

ADAPTACIÓN Y SU RELACIÓN CON LA SELECCIÓN NATURAL Y EL MEJORAMIENTO DE POBLACIONES

Luis Fernando Campuzano Duque¹

INTRODUCCION

Una de las causas de la variabilidad en las poblaciones es, como se sabe, que los genes son polimórficos y cada entidad no es totalmente estable ; tal variabilidad genética está representada en los fenotipos que conforman tal o tales poblaciones (Stebbins, 1978 ; Leo, 1986).

Teóricamente, poblaciones en apareamiento aleatorio, las frecuencias génicas y genotípicas permanecen en equilibrio en ciertas condiciones ideales (Ley de Hardy - Weinberg). En la naturaleza estas condiciones ideales no ocurren, ya que frecuentemente, las poblaciones son unidades ubicadas en un medio ecológico, que varían en tamaño y están sujetas a una serie propia de presiones de selección ; además, aún cuando el cambio en la composición genética es lento debido a las mutaciones, éstas ocurren y el apareamiento o sobrevivencia no son del todo aleatorios. Todo esto lleva a una marcada desviación del equilibrio y un cambio en las frecuencias génicas. A tal cambio a través del tiempo se le conoce como evolución (Pentz, 1974; Strikberger, 1976; Leo, 1986).

La selección natural canaliza la evolución eligiendo nuevas combinaciones adaptables de la reserva genética que existe dentro de la variabilidad que se ha acumulado mediante la acción combinada de recombinación , mutación y selección a través de muchas generaciones. El concepto de Darwin acerca de la descendencia con modificación, concuerda con el concepto moderno de interacción entre los procesos evolutivos, porque cada nueva combinación

¹ Ing. Agr., Ph.D. Director Corpoica, C.I-Obonuco. AA. 339. Pasto, Colombia. E-mail: corpoica@pasto.cetcol.net.co. Adaptación y su Relación con la Selección Natural

con capacidad de adaptación es una modificación de una combinación adaptada a un ambiente previo. Aunque las mutaciones pueden eventualmente jugar un papel importante al guiar la selección natural, la mayoría de ellas sólo son importantes como aportes a la reserva genética. Una de las maneras como la selección puede influir positivamente en los caracteres que inicialmente se expresan débilmente, es mediante el refuerzo de su expresividad por la modificación del fenotipo en ambientes extremos. Esto va seguido de la acumulación de un número suficiente de genes favorables en la población, lo que permite que el carácter se exprese en cualquier ambiente ; este proceso se conoce como "asimilación genética" (Leo, 1986).

El ambiente produce cambios en una población al favorecer a algunas de sus variantes heredables más que a otras. Se entiende que los organismos favorecidos son los más aptos y que los factores que pueden determinar la aptitud de adaptación concentran su acción sobre la capacidad de los genotipos para reproducirse. Existen evidencias para deducir que la selección natural no necesariamente actúa para producir cambio, sino más bien para producir estabilidad. En la práctica probablemente nunca se llega a ese punto, dado que el ambiente es dinámico. Así, sí se presentan cambios ambientales, la selección ocasionará cambios en la población por medio de los cuales ésta se adaptará, siempre que se conserven individuos fértiles (Pentz, 1974; Stebbins, 1978; Leo, 1986).

La adaptación implica la habilidad de un organismo para vivir en armonía o en conformidad con el ambiente que le rodea. Si un organismo puede tolerar una serie de condiciones ambientales y ser capaz de producir progenie, entonces contribuye con sus características genéticas al conglomerado genético de la población.

La adaptabilidad de un individuo se mide por su capacidad de generar descendencia reproductiva, especialmente si esta capacidad se conserva durante varias generaciones (Pentz, 1974 ; Stebbins, 1978 ; Leo, 1986). Se ha dicho

que adaptación es cualquier forma de comportamiento que se supone es el resultado de la selección natural ; es decir, la selección natural es responsable de mucho de lo que se observa en plantas y animales (Leo, 1986).

