



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“POBLACIONES EN EVOLUCIÓN: RELEVANCIA DEL PENSAMIENTO
POBLACIONAL EN EL MODELO DARWINIANO DE EVOLUCIÓN Y SU
APRENDIZAJE”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

PRESENTA:

CRISTINA ISABEL GUZMÁN GONZÁLEZ

DIRECTORA DE TESIS:

M. en C. ERÉNDIRA ALVAREZ PÉREZ



México, D.F., Ciudad Universitaria
2014



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno.

Guzmán
González
Cristina Isabel
54464590
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
304511817

2. Datos del Asesor.

C. a Dra.
Eréndira
Alvarez
Pérez

3. Datos del sinodal 1.

Dra.
Michele Louise
Gold
Morgan

4. Datos del sinodal 2.

Dra.
Alejandra
Valero
Méndez

5. Datos del sinodal 3.

M. en C.
Brian
Urbano
Alonso

6. Datos del sinodal 4.

Lic. en Psic.
Leobardo Antonio
Rosas
Chávez

7. Datos de la tesis.

Poblaciones en evolución
Relevancia del pensamiento poblacional en el modelo darwiniano de evolución y su aprendizaje.
83 pp.
2014

8. Palabras clave.

Población, pensamiento poblacional, atributos poblacionales, fuerzas evolutivas

"...toda la evolución, y particularmente la selección, tiene lugar en biopoblaciones" (Mayr, 2001)¹

¹ *"...all evolution, and particularly selection, takes place in biopopulations" (Mayr, 2001)*

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al proyecto PAPIME Aprendiendo Evolución PE208511 por apoyarme de enero a diciembre de 2012 en la realización de esta tesis

Gracias, Ere, por ofrecerme un espacio para desarrollar mis ideas cuando en otros lados se me negó la posibilidad

DEDICATORIA

Lourdes Guzmán, Lourdes González, Guillermo, Enrique, Judith, Denisse, Brenda, Andrea, Francisco, Javier, Salvador, Juan Miguel, Jimena, Jatziri, familias Guzmán, González, los Contreras con los que más me he mantenido en contacto y mi querida (aunque cambiante) banda. La experiencia me ha enseñado que son ustedes quienes merecen mi cariño y respeto.

Y a los profesores y alumnos de los grupos de Evolución I, Ecología de la Conducta y Genética de Poblaciones, a Michele, Alejandra y Brian gracias porque me permitieron conocer un poco mejor la realidad de la enseñanza de la evolución y reorientar mi investigación hacia un mejor camino. Hoy me llevo su tiempo y su atención, consciente de que nunca los recuperarán, así que con ellos me llevo la responsabilidad de hacerlos valer.

POBLACIONES EN EVOLUCIÓN: RELEVANCIA DEL
PENSAMIENTO POBLACIONAL EN EL MODELO DARWINIANO
DE EVOLUCIÓN Y SU APRENDIZAJE

ÍNDICE

RESUMEN, 7

INTRODUCCIÓN, 9

Síntesis post moderna y postulados, 9

Pensamiento poblacional, 10

PREGUNTA CENTRAL DE LA INVESTIGACIÓN, 12

OBJETIVO GENERAL, 12

OBJETIVOS PARTICULARES, 12

METODOLOGÍA, 12

RESULTADOS, 16

Unidad de análisis 1. ¿Qué es una población biológica?, 16

Especie de pertenencia, 18

Ubicación espacio-temporal de los individuos, 20

Interacciones reproductivas, 22

Otras interacciones, 24

El concepto de población en especies asexuales, 24

Criterios de conceptualización, 25

Los conceptos asociados, 27

Deme, 27

Colonia, 32

Unidad de análisis 2. ¿Cómo se percibe a la población en las diferentes disciplinas biológicas?, 35

