

# GENÉTICA DE POBLACIONES

## POBLACIÓN MENDELIANA

Los estudios de la herencia a nivel individual han demostrado un definido comportamiento de los genes, con proporciones derivadas de la segregación, transmisión y combinación independiente de los mismos.

Sin embargo, los individuos **no son entidades aisladas**, sino que **se agrupan en poblaciones**. Aunque los genes existen dentro de los individuos y no cambian su comportamiento mendeliano, el destino de esos individuos y, por lo tanto de sus genes, se halla fuertemente ligado a los factores que afectan a la población como un todo.

Deben tenerse en cuenta **tres cambios principales** en relación a la genética mendeliana.

En primer lugar la atención debe pasar del individuo a una gran colección de individuos; **la población**.

En segundo lugar debemos concentrarnos en la variación, es decir, en las diferencias dentro de una población y en la manera que los genes varían durante la evolución.

Figura 1. Población del pingüino emperador (*Aptenodytes forsteri*).



Por último, la escala de tiempo debe cambiar, puesto que algunos fenómenos que atañen en genética de poblaciones pueden requerir miles de millones de años para producirse.

La **población** se define como un grupo de individuos que comparten un conjunto de genes, que viven en la misma área geográfica y que tienen capacidad de reproducirse.

Todos los alelos compartidos por estos individuos constituyen el **acervo genético** (conjunto de genes) de la población.

La población mendeliana es la unidad básica de estudio en la genética de poblaciones.

Cuando se habla de genética de poblaciones no se refiere sólo a la constitución génica del animal, sino también a la transmisión de genes de una generación a la otra. El genotipo no se transmite, **se transmiten genes**, debido a que el individuo recibe una muestra de los genes de cada uno de sus padres, contenidos en las gametas que se unieron para darle origen.



El **pool génico** es la combinación de todos los alelos para todos los rasgos que exhiben los miembros de una población. También puede considerarse como la suma total de los gametos de una población a partir de los cuales se toman muestras al azar para formar los cigotos de la generación siguiente.

Figura 2. Pool génico de la mariquita asiática.

Un elemento clave es el **cálculo de la frecuencias** de los distintos alelos en el conjunto de genes, las frecuencias de los distintos genotipos de la población y cómo cambian esas frecuencias de una generación a la siguiente.

### Frecuencias genotípicas

Para que la población subsista, debe transmitir sus genes a la descendencia; para ello, los genotipos se disocian durante la meiosis y los individuos transmiten sus alelos a través de sus gametos.

La frecuencia genotípica es la proporción relativa de los genotipos existentes en una población para el locus en cuestión, o sea, es la cantidad de veces que aparece el genotipo en una población.

Figura 3. Distintos alelos para la característica color de plumas de los Diamantes de Goul.



En la progenie se reconstruyen los genotipos. Por lo tanto, los genotipos de los progenitores no tienen continuidad de una generación a la siguiente, los que tienen continuidad son los **alelos**.

### Nomenclatura de las frecuencias genotípicas:

$$f(A_1 A_1) = P$$

$$f(A_1 A_2) = H$$

$$f(A_2 A_2) = Q$$

$$P + H + Q = 1$$

### Frecuencias alélicas

Es la proporción de alelos de cada locus particular; definen la constitución genética de una población, su suma también es **1** y los valores pueden variar entre **0** (alelo ausente) y **1** (alelo fijado).

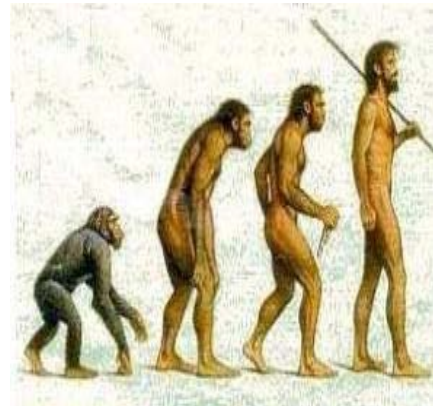
$$f(A_1) = p$$

$$f(A_2) = q$$

$$p + q = 1$$

$$p = 1 - q$$

El cálculo de las frecuencias alélicas de una población se hace teniendo en cuenta que los homocigotas tienen dos alelos idénticos y los heterocigotas dos alelos diferentes.



Un error común sobre la evolución biológica es pensar la evolución como un proceso que consisten en el progreso continuo de las especies en lugar de verlo como el simple cambio de frecuencias alélicas dentro de una población al pasar el tiempo.

