alelos diferentes en un gen en una población. Finalmente, la heterocigosidad esperada (H_e), o simplemente heterocigosidad, también denominada coeficiente de diversidad génica o equitabilidad de las frecuencias alélicas, mide la uniformidad entre las frecuencias de alelos de una población.

Por otro lado, las especies raramente existen como una única población en las que todos sus individuos se cruzan (o pueden cruzarse) al azar (panmixia). En vez de esto, suelen estar distribuidas en poblaciones diversas y discretas más o menos separadas geográficamente y entre las cuales existen diferencias genéticas. De esta forma, no sólo es importante determinar el nivel total de la diversidad genética de una especie, sino que es fundamental, sobre todo en los programas de conservación, conocer y analizar como esa variabilidad genética global de la especie se distribuye y se estructura entre las diferentes poblaciones naturales. La partición de la diversidad total de una especie en sus componentes intra e inter poblacional nos permite conocer su organización en el espacio y, consecuentemente, determinar el modo de actuación con el fin de preservar la mayor cantidad de diversidad posible.

Se ha analizado y cuantificado la diversidad genética de una gran variedad de especies vegetales y animales, llegando a la conclusión que los organismos difieren considerablemente en sus niveles de variabilidad genética. Así, por ejemplo, las especies vegetales con fecundación cruzada presentan por lo general unos niveles medios de variación genética considerablemente más elevados que aquellas especies autofecundantes (Hamrick y Godt 1989), mientras que las poblaciones naturales de las macroalgas disponen de los niveles de variabilidad más bajos entre los vegetales (Sosa y Lindstrom 1999). Desafortunadamente, se desconoce el grado de variabilidad genética de la mayoría de las especies originarias del archipiélago canario, aunque también es cierto que se ha progresado considerablemente en el conocimiento de algunas de ellas (Francisco-Ortega *et al.* 2000)

FACTORES DETERMINANTES DE LA VARIABILIDAD GENÉTICA

Como ya hemos mencionado, uno de los aspectos más importantes en conservación y genética es describir la arquitectura genética de las poblaciones naturales e identificar y ordenar las fuerzas y factores evolutivos responsables que expliquen dicha estructuración genética. En un sentido amplio, estos factores se pueden agrupar en *Abióticos* (clima, localización, hábitat, etc.). Factores de *interacción bióticos* (competencia, simbiosis, parasitismo, etc.) y factores *intrínsecos de la especie* (tamaño de la población, sistemas de cruzamiento, migración o dispersión, etc.). Todos tendrán un mayor o menor grado de incidencia en la composición genética de las poblaciones naturales de las especies.

Los acontecimientos históricos son también de gran importancia en el conocimiento de la estructura y variabilidad genética de las poblaciones. Se ha constatado empíricamente que las especies vegetales endémicas localizadas en poblaciones aisladas (como islas oceánicas) presentan de manera general una considerable reducción de sus niveles de diversidad genética. Probablemente el escaso número de individuos que colonizaron y formaron esas poblaciones constituya la causa de esos escasos niveles de variabilidad genética. El número de individuos colonizadores y consecuentemente el tamaño de la población, constituye el principal factor que determina el grado de variabilidad genética en las nuevas poblaciones. Así, cuanto menor sea el número de colonizadores, mayor es el cambio y la disminución de la variabilidad genética con respecto a la población original. Esta drástica disminución de la variabilidad genética por la existencia de un escaso número de individuos colonizadores fue denominada *efecto fundador* por Mayr (1942). La disminución de la variación genética puede deberse también a una reducción drástica de la población como consecuencia a un acontecimiento estocástico importante (una catástrofe). En estas situaciones la población ha pasado por un cuello de botella. Ambos procesos se han

agrupado en lo que se denomina *deriva genética*. La consecuencia final de cualquier proceso de deriva es la pérdida de variabilidad genética y la fijación de alelos en las poblaciones que puede dar lugar a una completa uniformidad genética de los individuos de una especie.

La figura relevante en la deriva es el tamaño de la población. De tal manera que las poblaciones pequeñas están mucho más afectadas que las grandes. Una disminución rápida y considerable en el tamaño de la población afectaría profundamente a los procesos de cruzamiento. Menos individuos son capaces de participar en la fecundación, y por tanto, la siguiente generación consistirá de individuos mucho más relacionados genéticamente que los individuos de generaciones previas. La consecuencia de la restricción en el tamaño de la población es la depresión por consanguinidad. Este mismo efecto ocurriría con aquellas especies que se reproducen a través de una reproducción asexual mayoritaria. Los individuos son copias genéticamente iguales a sus progenitores, y en consecuencia la variación genética en esas poblaciones no aumenta.