Tamaño de la población y tamaño efectivo de población, 37

Densidad de población, 38

Distribución de edad y proporción de sexos, 38

Patrones de crecimiento de la población, 39

Distribución espacial, 40

Acervo genético, 41

Frecuencia alélica, 42

Frecuencia genotípica, 42

Unidad de análisis 3. ¿Cómo ocurre el proceso de evolución?, 44

El teorema del equilibrio de Hardy Weinberg, 44

Las fuerzas evolutivas: rompiendo las condiciones del equilibrio, 52

Variación, 52

Sobre las fuerzas evolutivas, 54

Deriva génica, 54

Flujo génico, 57

Selección natural, 58

PROPUESTA DIDÁCTICA, 63

CONCLUSIONES, 74

FUENTES CONSULTADAS, 80

RESUMEN

La síntesis post moderna es la explicación actual a la evolución de las especies y explica el fenómeno de adaptación, entre otros. Para que haya evolución, primero debe haber variación entre individuos y entonces actuarán las distintas fuerzas evolutivas, pero para detectar el efecto de estas fuerzas debe ponerse atención en la población y no en un solo individuo; solo de esa forma los cambios se harán visibles.

A pesar de la relevancia de las poblaciones en el proceso de evolución biológica y, por ende, de su estudio, el concepto de población es aún conflictivo dentro de la comunidad científica. La pregunta es: ¿cómo se puede fomentar el desarrollo de pensamiento poblacional en el estudio de la biología evolutiva? Esta tesis se centró en presentar una propuesta de enseñanza de biología evolutiva basada en el desarrollo de pensamiento poblacional y para responder a la pregunta se investigó y organizó la información en cuatro capítulos: tres unidades de análisis y una propuesta didáctica. Las dos primeras unidades de análisis tuvieron como objetivo dar a conocer el concepto de población biológica, una a partir de definiciones y la otra a partir de los atributos que las caracterizan. La tercera unidad presentó las diversas fuerzas evolutivas. Y finalmente la propuesta didáctica mostró cómo usar el concepto de población y sus atributos para explicar cómo actúan las fuerzas evolutivas.

El resultado fue una propuesta de enseñanza de la evolución en la que se aprovechan los conocimientos sobre poblaciones biológicas desde muchas disciplinas, además de la biología evolutiva. Se promueve el uso de ejemplos de poblaciones reales en las que se pueden estudiar los cambios en frecuencias alélicas y genotípicas provocados por las fuerzas evolutivas.

Muchas conclusiones se obtienen a partir de esta propuesta, pero una de las principales es la importancia de hacer revisiones a los conceptos en los que se apoya la teoría y promover, además, que estas revisiones se reflejen como un avance en el proceso de enseñanza.

INTRODUCCIÓN

Síntesis post moderna y postulados

La síntesis post moderna es la explicación actual más completa de la evolución biológica. Contempla desde las primeras menciones de Darwin sobre selección natural hasta las más recientes investigaciones en genómica, pasando por la teoría sintética en la que muchos científicos renombrados incorporaron los conocimientos de su época (genética de poblaciones, biología molecular, etc.) al darwinismo (Koonin, 2009).

Las explicaciones anteriores a la síntesis post moderna (el darwinismo y la teoría sintética) no han sido rechazadas ni refutadas; su esencia permanece en la actualidad, pero acompañada de nuevas aportaciones que la hacen más completa.

Por ejemplo, algunos de los planteamientos básicos de la síntesis post moderna, según Koonin (2009), son:

-“La variación necesaria para la evolución es producto de eventos como duplicación de genes, regiones de genes o genomas completos, pérdida de material genético, transferencia génica horizontal, invasión de elementos móviles egoístas a los genomas, entre otros”.

-“La evolución genómica parece estar dominada por procesos neutrales (no necesariamente adaptativos) y en ocasiones se ven ‘purificados’ por la selección natural”.

-“Algunas de las principales fuerzas evolutivas, como la transferencia génica horizontal y la duplicación de genes... son cambios repentinos” y “esta idea contradice a la explicación gradualista que sostenía Darwin y que se mantuvo en la teoría sintética”.

-“Para representar la historia de la ‘historia de la vida en la Tierra’ se necesitan gráficas complejas que simulen la idea original de un ‘árbol de la vida’, pero con intersecciones en forma de red para así poder representar la transferencia horizontal de genes y los elementos genéticos móviles”.