*Chris Colby*

**Ejemplo:** supongamos una población compuesta por **200 individuos: 60  $A_1 A_1$ , 120  $A_1 A_2$  y 20  $A_2 A_2$**

Las **frecuencias genotípicas** serán:

$$f(A_1 A_1) = 60/200 = 0,3 = P$$

$$f(A_1 A_2) = 120/200 = 0,6 = H$$

$$f(A_2 A_2) = 20/200 = 0,1 = Q$$

Hay **120** alelos  **$A_1$**  en los individuos  **$A_1 A_1$**  y **120** alelos  **$A_1$**  en los individuos  **$A_1 A_2$** ; donde la frecuencia del alelo  **$A_1 = 240/400 = 0,6 = p$**

El número total **400** se debe a que el número de alelos es el doble que el número de individuos.

Hay **40** alelos  **$A_2$**  en los individuos  **$A_2 A_2$**  y **120** alelos  **$A_2$**  en los individuos  **$A_1 A_2$** ; entonces la frecuencia del alelo  **$A_2 = 160/400 = 0,4 = q$**

Las frecuencias alélicas también se pueden calcular a partir de las frecuencias genotípicas:

$$p = P + \frac{1}{2} H = 0,3 + \frac{1}{2} 0,6 = 0,6$$

$$q = Q + \frac{1}{2} H = 0,1 + \frac{1}{2} 0,6 = 0,4$$

**Estas propiedades genéticas de las poblaciones pueden ser modificadas por diferentes causas.** En términos generales ellas son:

**Tamaño de la población:** los alelos que se transmiten constituyen una muestra de los alelos paternos; por lo tanto, las frecuencias alélicas están sujetas a variaciones originadas por muestreo (deriva génica) cuando la muestra es pequeña. Por el momento ignoramos estas posibles variaciones y partimos de la premisa de que la población es "grande".

**Fertilidad y viabilidad:** si los distintos genotipos difieren en la proporción de descendientes que dejan, de acuerdo a sus frecuencias, las frecuencias alélicas de la generación siguiente serán distintas.

**Migración y mutación:** constituyen dos factores capaces de provocar cambios en las frecuencias. En consecuencia, para esta primera parte supondremos que la población permanece aislada, esto es, que no intercambio o flujo de genes con otras poblaciones que tienen frecuencias diferentes

Tampoco se consideran los cambios hereditarios en el ADN, que también son causa de cambios de frecuencias alélicas. Su influencia es importante cuando consideramos gran número de generaciones, durante la evolución.

**Sistema de apareamiento:** se considera una situación donde no existen los apareamientos dirigidos; supondremos que hay "panmixia", esto es la elección al azar de la pareja de apareamiento. Cada individuo tiene la misma oportunidad de aparearse, en la población, con otro del sexo opuesto. Los apareamientos son al azar.

## **LEY DE EQUILIBRIO DE HARDY-WEINBERG**

Las frecuencias de los distintos genotipos que se forman durante el apareamiento dependen únicamente de las frecuencias alélicas de la población.

Considerando un locus autosómico, cuando la población es infinitamente grande, y que no está sujeta a ninguna fuerza evolutiva como selección, migración, mutación y deriva genética, tanto las frecuencias alélicas como las genotípicas permanecerán constantes de generación en generación, pudiéndose predecir sus valores para las futuras generaciones.

Es raro que una población esté totalmente de acuerdo con el modelo de Hardy-Weinberg y que todas las frecuencias alélicas y fenotípicas permanezcan sin cambio generación tras generación.

Las frecuencias genotípicas de equilibrio están dadas por el desarrollo del binomio:

Siendo:  $p^2 = f(A_1 A_1)$   $2pq = f(A_1 A_2)$   $q^2 = f(A_2 A_2)$

Entonces, si la población está en equilibrio:

$$p^2 = P \quad 2pq = H \quad q^2 = Q$$

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$$

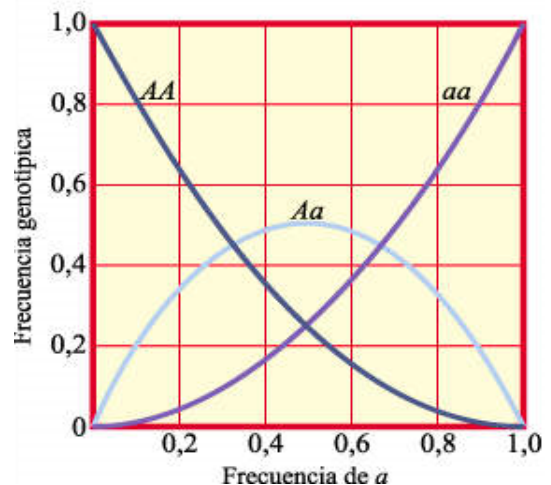


Figura 4. La relación entre la frecuencia del alelo *a* en la población y la frecuencia de los genotipos *AA*, *Aa* y *aa*. Fuente: Helena Curtis.