Los organismos viven dentro de una amplitud que va desde un límite grande de tolerancia a los cambios ambientales hasta otros muy pequeños ; a esto Shelford, en 1913, le llamó "ley de tolerancia" (Leo, 1986). Los organismos están limitados para sobrevivir en una cierta amplitud de cada uno de los factores ecológicos, y frecuentemente, es de gran importancia el efecto de interacción entre estos últimos. Por ejemplo, un organismo puede tener un amplio margen de tolerancia para alguna condición dada, como salinidad, temperatura o sequía; los que no presentan tal tolerancia, no pueden sobrevivir. Esto significa que una amplitud de tolerancia estrecha a los factores cambiantes del ecosistema, puede limitar la distribución y adaptabilidad de los organismos (Leo, 1986).

En poblaciones adaptadas, la canalización de muchos caracteres para producir individuos con capacidad adaptativa similar en individuos genéticamente distintos, indica que en tales poblaciones generalmente se mantiene una amplia variabilidad genética. Se han realizado estudios que demuestran que el apareamiento entre individuos consanguíneos puede reducir la heterocigosis, pero la no sobrevivencia de individuos con niveles de endogamia drásticos no permite que la población reduzca su variabilidad más allá de cierto límite. Este mantenimiento de la variabilidad genética de una población frente a todas las fuerzas que actúan para reducirla es la ilustración de un fenómeno que Lerner llamó "homeostasis genética", la cual, en general, depende del conjunto particular de frecuencias génicas que una población haya alcanzado durante un largo período de su evolución en un ambiente determinado. Como estas frecuencias estabilizadas han sido seleccionadas para conferir a la población un alto grado de eficiencia biológica, puede esperarse que cualquier desviación en dichas frecuencias reduzca tal eficiencia. La homeostasis también puede partir de la necesidad de mantener ciertos niveles de heterocigosis para asegurar un desarrollo normal de la población (Lerner, citado por Leo, 1986).

Los caracteres que parecen neutros desde el punto de vista adaptativo en las poblaciones, pueden arraigarse mediante selección natural de los siguientes modos :

- 1). Un carácter adaptativo existe, pero no es evidente,
- 2). Los caracteres son controlados por uno o más genes con efectos pleiotrópicos, algunos no visibles y no adaptativos, mientras que otros son invisibles y adaptativos ,
- 3). Un carácter sin valor adaptativo puede estar ligado genéticamente a uno adaptativo (Stebbins, 1978).

La Selección y su relación con el ambiente

Los resultados de la selección natural son la evidencia del mejoramiento en los organismos vivos y ha jugado un papel importante en la historia de éstos. La evolución vía selección natural, y la domesticación, vía selección artificial, han creado y mejorado las especies vegetales cultivadas que son importantes para el hombre. Desde que se reconoció el potencial de ciertas especies vegetales como fuente de alimento, v. gr : cereales y leguminosas, la selección se ha practicado para obtener plantas con mayor capacidad productiva (Hallauer y Sears, 1969). La selección es, finalmente, la reproducción diferencial de genotipos, escogiendo aquellos capaces de reproducirse para hacer la selección tan efectiva como sea posible para una intensidad de selección dada.

Frecuentemente se ha argumentado que la habilidad, de cierta magnitud, de un carácter para responder a algún cambio en el ambiente, es una forma adaptable que puede cambiar por selección natural. La evidencia de que hay variación genética para tal capacidad es la detección de efectos altamente significativos para la interacción genotipo-ambiente. Sin embargo, existe considerable controversia acerca del grado al cual la respuesta de un carácter a cambios del ambiente está determinado por efectos genéticos aditivos o por el genotipo específico (Khan y Bradshaw, 1976).

Las variaciones en el ambiente pueden ser divididas en dos clases : predecibles e impredecibles; las primeras incluyen aquellas formas permanentes del clima y tipo de suelo, así como aquellas características del ambiente que fluctúan de manera sistemática, como la longitud del día y las que están determinadas por el hombre, y pueden por lo tanto, ser controladas de manera más o menos adecuada. La segunda categoría incluye aquellas fluctuaciones en humedad y temperatura, así como otros factores tales como la densidad de población, o siniestros provocados por plagas y enfermedades.