Existen muchos aciertos en estos planteamientos pero, aun siendo tan recientes, ya son objeto de ciertas observaciones. Un ejemplo es el hecho de que se rechace erróneamente el gradualismo, ya que Darwin planteaba un proceso gradual de adaptación y los ejemplos que maneja Koonin (2009) para refutarlo (transferencia génica horizontal y duplicación de genes) se refieren al origen de la variación. Es de esperarse que siempre reste algún punto por aclarar pues la ciencia debe ser refutable.

En ocasiones, el término darwinismo (que es el nombre que se le dio a la teoría original de Charles Darwin) sigue siendo utilizado por la comunidad científica para nombrar a la teoría actual (Jiménez, 2007; Ruse, 2008); sin embargo, lo más adecuado es llamarle síntesis post moderna (Kutschera y Niklas, 2004).

Pensamiento poblacional

Mayr (1998) define el pensamiento poblacional como “punto de vista que insiste en el carácter único de cada individuo en las poblaciones de especies con reproducción sexual”. Como término formal se estableció hasta que Mayr lo definió, pero su esencia estaba ya en la obra *El origen de las especies* (Darwin, 1859).

Mayr considera que el pensamiento poblacional es contrario al pensamiento esencialista o tipológico, que postula que “el mundo consiste de una cantidad limitada de clases de entidades y que estas clases son lo único que posee realidad, mientras que las variantes de estas clases o tipos son irrelevantes” (Mayr, 2005). Desde una perspectiva biológica, el pensamiento tipológico se refiere a las especies como grupos de individuos que varían a partir del tipo ‘original’, mientras que el pensamiento poblacional insiste en que todos los individuos en conjunto, con sus respectivas variaciones, forman a la especie y no hay un tipo original a partir del cual se hayan derivado los demás, además de basarse en el hecho de que todos los seres vivos son diferentes de los demás y no hay dos iguales. Si estos organismos forman poblaciones, éstas solo pueden ser descritas colectivamente en términos estadísticos, pero las medias aritméticas y los promedios son solo abstracciones (Sober, 2006). Por ende, cuando se estudia a las poblaciones biológicas y los fenómenos evolutivos que ocurren en ellas, debe tenerse presente que cualquier intento de descripción grupal será solo una abstracción y que un esfuerzo más atinado por comprender el fenómeno debe contemplar la variación individual.

Dadas las implicaciones del concepto de población en la explicación de la evolución biológica², es relevante integrar una perspectiva poblacional en los temarios de la materia de biología evolutiva (especialmente a nivel licenciatura), en los libros de texto y demás recursos didácticos, y sobre todo en los discursos impartidos por los profesores. Por lo tanto, el objetivo de esta tesis es presentar una propuesta de guión que los profesores de biología evolutiva puedan usar como apoyo y complemento para sus clases.

² El concepto de evolución también es polémico dentro de la comunidad científica. Como definición operacional de “evolución” se eligió la siguiente: cambio en las frecuencias alélicas de una población (Hall y Hallgrímsson, 2008; Reece, et al., 2013).

PREGUNTA CENTRAL DE LA INVESTIGACIÓN

¿Cómo se puede fomentar el desarrollo de pensamiento poblacional en el estudio de la biología evolutiva?

OBJETIVO GENERAL

Presentar una propuesta de enseñanza de la biología evolutiva basada en el desarrollo del pensamiento poblacional.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Proponer un método para construir un concepto de población biológica adecuado para la enseñanza de la biología evolutiva.
- Comprender el papel de las poblaciones en distintas disciplinas biológicas a través del estudio de sus características (atributos poblacionales).
- Analizar diversas explicaciones de los mecanismos de evolución y reconocer en ellas el uso del concepto de población y de los atributos poblacionales.
- Plantear una propuesta de enseñanza de la evolución, basada en los resultados encontrados, que los profesores de biología evolutiva puedan usar como apoyo y complemento para sus clases.

METODOLOGÍA

Para cumplir con los objetivos particulares, se desarrollaron tres unidades de análisis, cada una enfocada en un objetivo. Estas unidades son:

- ¿Qué es una población biológica?
- ¿Cómo se percibe a la población en las diferentes disciplinas biológicas?
- ¿Cómo ocurre el proceso de evolución?