El modelo Hardy-Weinberg utiliza los principios mendelianos de la segregación y de la probabilidad simple para explicar las relaciones entre las frecuencias alélicas y genotípicas en una población.

Ejemplo desde el punto de vista biológico: es una población donde la frecuencia de los gametos  $A_1 = 0,7$  y  $A_2 = 0,3$  las frecuencias genotípicas de la población en equilibrio resultan de la combinación al azar de las frecuencias de los gametos.

♀ \ ♂	$p(A_1) 0,7$	$q(A_2) 0,3$
$p(A_1) 0,7$	$A_1 A_1$ $p^2 = 0,49$	$A_1 A_2$ $pq = 0,21$
$q(A_2) 0,3$	$A_1 A_2$ $pq = 0,21$	$A_2 A_2$ $q^2 = 0,09$

Conclusión: cuando una población está en equilibrio, las frecuencias genotípicas de la progenie dependen sólo de las frecuencias alélicas de los progenitores, y no de las genotípicas paternas.

En los casos de alelismo múltiple, la condición de equilibrio está dada por una multinomial; de manera similar, si tenemos más de un locus autosómico se usa la multinomial.

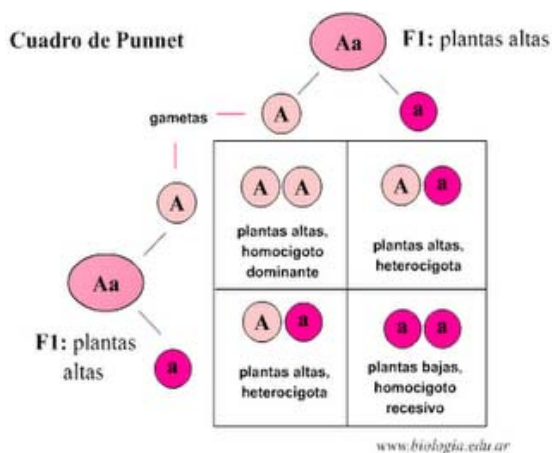


Figura 5. Al ser la mayoría de los mamíferos diploides estos poseen dos alelos de cada gen, uno de ellos procedente del padre y el otro de la madre. Fuente [www.biologia.edu.ar](http://www.biologia.edu.ar)

### Relación entre probabilidades gaméticas y cigóticas (genotípicas)

Probabilidad (frecuencias) de las gametas (alelos)		
♀ \ ♂	Prob. (A <sub>1</sub> ) = p	Prob. (A <sub>2</sub> ) = q
Prob. (A <sub>1</sub> ) = p	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> = p <sup>2</sup>	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> = pq
Prob. (A <sub>2</sub> ) = q	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> = pq	A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> = q <sup>2</sup>

### Prueba del equilibrio de Hardy-Weinberg

Suponiendo cualquier población de la que no se sabe si esta en equilibrio, sabiendo que las frecuencias genotípicas, inferidas a través de las fenotípicas, son:

$$P = f(A_1 A_1)$$

$$H = f(A_1 A_2)$$

$$Q = f(A_2 A_2)$$

Las frecuencias alélicas serán:  $f(A_1) = p$

$$f(A_2) = q$$

Realizando todos los apareamientos posibles, las frecuencias genotípicas de cada progenie se calculan según el siguiente esquema.

Genotipo y frecuencia del progenitor			
♀ \ ♂	(A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> ) = P	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> ) = H	(A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> ) = Q
(A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> ) = P	P <sup>2</sup>	PH	PQ
(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> ) = H	PH	H <sup>2</sup>	HQ
(A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> ) = Q	PQ	HQ	Q <sup>2</sup>

Apareamiento		Genotipo y frecuencia de la progenie		
Tipo	Frecuencia	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>
A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> x A <sub>1</sub> A <sub>1</sub>	P <sup>2</sup>	P <sup>2</sup>	----	----
A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> x A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	2PH	PH	PH	----
A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> x A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>	2PQ	----	2PQ	----
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> x A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	H <sup>2</sup>	¼ H <sup>2</sup>	½ H <sup>2</sup>	¼ H <sup>2</sup>
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> x A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>	2HQ	----	HQ	HQ
A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> x A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>	Q <sup>2</sup>	----	----	Q <sup>2</sup>
	SUMATORIA	(P+ ½ H) <sup>2</sup>	2(P+ ½ H)(Q+ ½ H)	(Q+ ½ H) <sup>2</sup>
		p <sup>2</sup>	2pq	q <sup>2</sup>

Cuando se dispone de datos para un locus donde puedan reconocerse todos los genotipos, a través de los fenotipos observados, las frecuencias genotípicas observadas, pueden probarse para ver si concuerdan con las de una población en equilibrio Hardy-Weinberg.

