

EVOLUCIÓN EN POBLACIONES PEQUEÑAS

Estabilidad de las fcas. Alélicas: Poblaciones grandes (HW)

En las poblaciones grandes con reproducción sexual, el apareamiento aleatorio es una condición necesaria para que las frecuencias génicas (alélicas) y genotípicas permanezcan estables en el tiempo. No obstante, si las poblaciones son pequeñas (i.e., reducido número de individuos reproductivos o asimetría en la proporción de machos y hembras) el apareamiento aleatorio **no es** una condición suficiente (*sine qua non*) para que las frecuencias permanezcan constantes.

Procesos que producen cambio en las fcas. (sistemáticos, dispersivos)

El *proceso dispersivo* (i.e., deriva génica) difiere de los procesos *sistemáticos* (i.e., selección natural) en que la **dirección** genética en la población no es predecible; no obstante, es posible aproximar la **magnitud del cambio** (Δp_i o Δq_i) esperado si conocemos ciertos parámetros de las poblaciones, como el número efectivo de adultos reproductivos (N_e) que contribuyen al *pool* génico del que derivarán los individuos de la siguiente generación.

La **estabilidad** en las frecuencias **no se aplica** a las poblaciones pequeñas y éstas fluctúan aleatoriamente en el tiempo. Esto se conoce como el *efecto Wright* o *deriva génica*.

Estas fluctuaciones aleatorias ocurren debido a que:

- A. Los gametos que “acarrearán” los genes y que conformarán la generación siguiente, son una **muestra** de los genes (su diversidad) de la población parental.
- B. Si dicha muestra no es lo **suficientemente grande**, estadísticamente, la frecuencia génica es propensa a cambiar entre generaciones.
- C. El **cambio aleatorio** en las frecuencias de los genes es el proceso dispersivo.

Veamos el efecto del **proceso dispersivo** (evolución aleatoria de las sub-poblaciones) en las frecuencias de los genes. El *modelo está muy simplificado* pero importante ya que las

propiedades de una población con respecto a cualquier caracter determinado ***dependen de las frecuencias génicas***.

Resultados: En general existen cuatro formas de apreciar el efecto dispersivo:

1. ***Deriva génica:*** cambios aleatorios en las frecuencias de los genes en las poblaciones locales, de generación en generación.
2. ***Diferenciación entre subpoblaciones.*** La deriva génica en las poblaciones locales (subpoblaciones) conduce a la diferenciación entre ellas (raramente hay apareamiento entre todos los miembros de una población, y se diferencian si N es pequeña. Por ejemplo, las poblaciones de laboratorio o domesticadas están subdivididas).
3. ***Uniformidad genética dentro de la subpoblación.*** Se reduce la variación genética progresivamente y los individuos se vuelven más y más similares genotípicamente (cepas de laboratorio, líneas puras, etc.).
4. ***Incremento en homocigosis.*** Estos se incrementan a expensas de los heterocigotos. Esto y la tendencia a que los genes deletéreos sean recesivos, es la base de la pérdida de adecuación (fertilidad y viabilidad) que deriva de la endogamia.

Figura: Número (frca) de alelo Brown en *Drosophila*. Sub-Poblaciones fundadas con 16 individuos (i.e., 32 posibles copias de alelos). Apareamiento aleatorio en cada línea o subpoblación.

Existen dos formas de apreciar el proceso dispersivo:

- Proceso de muestreo \Rightarrow **Varianza muestral**
- **Proceso de endogamia** \Rightarrow Cambios genotípicos, resultado de la cruce entre individuos emparentados.