Se hizo una revisión bibliográfica para responder estas preguntas. Se buscaron fuentes de información que fueran de libre acceso para estudiantes de la carrera de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. Se entiende por libre acceso que estén disponibles en:

-Bibliotecas de la universidad

-La página de internet de las bibliotecas de la universidad mediante acceso remoto³

-El buscador gratuito Google Académico⁴

La cantidad de textos consultados fue variable porque el objetivo era proporcionar información que fuera contrastable. Para los temas en los que hay polémica se presentaron varias fuentes pero para los que han quedado mejor asentados entre la comunidad científica bastó con una o pocas fuentes.

Cada unidad de análisis siguió una metodología distinta:

1. ¿Qué es una población biológica?

Se buscaron definiciones de población biológica en:

-Libros clásicos de biología evolutiva (expresan la postura original sobre el tema)

-Libros de texto de distintas disciplinas biológicas (muestran perspectivas enfocadas en la enseñanza)

-Artículos de investigación (son una fuente reciente de información)

Se buscaron coincidencias entre las definiciones y se organizaron en 'criterios de conceptualización'.

³ dgbiblio.unam.mx

⁴ scholar.google.es

Se analizaron, además, conceptos relacionados con el de población para demostrar en qué son diferentes y evitar confusiones entre ellos. Las definiciones de estos conceptos se obtuvieron de textos clásicos, libros de texto actuales y un diccionario especializado.

2. ¿Cómo se percibe a la población en las diferentes disciplinas biológicas?

Se buscó en libros de distintas disciplinas biológicas qué atributos poblacionales se consideran relevantes⁵. Las disciplinas son las siguientes:

- Biología evolutiva
- Ecología
- Genética
- Biología general

Se eligieron estas disciplinas porque frecuentemente utilizan el concepto de población biológica y se usaron también textos de biología general para analizar la forma en que integraron el concepto en las diversas áreas.

El resultado se presentó en forma de tabla. Se hizo un análisis sobre qué atributos son relevantes para cada autor y para cada disciplina en conjunto.

3. ¿Cómo ocurre el proceso de evolución?

Se buscaron explicaciones a los principales mecanismos evolutivos en:

- Libros de biología evolutiva (por su especialidad en el tema)
- Libros de biología general (por su capacidad de síntesis del tema)
- Tesis (porque se enfocan en un solo tema y lo tratan a profundidad)

⁵ Se considera que una característica es relevante para el texto si éste ofrece alguna explicación sobre ella.

- Artículos de investigación (para conocer las distintas posturas actuales)
- Fuentes electrónicas (por la posibilidad de encontrar en ellas aportaciones novedosas al tema)

En cada una de estas fuentes se buscaron explicaciones sobre cómo evolucionan las poblaciones a través de los diferentes mecanismos hasta ahora conocidos por la comunidad científica. Se compararon los argumentos de cada fuente en busca de coincidencias y discrepancias.

Posteriormente se hizo un análisis de resultados, que consistió en comparar la información obtenida en las primeras dos unidades (“¿Qué es una población biológica?” y “¿Cómo se percibe a la población en las diferentes disciplinas biológicas?”) con la información de la tercera unidad (“¿Cómo ocurre el proceso de evolución?”). Esto es porque en las primeras dos unidades se buscó comprender a las poblaciones y en la tercera se estudió ya directamente el proceso de evolución y, al hacer la comparación de unidades, se puede saber de qué forma se relaciona el concepto de población con la explicación de la evolución biológica. De esta manera se responde a la pregunta central de la investigación: “¿Cómo se puede fomentar el desarrollo de pensamiento poblacional en el estudio de la biología evolutiva?”.

Finalmente, el producto de este análisis es una propuesta didáctica sobre cómo enseñar los mecanismos evolutivos, basándose en una robusta explicación del concepto de población.

RESULTADOS

Unidad de análisis 1. ¿Qué es una población biológica?

El término “población” es polisémico y su significado depende del área de conocimiento que se trate. Según el diccionario de la Real Academia Española (2013), el término “población” se utiliza tanto en sociología como en ecología, y además tiene otros significados de uso común que no pertenecen a áreas específicas. De todas las definiciones que ofrece la RAE, la que mejor encaja en el contexto biológico explica que una población es un “Conjunto de individuos de la misma especie que ocupan una misma área geográfica” (Real Academia Española, 2013).