De acuerdo a la Ley de equilibrio de Hardy-Weinberg, las frecuencias genotípicas de la progenie están determinadas por las frecuencias alélicas de sus progenitores.

Si la población está en equilibrio, las frecuencias alélicas son iguales en los progenitores y en la progenie, de manera que las frecuencias alélicas observadas en la progenie pueden usarse como si fueran las frecuencias alélicas paternas para calcular las frecuencias genotípicas esperadas por la Ley de Hardy-Weinberg.

**Ejemplo:** frecuencias del grupo sanguíneo M-N

	Genotipos				Frecuencias alélicas	
	L <sup>M</sup> L <sup>M</sup>	L <sup>M</sup> L <sup>N</sup>	L <sup>N</sup> L <sup>N</sup>	Total	L <sup>M</sup>	L <sup>N</sup>
<b>Observados</b>	<b>233</b>	<b>385</b>	<b>129</b>	<b>747</b>	<b>0.5686</b>	<b>0.4295</b>
<b>Esperados</b>	<b>242.36</b>	<b>366.26</b>	<b>138.38</b>	<b>747</b>		
<b>F. Observadas</b>	<b>233/747</b>	<b>385/747</b>	<b>129/747</b>			
	<b>P = 0.311</b>	<b>H = 0.515</b>	<b>Q = 0.172</b>		<b>P + ½ H</b>	<b>Q + ½ H</b>
<b>X<sup>2</sup><sub>(0.05, 1)</sub> = 3.84; p = 0.2</b>						

En este caso hay una deficiencia de ambos homocigotas y un exceso de heterocigotas, pero la prueba indica que la discrepancia no es significativa y bien pudo originarse en forma aleatoria durante el muestreo.

### Dominancia completa

Cuando en un locus autosómico el efecto de un alelo es completamente dominante sobre otro, no se pueden distinguir los individuos heterocigotas de los homocigotas dominantes.

Para calcular las frecuencias alélicas debe suponerse que la población está en equilibrio.

La frecuencia del alelo recesivo se obtiene mediante la raíz cuadrada de la frecuencia de los genotipos homocigotas recesivos, que son los únicos fenotípicamente distinguibles; la frecuencia del alelo dominante se halla por diferencia:  $p = 1 - q$

Es importante conocer la **frecuencia de los portadores**, sobre todo si son anomalías que se manifiestan como recesivas.

Si los homocigotas recesivos son escasos, podemos conocer cuál es la proporción de heterocigotas (portadores) dentro de los fenotípicamente normales. Esos H se calculan como la **frecuencia de los heterocigotas entre los normales**.

$$\frac{2pq}{P^2 + 2pq} = \frac{2q(1-q)}{(1-q)^2 + 2q(1-q)} = \frac{2q}{1+q}$$

**Ejemplo:** los homocigotas para fenilcetonuria en una población de recién nacidos fue de 5 en 55.715 bebés, aproximadamente 1/11000 (**q<sup>2</sup>**), la frecuencia de q según la ley de equilibrio de Hardy-Weinberg será: 0,0095.

En esa población los heterocigotas estarían en el orden de 0,019 (**2pq**), o sea que cerca del 2% de la población normal sería portadora.

Los genotipos homocigotas dominantes se encontrarán con una frecuencia **p<sup>2</sup>** y los heterocigotas con frecuencia **2pq**.

En tales condiciones el equilibrio H-W puede probarse si se dispone de datos familiares.

El método compara las progenies esperadas de cada tipo de apareamiento con las observadas a partir de datos familiares.

Por ejemplo, la frecuencia esperada de homocigotas recesivos en apareamientos entre fenotipos dominantes ( $A\_ \times A\_$ ) es

En los casos de apareamientos dominantes x recesivos ( $A\_ \times aa$ ), la frecuencia esperada de los homocigotas recesivos es  $q/(1+q)$ .