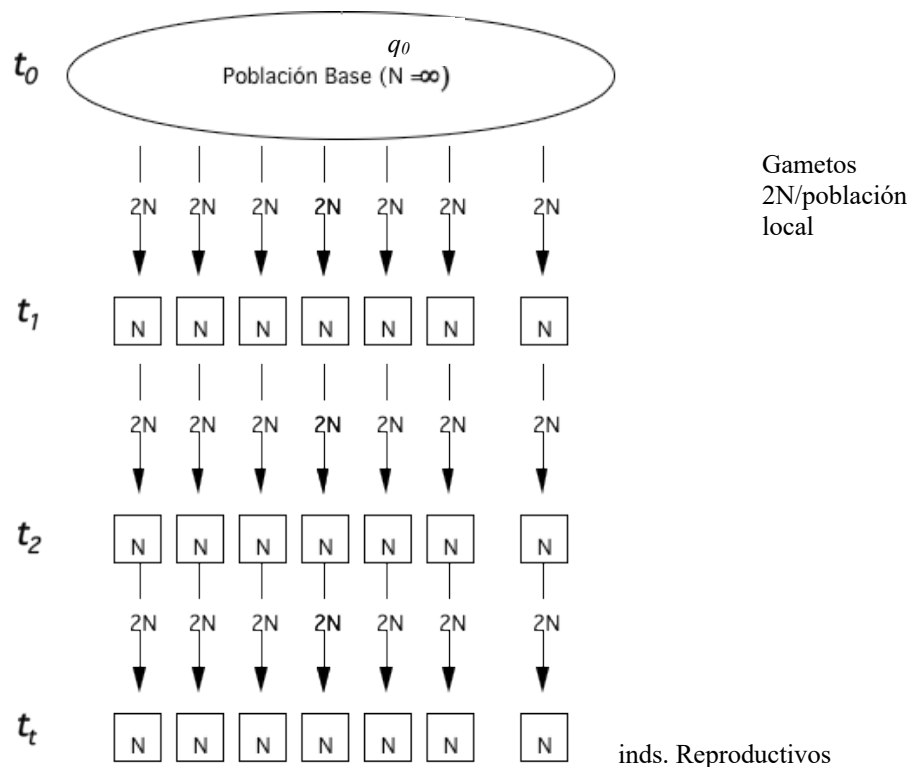
Modelo de Wright

Situación:

- Población de tamaño N base, con **apareamiento aleatorio**.
- Subdivisión de la población base en n subpoblaciones (geográficas o ecológicas, por humanos) (Líneas). La subdivisión constituye el proceso dispersivo.
- Analizamos un sólo gen en varias poblaciones, y es equivalente al efecto, en una línea de muchos loci, pero con la misma frecuencia inicial.

Supuestos:

- No hay migración
- No hay mutación
- No hay selección en acción
- El tamaño de la población es grande
- Existe **apareamiento aleatorio**



Debido a que la contribución es igual, N constante, entonces la contribución promedio es igual.

El proceso de muestreo ocurre debido a que de un gran número de gametos, se reduce a un número pequeño de individuos reproductivos (aleatoriamente, condición (*sine qua non*)). Si el número de subpoblaciones es muy grande, $p_i \cong p_0$.

Las diferencias entre subpoblaciones se puede medir o inferir a partir de la varianza ($\sigma^2_{q_i}$).

VARIANZA EN LA FRECUENCIA ALÉLICA

- El cambio de q es **impredecible**, pero no así la magnitud del Δq
- La subdivisión implica muestras $2N$ de alelos en poblaciones de reproducción sexual y diploide
- La frecuencia promedio de un alelo, \bar{q} , en las subpoblaciones será igual a la población base o q_0 . Las frecuencias de tal alelo entre las subpoblaciones estarán distribuidas alrededor de la media q_0 , con una varianza $\frac{p_0 q_0}{2N}$ que es la varianza muestral de las medias muestrales (**distribución binomial**). El tamaño de la muestra es $2N$. Esta es la varianza de q_1 o en la generación 1, es decir

$$\sigma^2_{q_1} = \frac{p_0 q_0}{2N} \dots \quad 0$$

ya que q_0 es igual para todas las líneas, por lo tanto es también la varianza del cambio en la frecuencia de A_2 o $\sigma^2_{(q_1 - q_0)} = \sigma^2_{\Delta q}$

$$\sigma^2_{\Delta q} = \frac{p_0 q_0}{2N} \dots \quad 1$$

Este es el cambio esperado en la frecuencia del alelo producto del proceso dispersivo. Es el cambio esperado \bar{x} en una línea o la varianza del cambio en la frecuencia alélicas entre líneas (Figura 1). Produce dispersión de las frecuencias del alelo entre líneas aunque el promedio se mantenga constante ($\approx q_0$).