También dentro del área de la biología hay diversas definiciones; algunas de ellas corresponden al área de ecología, otras a la genética de poblaciones o a la biología evolutiva. Incluso, tampoco hay una definición única para cada una de estas áreas. De los libros de texto sobre ecología, evolución y genética que fueron consultados, solo algunos incluyeron una definición de población: Cain, *et al.* (2011), Freeman y Herron (2007), Futuyma (2011), Hall y Hallgrimsson (2008), Hedrick (2011) y Klug, *et al.* (2006). Para encontrar más definiciones, se buscó también en revistas científicas, y se encontró un estudio sobre poblaciones biológicas, a cargo de Waples y Gaggiotti (2006), del cual se extrajeron dos definiciones más; según los autores, la primera corresponde a un paradigma ecológico y la segunda a un paradigma evolutivo. Además, se incluyeron definiciones de obras clásicas: *Evolución y la diversidad de la vida* (Mayr, 1977) y *La síntesis inacabada* (Eldredge, 1985); de esta última obra se incluyeron dos definiciones distintas. A continuación se enlistan las definiciones encontradas:

- “Una población es un grupo de individuos con entrecruzamiento libre en una localidad” (Mayr, 1977).
- “Un grupo de demes que interactúan en coevolución o de organismos sin cruzamiento externo, quienes debido a la descendencia común son suficientemente similares genéticamente para ser considerados conespecíficos, y aun así no se entrecruzan lo suficiente para ser una unidad panmíctica” (Eldredge, 1985).
- “Las poblaciones son agregados localizados de organismos que interactúan conespecíficamente” (Eldredge, 1985).
- “Para especies sexuales, un grupo de individuos que se aparean y sus descendientes; para especies asexuales, un grupo de individuos que viven en la misma área” (Freeman y Herron, 2007).
- “Un grupo de organismos conespecíficos que ocupan una región geográfica más o menos definida y exhiben continuidad reproductiva de generación en generación; interacciones reproductivas y ecológicas entre estos individuos son más frecuentes que con miembros de otras poblaciones de la misma especie” (Futuyma, 2011).
- “Un grupo local de individuos, pertenecientes a la misma especie, que están actualmente o potencialmente interfecundados” (Klug, *et al.*, 2006).
- “Un grupo de organismos conespecíficos ocupando una región geográfica más o menos bien definida y exhibiendo continuidad reproductiva de generación en generación” (Hall y Hallgrimsson, 2008).
- “Un grupo de individuos interfértiles que existen juntos en tiempo y espacio” (Hedrick, 2011).
- “Un grupo de individuos de la misma especie que coexiste en espacio y tiempo y tienen oportunidad de interactuar entre sí”⁶ (Waples y Gaggiotti, 2006).

⁶ Según el paradigma ecológico

- “Un grupo de individuos de la misma especie que viven en suficiente proximidad para que cualquier miembro del grupo pueda potencialmente aparearse con cualquier otro miembro”⁷ (Waples y Gaggiotti, 2006).
- “Una población es un grupo de individuos que viven dentro de un área particular y que interactúan entre sí”. “En especies de reproducción sexual, una población puede ser definida como el grupo de individuos que interactúan entrecruzándose. Sin embargo, en especies asexuales... una población debe definirse por otro tipo de interacciones, tales como la competencia por recursos comunes o comida” (Cain, *et al.*, 2011).

Se detectó que el común de las definiciones se basa en tres temas clave:

- Especie de pertenencia
- Ubicación espacio-temporal de los individuos
- Interacciones reproductivas

Se analizaron las definiciones en función de cada uno de estos temas y se encontraron ciertas coincidencias:

Especie de pertenencia

El primer tema común entre las definiciones es la *especie de pertenencia*. Futuyma (2011), Hall y Hallgrímsson (2008) y Eldredge (1985) explican que los miembros de una población deben ser “conespecíficos”. Klug, *et al.* (2006) y Waples y Gaggiotti (2006) en vez de explicar la idea a través de un concepto particular, simplemente la describen como “individuos pertenecientes a la misma especie”. Las definiciones de Mayr (1977) y Cain, *et al.* (2011) no tratan este punto.