### Loci autosómico con alelos múltiples

En este tipo de loci, la condición de equilibrio Hardy-Weinberg es de tipo multinomial:  $(p + q + r + \dots + z)^2$

Si se consideran solamente 3 alelos, con frecuencia  $p, q$  y  $r$ , de modo que  $p + q + r = 1$ , las frecuencias genotípicas de equilibrio quedan determinadas por el trinomio  $(p + q + r)^2$ .

En los casos en que los alelos del locus son **codominantes**, cada fenotipo tiene un genotipo. Para probar el equilibrio  $p, q$  y  $r$  se calculan como simples frecuencias.

En casos donde hay **dominancia completa** y se conoce la jerarquía de dominancia, se reconoce solamente el genotipo homocigota recesivo; en consecuencia, sólo  $r$  puede calcularse directamente.

Las frecuencias  $p$  y  $q$  se estimarán utilizando  $r$  y, por lo tanto, suponiendo que la población está en equilibrio. Las estimaciones son por esto de poca confianza.

Por último, cuando existen relaciones de **dominancia** y **codominancia**, como ocurre con el sistema ABO en humanos, las estimaciones son más confiables, porque podemos calcular la frecuencia del grupo codominante (**AB**), que no se emplea para el cálculo de frecuencias alélicas, y comparar lo observado con lo esperado.

El genotipo recesivo nos permite calcular:

$$r (i); q (I^B) = \sqrt{(B + O)} - r; p (I^A) = 1 - \sqrt{(B + O)}$$

### Genes ligados al sexo

Considerando el sistema **XX-YY**, debe recordarse que el sexo femenino es el homogamético y el masculino el heterogamético.

En el sexo homogamético la relación entre **frecuencias alélicas y genotípicas es igual a la de loci autosómicos**.

El **sexo heterogamético** tiene un solo alelo para genes ligados al sexo; por lo tanto, sólo puede tener dos genotipos posibles y las **frecuencias alélicas y genotípicas coinciden**.

El sexo homogamético aporta los 2/3 de los alelos de la población, mientras que el heterogamético aporta el 1/3 restante.

Considerando un locus cualquiera, la frecuencia de A en la población será:

$$P = 2/3 p \text{ hembras} + 1/3 p \text{ machos}$$

La población estará en **equilibrio** cuando **las frecuencias alélicas en machos y hembras sean iguales**.

Cuando una población está en equilibrio las frecuencias **p y q** para el conjunto de la población no variarán a través de las generaciones, pero varían en cada sexo de una generación a la siguiente hasta llegar al equilibrio.

La diferencia de frecuencias entre sexos disminuye a la mitad en cada generación de apareamiento al azar hasta que en 5 o 6 generaciones se hacen similares y se alcanza el equilibrio.

Los machos que tienen un solo cromosoma **X** proveniente de sus madres, tendrán frecuencias alélicas idénticas a las de las hembras de la generación anterior.

Las hembras en cambio, tienen un cromosoma **X** de cada progenitor, por lo tanto, sus frecuencias alélicas serán iguales al promedio de las frecuencias de las hembras y de los machos de la generación anterior.

Cuando se desea comprobar si una población está en **equilibrio para un locus ligado al sexo**, se debe probar que las **frecuencias alélicas son iguales en machos y hembras**.

Esto se hace en casos de codominancia. En dominancia completa, se utilizan las frecuencias de los machos para calcular las frecuencias genotípicas esperadas de las hembras, y luego se comparan estas últimas con las observadas.

Es importante tener en cuenta que la relación de frecuencias del genotipo recesivo ligado al sexo entre machos y hembras es **q/q²**.

De este modo, cuando más pequeño es **q**, es relativamente mayor la frecuencia de recesivos en machos que en hembras.

#### **Frecuencias genotípicas de equilibrio para genes ligados al sexo**

Genotipo	Sexo	Frecuencia dentro de cada sexo
$X^B Y$	Masculino	p
$X^b Y$	Masculino	q
$X^B X^B$	Femenino	$p^2$
$X^B X^b$	Femenino	$2pq$
$X^b X^b$	Femenino	$q^2$

La suma de frecuencias genotípicas dentro de cada sexo es 1 si se considera **cada sexo como una subpoblación**.

De este modo, la frecuencia de  $X^B Y$  es "**p**" y la de  $X^b Y$  es "**q**".

## FACTORES QUE MODIFICAN LAS FRECUENCIAS ALÉLICAS Y GENOTÍPICAS

Los cambios en la composición genética de las poblaciones constituyen la base de la evolución y del mejoramiento genético de las especies.