La acción conjunta de la deriva y una reproducción asexual mayoritaria se ha argumentado como la principal responsable de la escasa variabilidad genética detectada en las poblaciones naturales de las especies de algas rojas de Canarias *Gelidium arbuscula*, *G. canariensis* y *Gracilaria cervicornis* (Sosa y García-Reina 1992, 1993, Sosa *et al.* 1995, 1998b). En ausencia de reproducción sexual, no existe segregación ni recombinación, y consecuentemente la reproducción vegetativa por brotación de rizoides emitidos por los individuos establecidos mantendría los efectos ocasionados por la deriva genética. En este mismo sentido, Pedrola y Caujapé (1996) encontraron que las especies vegetales terrestres *Androcymbium psammophilum* y *A. hierrense* disponían de unos depauperados niveles de variabilidad genética comparados con sus congéneros continentales, probablemente debido al efecto de la deriva. El probable paso por diferentes y recientes cuellos de botella derivados de la fuerte presión antrópica se ha argumentado también como la causa principal del exiguo grado de diversidad genética detectado en las poblaciones naturales de *Cistus osbaeckiaefolius* localizadas en el Parque Nacional del Teide (Batista *et al.* en prensa). Otras especies vegetales de Canarias muestran igualmente bajos niveles de diversidad genética como es el caso de *Myrica faya*, *M. rivas-martinezii* o *Echium acanthocarpum* (Batista y Sosa 1998). Sin embargo, es necesario destacar que un grupo considerable de especies presentan altos niveles de variabilidad genética. Este es el caso de la palmera canaria, *Phoenix canariensis* (Sosa *et al.* 1998 a, González-Pérez *et al.* inédito), lo cual podría deberse a que las especies arbóreas y perennes, con una amplia distribución mantienen unos niveles de variabilidad genética superiores a otras especies (Hamrick y Godt, 1989). De manera similar, los acentuados índices de diversidad genética detectados en *Cistus symphytifolius* (Batista *et al.* en prensa), *Viola palmensis* (Sosa y

Batista 1999), *Lobularia canariensis* (Borgen 1996) y otros (revisado por Francisco-Ortega *et al.* 2000) parecen señalar que las especies vegetales endémicas del archipiélago canario disponen de una diversidad genética superior a la detectada en otras islas oceánicas. La proximidad al continente africano, así como la edad geológica del archipiélago podrían ser los argumentos a favor de una mayor diversidad genética en las especies de nuestro archipiélago (Sosa *et al.* 1999; Francisco-Ortega *et al.* 2000).

VARIACIÓN GENÉTICA INTERPOBLACIONAL

En ausencia de una selección natural fuerte, la migración o flujo genético constituye el primer determinante de la diferenciación genética entre las poblaciones. El flujo genético se define como el intercambio de genes (en una o dos direcciones) entre dos poblaciones debido a la dispersión de gametos o individuos de una a la otra. Este movimiento de genes inter-poblacional tiene una influencia muy significativa en la distribución de la variación genética. Cuando existe flujo genético considerable entre las poblaciones se tiende a homogeneizar los acervos genéticos de las mismas, eliminando las diferencias locales. Consecuentemente, el flujo genético es una fuerza constrictiva que retrasa, e incluso detiene, la diferenciación, y por extensión la especiación, entre aquellas poblaciones donde sucede. Por el contrario, un flujo genético escaso o inexistente posibilita la existencia de diferenciación local, produciendo poblaciones subestructuradas compuestas de agrupaciones de individuos genéticamente similares no uniformemente distribuidas.