⁷ Según el paradigma evolutivo

Para ahondar más en este criterio, podría cuestionarse qué significa pertenecer a la misma especie. O bien, ¿qué define a una especie? Pero la discusión sobre el significado de especie es igual o más polémica que la discusión sobre el significado de población. Una revisión sobre el concepto de especie, redactada por Crisci (1994), muestra una lista de conceptos de especie similar a la lista de conceptos de población incluida en esta tesis. Curiosamente, la mayoría de los conceptos de especie que él presenta se apoyan en el concepto de población para definirse. Resultaría redundante definir a la población en función de la especie y, a su vez, definir a la especie en función de la población, por lo que se eligió uno de los pocos conceptos de especie que se explican independientemente del de población:

Concepto morfológico de especie: “conjunto de individuos morfológicamente similares, generalmente asociados entre sí por una distribución geográfica definida y separados de otros conjuntos por discontinuidades morfológicas” (Crisci, 1994).

Volviendo al tema central, la mayoría de los autores consultados dejaron ver que los miembros de una población pertenecen a la misma especie. Ya sea que usen el término “conespecíficos” o que lo señalen explícitamente, este tema casi ha logrado establecerse como un consenso entre las autoridades teóricas. Pero saber qué significa “pertenecer a la misma especie” dependerá del concepto de especie que se esté utilizando. En este caso, si se está siguiendo el concepto morfológico de especie, se asumirá que los miembros de la población serán morfológicamente similares, que estarán asociados por una distribución geográfica definida y a su vez, estarán separados de otros por discontinuidades morfológicas.

Ubicación espacio-temporal de los individuos:

El segundo tema común entre las definiciones de población es la *ubicación espacial y temporal* de sus miembros. Se encontró en prácticamente todas ellas, solo no se considera en una de las dos definiciones de Eldredge (1985).

Quienes trataron el tema expresaron la misma idea, aunque utilizando diferentes términos: un grupo "local", de "agregados localizados" o que se encuentran en una "localidad" (Eldredge, 1985; Klug, *et al.*, 2006; Mayr, 1977), organismos "que ocupan una región geográfica más o menos definida" (Futuyma, 2011; Hall y Hallgrimsson, 2008), individuos que viven en un "área particular" (Cain, *et al.*, 2011), o individuos que coexisten en un "mismo espacio" (Hedrick, 2011; Waples y Gaggiotti, 2006). La idea general es que los individuos de una población comparten entre sí una región común.

Este tema puede sonar un tanto ambiguo porque los autores utilizan frases como "región geográfica más o menos definida" o que los individuos presentan "cierta proximidad". Pero es necesario considerar dos puntos:

- 1) Al decir que los organismos de una población comparten una región, lo más importante es que comparten un "espacio en común", sin importar dónde se encuentre éste, o si cambia con el tiempo. Esto quiere decir que, incluso si la región cambiara (entiéndase, por ejemplo, que los organismos migraran a otro sitio), lo importante sería que éstos se localicen en una región compartida por todos ellos.

- 2) Nadie especifica qué área abarca con exactitud ese "espacio en común", o qué distancia debe haber entre una población y otra para que se distinga dónde comienza una y dónde termina la otra, y esto es porque no todas las

especies ocupan espacios similares. El mismo tamaño corporal hará que algunas requieran territorios de cientos de kilómetros, mientras que a otras les baste con unos pocos metros o incluso centímetros. Gracias a que los autores dejan abierta la posibilidad, las definiciones de población pueden abarcar a la mayoría de las especies.

Además, en algunas fuentes se detectó otro tema importante que es el *tiempo*. Hedrick (2011) y Waples y Gaggiotti (2006) coinciden en que los miembros de una población deben coexistir, y no solo compartir el mismo espacio; es decir, que deben ser contemporáneos.