La distinción entre estas dos categorías no siempre es clara, y las características incluidas pueden variar de cultivo a cultivo. Más aún, las diferentes clasificaciones que se pueden aplicar, no permiten marcar siempre las diferencias esenciales entre estas dos categorías. Todo esto explica el impacto diferencial que causa la variación del ambiente en las poblaciones, según sea la especie de que se trate (Billings, 1955; Allard y Bradshaw, 1964).

Mejoramiento de poblaciones

Los métodos de selección para el mejoramiento de poblaciones han evolucionado desde el tipo más simple de selección masal para mejoramiento intrapoblacional, hasta los procedimientos más complejos de selección recíproca recurrente para mejoramiento interpoblacional. Obviamente, todos los métodos pueden dar resultados exitosos para el mejoramiento de algunos caracteres. Existe evidencia de la eficiencia relativa de los diferentes métodos de selección, pero todavía son necesarios datos adicionales para determinar sus efectos a largo plazo.

Algunos métodos son aplicables sólo al mejoramiento intrapoblacional, como la selección masal, mientras otros son útiles para el mejoramiento intra o interpoblacional, como la selección de familias de hermanos completos. La elección del algún método de selección depende del mejorador, así como del estado del programa de mejoramiento, estado de desarrollo del programa de mejoramiento, estado de desarrollo del germoplasma, conocimiento de las poblaciones y objetivos de los programas.

Usualmente, cada programa puede incluir más de un método, ya sea para una población o más (Gardner, 1961; Hallauer y Miranda, 1981).

La selección masal

La selección masal consiste en separar a los individuos que fenotípicamente manifiestan la mejor expresión del carácter por seleccionar, para que en una mezcla balanceada, conformen la población de la siguiente generación de selección (Lonnquist, 1964; Hallauer y Sears, 1969; Márquez, 1985).

Este es el método que el agricultor ha usado desde tiempo atrás para mejorar genéticamente las plantas que ha venido domesticando. El método, en su forma tradicional, ha sido efectivo, ya que ha hecho del maíz una de las plantas más eficientes para producir grano (Molina, 1980). Con los avances de la genética cuantitativa, fue posible mejorar la eficiencia de la selección masal mediante las modificaciones señaladas por Gardner en 1961, las cuales consisten en sub-lotificar el lote de selección y cosechar plantas con competencia completa; este método se conoce como selección masal estratificada, moderna o modificada (Gardner, 1961; Hallauer y Sears, 1969; Odhiambo y Compton, 1980).

Debido a la simplicidad y comprobada efectividad de la selección masal de plantas individuales, ésta se ha sugerido como un método para mejorar el rendimiento de poblaciones de maíz segregantes para tal carácter (Gardner, 1961); tal efectividad será mayor cuanto más heterogéneas sean las poblaciones. Esto se apoya en el reconocimiento de que las poblaciones de maíz de polinización libre presentan, en general, mayor varianza genética aditiva que varianza de dominancia; la magnitud de la primera determina que haya o no progreso por selección (Gardner, 1961; Molina, 1978).

Selección masal visual estratificada

Este método fue propuesto como una modificación del método clásico de selección masal propuesto por Gardner en 1961. La selección de las cinco mejores mazorcas de cada sublote, mediante apreciación visual al momento de la cosecha, tiene como objeto obviar la medición y ajuste individual de la producción de todas y cada una de las plantas en competencia en el lote de selección (Molina, 1978, 1980). Además se eliminan las mazorcas más húmedas al momento de la cosecha con la finalidad de evitar la selección de plantas tardías. La práctica de este método resulta muy sencilla, debido a la forma visual de como se efectúa; con esto, se pretende que sea el agricultor quien en su propio terreno aplique la metodología para mejorar su propia variedad de maíz.