Los sistemas de cruzamiento y la capacidad de dispersión influyen de manera decidida en el flujo genético, y suelen ser excelentes predictores de la diversidad y estructura genética en las poblaciones naturales. La diferenciación genética en vegetales es mucho más extensa en especies con autofecundación que aquellas otras que presentan por lo general una fecundación cruzada. La mayor parte de la diversidad genética de las especies alógamas es intra-poblacional, existiendo escasa estructuración de sus poblaciones naturales. Por el contrario, las especies autógamias presentan una mayor variabilidad genética interpoblacional (las poblaciones se encuentran diferenciadas genéticamente una de la otra). Por ello, es necesario preservar un mayor número de poblaciones de las especies autofecundantes. Sin embargo, es necesario considerar otros factores antes de generalizar esta observación. Así, por ejemplo, se ha detectado considerable diferenciación genética entre las poblaciones naturales de *Cistus osbaeckiaefolius* del Parque Nacional del Teide (Batista *et al.* en prensa) las cuales se encuentran separadas escasos metros una de la otra. Igualmente, las únicas poblaciones conocidas de *Dorycnium spectabile* de Tenerife, o *Cistus chinamadensis* de La Gomera y Tenerife se encuentran también considerablemente diferenciadas en términos genéticos (Sosa *et al.* 1999, Batista *et al.* en

prensa). Morikawa y Leggett (1990) encontraron que la variabilidad genética de las poblaciones naturales de *Avena canariensis* de Lanzarote y Fuerteventura parecía distribuirse según un patrón de adaptación a microhábitats. Francisco-Ortega *et al.* (1992) analizaron la variabilidad genética de siete formas morfológicas de *Chamaecytisus proliferus* del archipiélago detectando tanta variabilidad genética dentro de las poblaciones como entre poblaciones. Además, esta diversidad disminuía de este a oeste lo cual fue interpretado como un reflejo de la dirección de la colonización de esta especie en las diferentes islas. Resultados muy similares fueron obtenidos en las poblaciones naturales del alga roja *Gelidium canariensis* (Bouza *et al.* inédito), encontrándose que la distancia geográfica entre las poblaciones explicaba el 80% de la variación genética detectada, siendo Gran Canaria la fuente probable de origen a partir de la cual se formaron las poblaciones naturales de las islas occidentales (Bouza *et al.* inédito). Borgen (1996) detectó también considerable diferenciación genética entre las poblaciones naturales de cinco subespecies de *Lobularia canariensis*, aunque en este caso, no se detectó correlación entre la diferenciación genética y la distancia geográfica de las poblaciones. Por otro lado, los datos de Borgen (1996) también sugieren la existencia de un cierto flujo genético interinsular en esta especie, lo cual ha contribuido a crear unos patrones de variación genética complejos en el archipiélago. Pedrola y Caujapé (1996) por el contrario, encontraron que la variabilidad genética (e incluso morfológica) de *Androcymbium psammophilum* y *A. hierrense* se distribuía mayoritariamente dentro de las poblaciones. De esta manera, y en términos de conservación, una sola población mantendría la mayor parte de la diversidad genética de estas especies. De manera similar, muy escasa diferenciación interpoblacional se descubrió entre las poblaciones naturales de la violeta de La Palma (*Viola palmensis*), lo que demostraba la existencia de un flujo genético considerable entre las mismas, probablemente debido al efecto dispersor de los herbívoros habituales del Parque Nacional de la Caldera de Taburiente (Sosa y Batista 1999). Asimismo, el análisis de la estructuración genética de dos poblaciones de *Echium acanthocarpum* del Parque Nacional de Garajonay en La Gomera revelaron una elevada similitud genética entre las mismas, indicando que muy probablemente ambas poblaciones, ahora separadas físicamente, constituían en antaño una única unidad reproductiva.

IMPORTANCIA DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA

Existen diversas razones biológicas para considerar la variación genética de una especie como un aspecto básico y fundamental en el área de la conservación biológica. Tal y como se describe ampliamente en el capítulo 45, la importancia reside básicamente en cuantificar la cantidad de variabilidad genética existente en las poblaciones naturales de los organismos, y conocer su distribución espacial y temporal. La diversidad genética constituye la materia prima de la evolución bio-

lógica, especialmente en lo que se ha denominado microevolución, o evolución a nivel de poblaciones. Realmente, la diversidad genética es la que le da oportunidad a la especie a desenvolverse bajo diferentes condiciones ambientales, y constituye por tanto, un recurso de supervivencia de la propia especie. La pérdida de la variabilidad genética de una especie reduce la capacidad de respuesta de ésta a un cambio evolutivo potencial como consecuencia de los cambios ambientales, dando lugar a una reducción considerable de su eficacia biológica. Esto conlleva a un empobrecimiento de oportunidades de la especie para con el medio, una reducción de su eficacia individual y un incremento de las probabilidades de sus poblaciones a la extinción.