Las frecuencias alélicas y genotípicas en poblaciones mendelianas se analizaron bajo los supuestos de la Ley de Hardy-Weinberg:

- Los apareamientos son al azar
- La población es grande
- No existen fuerzas como la selección, mutación y migración que cambien las frecuencias alélicas ni genotípicas.

### Procesos sistemáticos y dispersivos que modifican las frecuencias alélicas

Se conocen como procesos sistemáticos y dispersivos a un grupo de eventos genéticos capaces de cambiar las frecuencias alélicas de una población.

Los procesos **sistemáticos** son:

- Mutación
- Migración
- Selección

Cambian las frecuencias alélicas en forma **predecible en magnitud y en dirección**, modificando la composición genética de las

Proceso **dispersivo**:

- Deriva génica →

Resulta de **errores de muestreo** y se **mide como desvíos**. Las frecuencias alélicas cambian siendo posible **calcular su magnitud pero no su dirección**.

### Fuerzas que causan la evolución de poblaciones y especies

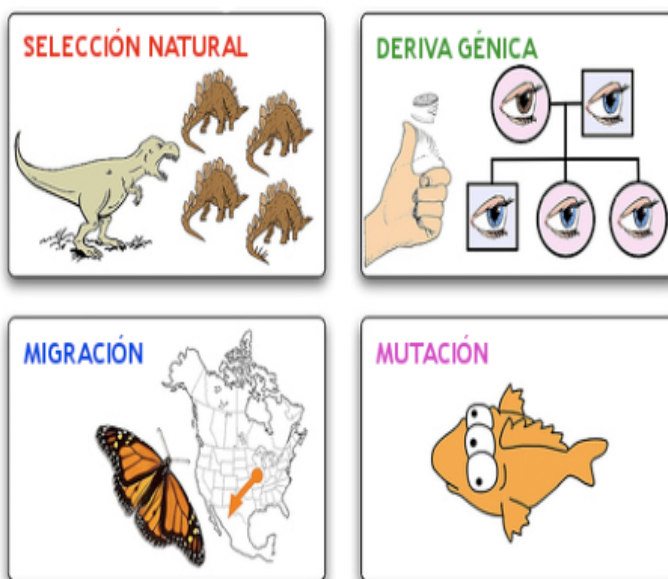


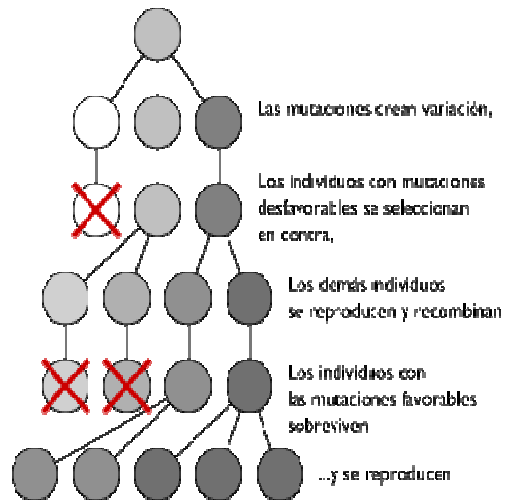
Figura 6. Los cuatro procesos principales que son responsables del cambio evolutivo. Fuente: Colin Purrington

## Procesos sistemáticos

### Mutación

La enorme reserva genética presente en el conjunto de genes permite que la transmisión mendeliana independiente y la recombinación produzcan nuevas combinaciones genotípicas continuamente. Pero estos procesos no dan lugar a nuevos alelos. **Únicamente la mutación da lugar a nuevos alelos.**

Figura 7. La mutación es la fuente de nuevo material genético para el proceso de evolución biológica.

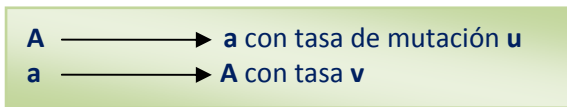


Se define a una mutación como un cambio repentino y heredable en el material genético. El fenómeno resultante puede ser la creación de un alelo nuevo o el cambio de una forma alélica a otra ya existente.

Se pueden clasificar en:

- Mutación **no recurrente** o **por única vez**: son poco frecuentes, la probabilidad de producir cambios en la estructura genética de la población es insignificante; lo más probable es que se pierda al cabo de varias generaciones.
- Mutación **recurrente**: son más frecuentes y producen cambios en las frecuencias de la población.