La segunda generación repite el proceso aleatorio pero ahora posiblemente a partir de otra frecuencia alélica y produce más dispersión. Ahora $\sigma^2_{\Delta q}$ difiere entre líneas porque depende de la frecuencia de q_1 en cada una.

Resultados:

- Cambio errático en una línea
- Diferenciación entre líneas
- Un incremento en la diferenciación es equivalente a un incremento en la varianza de la frecuencia alélica

En general:

$$\sigma_q^2 = p_0 q_0 \left\{ 1 - \left(1 - \frac{1}{2N} \right)^t \right\} \dots \text{(más adelante se verá su derivación)} \quad 2$$

Véase gráfica de alelos silvestre (b^+) *Tribolium castaneum*; Rich *et al. Evolution* 33, 1979).

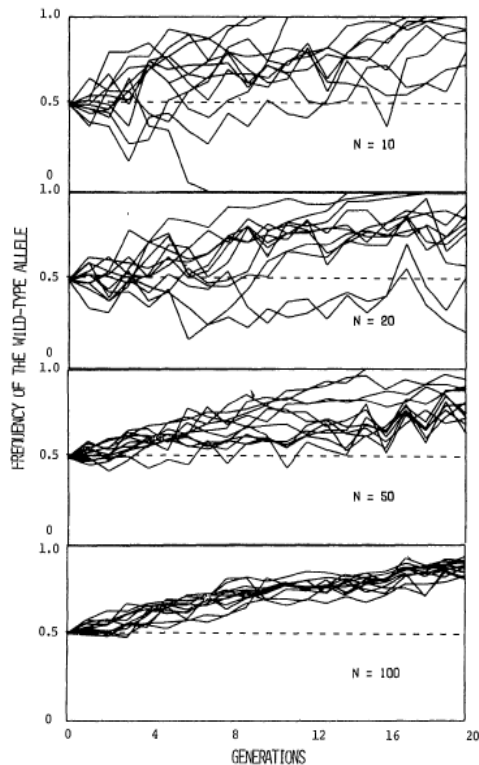


FIG. 1. Frequency of the wild-type allele (b^+) over generations for each population within the different population size groups.

FIJACIÓN

Después de muchas generaciones bajo deriva, se predicen límites a la evolución genética de las poblaciones:

- Los límites a la expansión de las líneas es 0 y 1; estos límites son “trampas” o puntos de **no retorno** (son estables).
- Se fijan y se pierden los alelos. Todas las líneas y todos los loci se fijan. Los individuos serán genéticamente idénticos (en cada línea o subpoblación).
- La proporción de líneas fijas para A_1 será proporcional a p_0 .
- \bar{P} será aproximadamente igual a P_0 (si el número de líneas es grande).
- σ_q^2 será cercana o igual a P_0q_0 (si $t \rightarrow \infty$).

Véase figura del alelo bw^{75} en *Drosophila melanogaster*. Note cómo la distribución de frecuencias alélicas entre líneas adopta una forma aplanada; al final del proceso se espera que adopten una forma de “U”, con muchas líneas fijas para bw^{75} y otras donde se pierde.

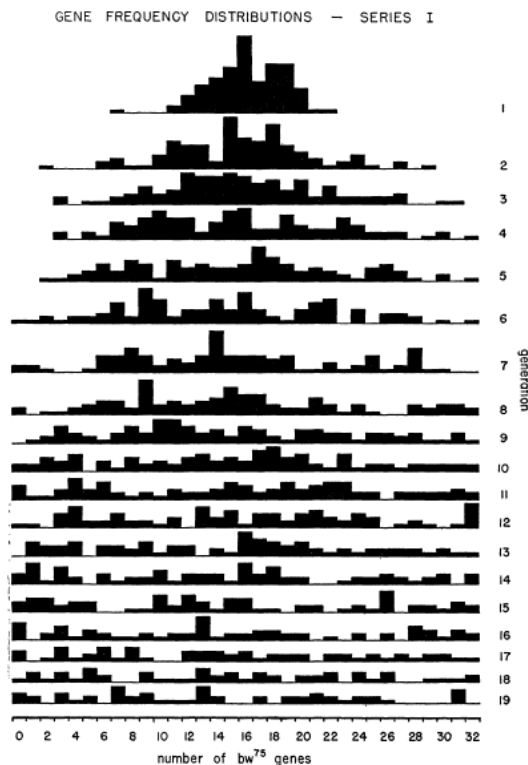


FIG. 6. Gene frequency distributions by generation in series I. Graphical presentation of the data of table 13.