Se ha demostrado experimentalmente la existencia de una correlación positiva entre el grado de variabilidad genética de una población y su eficacia biológica. La diversidad genética es la base de la capacidad de respuesta ambiental y de la flexibilidad evolutiva. La eficacia de un individuo se define por su éxito reproductivo con respecto a otros individuos en la población. En términos genéticos, la eficacia biológica se mide como la proporción en el acervo genético de la siguiente generación del genotipo del individuo en consideración. Aunque la evidencia de que una mayor variabilidad genética proporciona una mayor eficacia es importante y ha sido puesta de manifiesto en multitud de estudios, los mecanismos que traducen esa relación no están aún claros, especialmente con aquella diversidad genética medida a través de marcadores moleculares.

Es imprescindible llegar a entender la variación y estructuración de las poblaciones naturales de los organismos, revelar las fuerzas que determinan su composición y provocan su transformación. No es posible entender los acontecimientos evolutivos sin conocer como funciona, se estructura y varía el genoma desde el nivel organizativo de la población. El entendimiento del modo de actuación de los procesos evolutivos en las poblaciones naturales constituye un acercamiento a los detalles de los procesos de especiación y de la historia reciente de la especie. De hecho, el análisis y caracterización de la variación a nivel poblacional es la traducción de los principios de Darwin en términos precisos. También, una fracción de los genes constituye un recurso potencial de mejora de la productividad en aquellas especies comerciales.

La población es la unidad básica de conservación de una especie, y debe, por tanto, constituirse como el nivel más razonable donde abordar un programa de conservación. En primer lugar, porque la población, más que la especie, constituye la unidad funcional ecológica y evolutiva. Constituye el nexo de unión entre la biodiversidad de especies y la biodiversidad ecológica. En segundo lugar, es en la población donde se producen los cambios genéticos y por tanto los cambios adaptativos. Cualquier cambio en la distribución de la diversidad

genética en las poblaciones naturales puede destruir adaptaciones locales o romper complejos y asociaciones genéticas coadaptadas. Finalmente, la población natural constituye el nivel más asequible, desde una perspectiva metodológica, para abordar los programas de conservación. Entre los inconvenientes asociados a las poblaciones canarias destacamos su partición y fragmentación, así como el escaso número de individuos que, en general, las forman. Son precisamente estos condicionantes los que hacen aún más importante si cabe, el conocimiento de la estructura y la diversidad genética de sus poblaciones naturales. En este sentido, cabe destacar la labor que en materia del análisis genético poblacional están llevando a cabo los Parques Nacionales del Teide, Garajonay y Taburiente con el fin de incluir las consideraciones genéticas en los Planes de Recuperación establecidos (ver capítulo 48).

A pesar de que la variabilidad genética constituye un elemento esencial en el contexto de la Biodiversidad, podemos afirmar sin lugar a dudas que el conocimiento que se tiene de la misma es muy inferior al grado de conocimiento de los restantes niveles, cuando probablemente la pérdida y erosión (en general la desaparición) de la variabilidad genética sea un proceso mucho más severo. Los argumentos a favor de la conservación se han basado generalmente en aspectos ecológicos, económicos o incluso éticos, dejando a un lado consideraciones genéticas importantes. Cualquier plan de conservación y recu-

peración de una especie particular debería, en parte, ser desarrollado con la inferencia y el conocimiento de la estructura genética de la especie. También es importante destacar que no se deben tomar decisiones en las estrategias de conservación y recuperación considerando exclusivamente los criterios genéticos. Otros parámetros como los sistemas de cruzamiento, la diversidad morfológica, los ciclos de vida y las adaptaciones locales de las especies deben ser también considerados.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer la colaboración, el apoyo y la confianza que siempre he recibido del Dr. Angel Bañares del Parque Nacional del Teide. Muchos de los resultados presentados en el presente capítulo constituyen parte de las Tesis Doctorales de los licenciados Nieves Bouza Carrelo, Francisco Batista Hernández y Miguel Angel González Pérez. La investigación en curso ha sido parcialmente financiada a través de los convenios de colaboración establecidos entre el Departamento de Biología de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, a través de la Fundación Universitaria de Las Palmas, el Parque Nacional del Teide y TRAGSA (Proyecto nº CN-52/95-02042 y CN-04/97-02001), el Parque Nacional de la Caldera de Taburiente (Proyecto Nº EN-09/98-02069), y la Viceconsejería de Medio Ambiente (Sección de Flora y Fauna. Programa Life. Unión Europea; Proyecto Nº CN-48/98-02070).



Parque Nacional de Garajonay, La Gomera