Las mutaciones pueden ocurrir en ambas direcciones:



**La tasa de mutación es la probabilidad de que un alelo mute a otro.**

Entonces, para la población, la frecuencia de mutación, es el producto de la tasa de mutación por la frecuencia alélica:

$$f(A \rightarrow a) = up$$

$$f(a \rightarrow A) = vq$$

En una generación dada, luego de pocas generaciones, las frecuencias alélicas no son modificadas por las mutaciones en forma mensurable; el efecto se hace visible luego de muchas generaciones.



Figura 8. Cuando el ADN se duplica, se pueden producir cambios en la información genética de las nuevas moléculas. Estas alteraciones son las mutaciones.

Las tasas de mutación van desde  $1 \times 10^{-4}$  hasta  $1 \times 10^{-8}$  por locus y por generación. Por lo tanto, los cambios son muy lentos.

La tasa de retromutación generalmente es menor a la de mutación, por lo tanto, el alelo mutante se encontraría en frecuencias altas en poblaciones naturales.

Sin embargo, esto no ocurre, por lo que puede deducirse que son **eliminadas por selección natural**.

### Migración:

La **migración** es un proceso que adquiere importancia cuando a una población nativa se incorporan individuos migrantes con frecuencias alélicas **diferentes** a las propias. La migración se da cuando los individuos se desplazan entre las poblaciones.

El apareamiento al azar de los migrantes con los nativos provoca cambios en la composición genética de la población original.

Si llamamos **m** a la proporción de individuos migrantes, los nativos quedarán en una proporción **1 - m**.

La frecuencia de un determinado alelo será **q<sub>0</sub>** en la población nativa y **q<sub>m</sub>** en los migrantes.

Suponiendo dos poblaciones y un locus en particular, podemos examinar que sucede cuando un determinado número de individuos de la segunda población se desplaza hacia la primera.

Si llamamos **A** a la población con frecuencia **q<sub>0</sub>** y **n<sub>1</sub>** individuos y **B** a la de frecuencia **q<sub>m</sub>** y **n<sub>2</sub>** individuos, la proporción relativa de migrantes será:

$$m = n_2 / (n_1 + n_2)$$

Bajo la suposición de que la migración es al azar en relación a sus genotipos, las frecuencias alélicas serán una **muestra representativa** de las frecuencias de su población.

La población A se verá incrementada en cantidad de individuos y sus frecuencias alélicas cambiarán, dependiendo de las proporciones relativas entre migrantes y nativos, y de las diferentes frecuencias en las dos poblaciones.

Luego de una generación de inmigración, la frecuencia  $q_0$  pasará a ser  $q_1$ , o sea, el promedio ponderado de las frecuencias:

$$q_1 = m q_m + (1 - m) q_0$$

$$\Delta q = q_1 - q_0$$

En conclusión, el cambio de frecuencias depende de las frecuencias alélicas de los migrantes y de los nativos, y de las proporciones relativas de migrantes y nativos.

Por otra parte, si conocemos el cambio producido en las frecuencias,  $q_0$ ,  $q_1$  y  $q_m$ , podemos deducir cuál fue la proporción de migrantes ( $m$ ) en una generación:

$$m = \frac{q_1 - q_0}{q_m - q_0}$$

Es el cociente entre las diferencias de la nueva frecuencia y la de nativos y la frecuencia de los migrantes menos la inicial.

### Selección:

La selección natural es la diferencia entre los individuos en cuanto a la supervivencia o tasa de reproducción o de ambas.

La selección natural es la fuerza principal que desplaza las frecuencias alélicas en poblaciones grandes y es uno de los factores más importantes en el cambio evolutivo.

Se llama **aptitud, valor adaptativo o eficacia ( $w$ )** de un genotipo a la proporción relativa de descendientes con que este contribuye a la generación siguiente.

Debido a diferencias en fertilidad y viabilidad, cada genotipo puede contribuir con un número diferente de hijos, lo que lleva a cambios en las frecuencias de la generación siguiente.

**A esta conservación de las variaciones y diferencias individualmente favorables y a la destrucción de las que son perjudiciales, la he llamado selección natural o supervivencia de los más aptos**



**Charles Darwin**

El hecho de que un genotipo tenga el valor máximo de aptitud (1 o 100%) no significa que todos los individuos de ese genotipo se reproduzcan y sobrevivan; muerte accidental, enfermedades, etc., son causas de pérdidas de individuos de ese genotipo.

El valor 1 se asigna al genotipo que tiene la proporción más alta de individuos que sobreviven en la descendencia; los valores de aptitud de los restantes genotipos son relativos al primero.