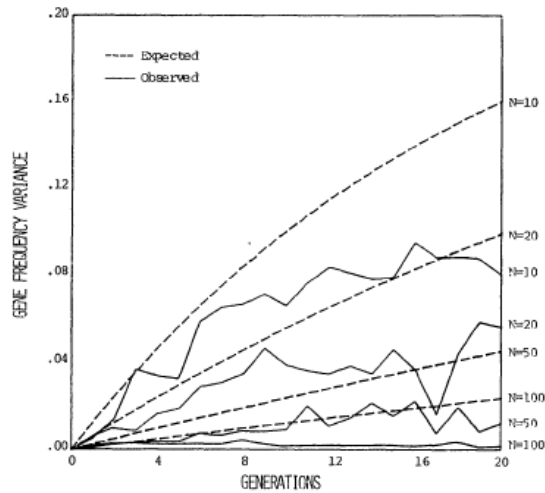


FIG. 2. Variance of gene frequency over generations and within each population size with expected values based on initial gene frequency of 0.5.

FRECUENCIAS GENOTÍPICAS

En las poblaciones en deriva se cumplirán las siguientes premisas:

- 1) Siempre que $\Delta q \neq 0$ \therefore las frecuencias alélicas cambiarán.
- 2) El apareamiento **es al azar** en las líneas de manera que p^2 , $2pq$, q^2 se cumple, aún cuando **haya deficiencia a nivel global**.
- 3) Conforme derivan en frecuencia alélica, las poblaciones se **diferencian** también en frecuencias genotípicas.
- 4) Se conduce hacia la **homocigosis** (reducción de heterocigosis) debido a la dispersión de las frecuencias alélicas hacia los extremos.

Obtención de las frecuencias genotípicas

Si q_i es la frecuencia en una línea i , q_i^2 es la frecuencia de homocigotos A_2A_2 en la misma (ya que hay apareamiento aleatorio dentro de las líneas), y en la frecuencia promedio de ese

genotipo en la población *idealizada* es $\overline{(q^2)}$, y que, conociendo que la varianza la podemos expresar como $\sigma_i^2 = \frac{1}{n} \left[\overline{(x_i^2)} - (\bar{x})^2 \right]$, puede encontrarse que

$$\sigma_q^2 = \overline{(q^2)} - (\bar{q})^2$$

es la varianza en la frecuencia alélica de q entre líneas. Por tanto, despejando obtenemos

$$\overline{(q^2)} = (\bar{q})^2 + \sigma_q^2$$

la frecuencia genotípica. Ya que $\bar{q} = q_0$ ó, $\bar{q}^2 \approx q_0^2$, la frecuencia de homocigotos (A_2A_2) se incrementa $\alpha \sigma_q^2$, sí $\sigma_p^2 = \sigma_q^2$.

Las frecuencias genotípicas en la población *idealizada* serán:

Genotipo		Frecuencia
A_1A_1	=	$p_0^2 + \sigma_q^2$
A_1A_2	=	$2p_0q - 2\sigma_q^2$
A_2A_2	=	$q_0^2 + \sigma_q^2$

Las frecuencias **ya no están en HW**, de acuerdo con las frecuencias q_0 y p_0 (aunque sí puede estar en H-W en cada línea).

Esto produce un problema cuando se quiere relacionar a las frecuencias alélicas y genotípicas en poblaciones naturales porque están relativamente **subdivididas** y se desconoce el grado de subdivisión.

Es aplicable a una **línea y muchos loci**: (1) Deriva, (2) Diferenciación entre subpoblaciones (3) uniformidad genética (4) incremento total (poblacional) de homocigotos.