Estimación de la respuesta

La selección masal se practica en dos formas: a) cuando se controla sólo el progenitor femenino en el material genético de los individuos en selección, llamada selección masal con control de un solo progenitor (Márquez, 1985; Falconer, 1986) y b) cuando se controla el aporte genético de los dos progenitores, llamada selección individual o selección masal con control de los dos progenitores (Márquez, 1985; Falconer, 1986). La diferencia en efectividad entre ambas formas se debe a que la primera explota la mitad de la varianza genética aditiva, y en la segunda se explota toda. En ambos casos debe controlarse al máximo el efecto ambiental con la finalidad de reducir la desviación estándar fenotípica (Gardner, 1961, Márquez, 1985).

Cuando la selección se aplica sin conocer la variación genética de la población, la estimación *a posteriori* de la respuesta promedio por ciclo, no es más que el coeficiente de regresión lineal simple del rendimiento de los compuestos de selección (Y) sobre el número de ciclos de selección (X).

Esta información se obtiene de la evaluación en campo de los compuestos de selección incluyendo la variedad original (Márquez, 1985; Falconer, 1986).

La magnitud de la respuesta a la selección depende en gran parte de las frecuencias génicas y el grado promedio de dominancia en la población original, ya que de esto depende la magnitud de las varianzas genéticas aditiva y de dominancia; cuando esta variación es insignificante, se llega al límite de la selección y la eficiencia de la metodología es nula (Falconer, 1986).

Así, Falconer (1986) indica que con aditividad completa ($d=0$) toda la varianza genética es aditiva y se hace máxima cuando las frecuencias génicas promedio, p y q , son iguales a 0.5; con dominancia completa ($d=a$), la varianza de dominancia es máxima cuando $p=q=0,5$; con sobredominancia "pura", donde los dos homocigotes tienen igual expresión $a=0$, la varianza de dominancia se hace máxima con $p=q=0,5$, la varianza genética aditiva es bimodal y llega a cero cuando $p=q=0,5$ y los máximos valores se alcanzan cuando $p = 0,15$ y $0,85$; en este último caso, la varianza genotípica permanece prácticamente constante en una amplia gama de frecuencias génicas (0,2 a 0,8). La observación general de Falconer (1986), para los tres tipos de acción génica, es que frecuencias génicas intermedias determinan varianzas mayores (lo cual daría máxima respuesta a la selección), que frecuencias extremas bajas o altas.

Limite de la selección

Conforme los alelos favorables se acercan a la fijación, la varianza genética de la población debe disminuir y también la tasa de respuesta, hasta que la fijación sea completa; entonces, la respuesta debe cesar. Cuando la respuesta ha cesado, se dice que la población ha llegado al límite de la selección. Generalmente, es imposible decidir exactamente a que punto se ha llegado al límite, porque la aproximación a éste es gradual, de tal manera que la respuesta va a ser progresivamente más lenta conforme se acerca al límite.

Por lo tanto, el número de generaciones requerido para llegar al límite es impreciso.

La teoría indica que cuando se alcanzan los límites, todos los loci han sido fijados y no queda varianza genética; sin embargo se han realizado estudios que demuestran que esta suposición no es cierta. Por lo tanto, las conclusiones basadas en la teoría, sólo pueden ser consideradas como tentativas (Falconer, 1986). Si existe varianza genética para determinado carácter, dos de las posibles razones para que esta varianza permanezcan en el límite serían:

- 1) Que el límite sea un extrínseco impuesto por la naturaleza o la forma en que éste fue medido y,
- 2) Que por la acción combinada de la selección natural y artificial se haya favorecido a los heterocigotes, de tal forma que, cuando se alcanza el límite, todavía exista varianza genética debido al gen o grupo de genes aún cuando no haya respuesta posterior.