El término selección se utiliza en general, en contra de los genotipos que portan el alelo considerado como de menor aptitud.

La intensidad de selección se expresa como coeficiente de selección ( $s$ ), y es la reducción proporcional de la contribución gamética de un genotipo particular. Los genotipos de mayor aptitud tienen  $w = 1$ , los de menor aptitud tendrán  $w=1-s$

### Efectividad de la selección:

La efectividad de la selección se mide por la magnitud del cambio de frecuencia de un alelo determinado.

Depende de tres factores: **de las frecuencias iniciales, del coeficiente de selección y del tipo de acción génica.**

El éxito es mayor, para un " $s$ " determinado, con frecuencias del alelo recesivo entre 0.6 y 0.7 cuando la dominancia es completa.

En caso de un locus sin dominancia el éxito es mayor, para un " $s$ " determinado, con frecuencias de  $q = 0.5$

En situaciones donde un alelo es raro en la población, la selección es inefectiva porque está representado casi exclusivamente en los heterocigotas.

### Tiempo requerido:

El tiempo requerido para que la frecuencia alélica cambie a un valor determinado es importante en programas de mejoramiento animal o vegetal.

Cuando un alelo recesivo es escaso en la población y se selecciona en su contra, los cambios de su frecuencia son pequeños y lentos.

El número de generaciones requerido para disminuir  $q_0$  a  $q_t$  es igual a la inversa de la frecuencia a la cual se quiere llegar menos la inversa de la frecuencia inicial.

$$t = 1/q_t - 1/q_0$$

En la tabla siguiente se presenta el cálculo teórico del número de generaciones requerido para lograr cierta reducción de  $q$ , partiendo de distintas frecuencias alélicas iniciales y con valores de coeficiente de selección.

**Número de generaciones requerido para reducir la frecuencia del alelo recesivo según el coeficiente de selección " $s$ ", con dominancia completa.**

Cambio de frecuencia alélica		Cambio de frecuencia genotípica		Número de generaciones		
Desde	Hasta	Desde	Hasta	Coeficiente de selección		
$q_0$	$q_t$	$q^2_0$	$q^2_t$	1	0.5	0.1
0.75	0.50	0.5625	0.25	1	3	18
0.25	0.10	0.0625	0.01	6	14	71
0.10	0.01	0.01	0.0001	90	185	924
0.001	0.0001	0.000001	0.00000001	9000	18005	90023

## Procesos dispersivos

### Deriva génica:

La ley de H-W se cumple en poblaciones grandes. Sin embargo, es común la existencia de poblaciones pequeñas en la que por azar ocurran **errores de muestreo** porque pocos gametos intervienen para producir la progenie, aumentando con ello la probabilidad de que sean similares. Esto conduce a la deriva génica, cuyas consecuencias son:

- Cambios en las frecuencias alélicas
- Reducción de la variación genética dentro de la población, pudiendo fijarse o perderse alelos.
- Divergencia al azar entre poblaciones, aun cuando hayan tenido frecuencias génicas iniciales similares o se hayan fundado con muy pocos individuos.

Las poblaciones pequeñas se originan por desastre naturales, como una epidemia, dando lugar a un pequeño número de supervivientes. El peligro de extinción de las especies por la pérdida de hábitat da lugar, a menudo, a pequeñas poblaciones.

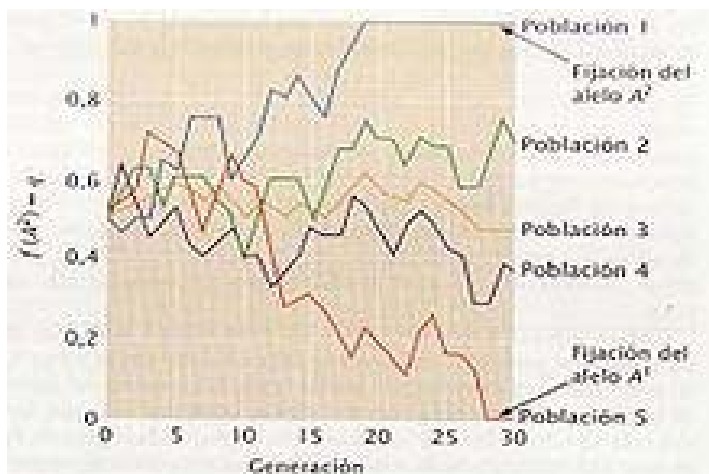


Figura 9. Deriva génica en diferentes poblaciones con las mismas frecuencias iniciales.