Si se toma en cuenta que las plantas que se tratan de mejorar ya han estado impuestas a la selección por mucho tiempo para los mismos caracteres, se podría pensar, que actualmente, tales caracteres pudieran estar aproximándose a los límites de la selección. El entendimiento de la naturaleza de los límites de la selección, es entonces, relevante a la exploración de los métodos que rompan tal límite y se logre un progreso posterior.

Un aspecto importante de considerarse, de manera práctica, es que conforme se llega al límite de la selección, los individuos serán más parecidos genotípicamente, y sus genes serán no sólo idénticos en estado sino también por descendencia, situación que conduce a la generación de endogamia con sus consecuentes efectos detrimentales. Entonces, bajo esta circunstancia extrema ocurren dos fuerzas contrapuestas: la selección, que trata de aumentar el rendimiento de la población, y la endogamia, que tiende a abatirlo.

El punto en que la primera comienza a manifestar fenotípicamente los efectos de la segunda, es el límite de la selección (Márquez, 1985).

La correlación entre caracteres

La selección aplicada en un carácter puede producir cambios fenotípicos en otros caracteres correlacionados (positivamente o negativamente) en los individuos de una población (Falconer, 1986). La correlación fenotípica es la asociación existente entre dos caracteres que pueden ser directamente observados, y está determinada por la medición de ambos en un número dado de individuos dentro de la población. La correlación fenotípica se debe a dos causas: la genética y la ambiental. La causa genética es principalmente la pleiotropía, la cual, es una propiedad de un gen para afectar la expresión de dos o más caracteres, de manera que si este gen está segregando, causa variación simultánea en los caracteres que afecta.

El grado de correlación que se produce por pleiotropía expresa el grado en el cual dos caracteres están influidos por los mismos genes. El ambiente es causa de correlación en cuanto dos caracteres están influidos por las mismas diferencias de condiciones ambientales. La correlación resultante de causas ambientales, es el efecto conjunto de los factores ambientales que varían; algunos pueden tender a causar una correlación positiva y otros negativa. Sin embargo, esta correlación ambiental, no se debe tomar estrictamente como tal, sino como la correlación resultante de las desviaciones ambientales junto con las genéticas no aditivas (Falconer, 1986).

Si los caracteres correlacionados tienen heredabilidades bajas, la correlación fenotípica estará determinada, principalmente, por la correlación ambiental; si éstos tienen heredabilidades altas, entonces la correlación genética es la más importante. La naturaleza dual de la correlación fenotípica hace claro que la magnitud y aún el signo de la correlación genética, no pueden ser determinados por la correlación sola (Falconer, 1986).

BIBLIOGRAFIA

- ALLARD, R. W., and BRADSHAW, A. P. Implications of genotype-environment interactions in applied plant breeding. *Crop Sci.* 4 :503-508. 1964.
- BILLINGS, W. D. The environments complex in relation to plant growth and distribution. *The Quarterly Review of Biology* 27(3) :251-265. 1952.
- FALCONER, D. S. Introducción a la genética cuantitativa. Trad. del Inglés por Fidel Márquez Sanchez. México, CECSA, 1986. 252 p.
- GARDNER, C. O. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop Sci.* 1 :241-245. 1961.
- HALLAUER, A.R. and SEARS, J.H. Mass selection for yield in two varieties of maize. *Crop Sci.* 9:47-50. 1969.
- HALLAUER, A. R. and MIRANDA, F.O. Quantitative genetics in maize breeding. E.E.U.U., Iowa State University Press, 1981. 468 p.
- LEO, S. R. Elements of ecology. 2nd. ed. New York, Harper & Row. Publishers, 1986. 577 p.
- LONNQUIST, J. H. A modification of ear-to-row procedure for the improvement of maize populations. *Crop Sci.* 4 :227-228. 1964.
- MÁRQUEZ, S. F. Genotecnia Vegetal: Métodos, Teoría, Resultados. Tomo I. México, D.F., AGT Editor, S. A., 1985. 357 p.
- MOLINA, G. J. D. Selección masal para resistencia a sequía en maíz. *Agrociencia* 42 :69-76. 1980.