Un problema muy similar al que se presenta cuando se analiza el espacio que abarcan las poblaciones surge cuando se analiza el tiempo en el que viven. Una población no es estática, constantemente migran, mueren y nacen individuos, haciendo que la población esté siempre cambiando de miembros. Por la misma razón que no se define un área para cada población, no se define tampoco un tiempo específico que deba pasar para que una población pueda considerarse diferente de otra. Estos tiempos varían entre las distintas especies. Lenski (2004) da un ejemplo muy claro de esto en su artículo “Phenotypic and genomic evolution during a 20,000-generation experiment with the bacterium *Escherichia coli*”. El tiempo que pasa entre una generación y la siguiente varía de una especie a otra: para una especie de planta anual, este tiempo sería, por supuesto, de un año. Para la especie humana, sería de aproximadamente unos 20 años entre una generación y otra. Pero para una bacteria como la *E. coli*, en un mismo día nacen 6.6 nuevas generaciones. Por lo tanto, lo que el investigador debe tener en mente al preguntarse si un grupo de individuos comparte el mismo tiempo es cómo es el ciclo de vida de esos seres vivos.

Al igual que en el tema de la *especie de pertenencia*, definir si un individuo comparte el mismo espacio y tiempo que otros no es suficiente para considerarlo parte de la población. Se recomienda considerar además el siguiente tema que corresponde a las interacciones reproductivas.

Interacciones reproductivas:

El tercer tema comúnmente utilizado por los autores para definir a las poblaciones biológicas es la reproducción. En todas las definiciones se menciona que los individuos de una población se pueden aparear entre sí, aunque en algunas hay más detalle que en otras.

Freeman y Herron (2007) solo definen una población como “individuos que se aparean”. Cain, *et al.* (2011) la definen como un “grupo de individuos que interactúan entrecruzándose” (esta definición de Cain es específica para organismos de reproducción sexual). Algunos autores usan términos más específicos como interfértiles⁸ (Hedrick, 2011) o interfecundados (Klug, *et al.*, 2006). Éstas son las definiciones más sencillas de la lista porque no dan más información que el hecho de que hay entrecruzamiento entre los individuos.

¿Y entre quiénes se da la interacción reproductiva? Se pueden encontrar respuestas en las definiciones de Mayr y Eldredge; sin embargo, sus respuestas parecen ser contrarias. Para Mayr (1977), la reproducción es “libre”, es decir, se da entre todos los miembros de la población. Para Eldredge (1985) no es así: “no se entrecruzan lo suficiente para ser una unidad panmíctica”⁹. Por su parte, Waples y Gaggiotti (2006) explican que cualquier miembro de la población debe poder reproducirse con cualquier otro; esto coincide más con

⁸ Lincoln, *et al.* (1995) define *interfértil* como capaz de cruzamiento.

⁹ *Panmixis*, según Lincoln, *et al.* (1995), es un “apareamiento aleatorio no restringido; intercambio libre de genes dentro de una población de cruzamiento”.

la propuesta de Mayr que con la de Eldredge. Sin embargo, es probable que quienes mencionan que la reproducción puede ocurrir entre todos los miembros estén dando a entender que fisiológicamente es posible, pero ya en la práctica no obligatoriamente ocurrirá. Esta idea ya no sería contradictoria con la de Eldredge porque se estaría diciendo que, a pesar de que todos tienen la capacidad de reproducirse, las oportunidades no serán las mismas para todos.

Eldredge (1985), por otro lado, se asegura de mencionar que no tienen cruzamiento externo¹⁰, es decir, que no hay cruzamiento con miembros de otras poblaciones. Este punto podría matizarse un poco si se toma en cuenta la definición de Futuyma (2011); él explica que las interacciones reproductivas son menos frecuentes con individuos que no pertenecen a la población, y esto quizá es más acertado que asegurar que nunca ocurre, pues en la naturaleza siempre hay excepciones. Por ejemplo, es común que haya flujo génico entre poblaciones, por lo que en algún momento es probable que se presenten apareamientos con externos.

También hay autores que, como parte de su explicación, enfatizan que debe haber continuidad en las interacciones reproductivas. Para Futuyma (2011) y para Hall y Hallgrimsson (2008), los individuos de una población “exhiben continuidad reproductiva de generación en generación”. Para Klug, *et al.* (2006), los individuos de una población están “actualmente o potencialmente interfecundados”. Ambas explicaciones expresan la misma idea: tanto en el momento actual como en el futuro, la población debe mantener su capacidad reproductiva.

¹⁰ *Non-outcrossing*

Otras interacciones:

Si bien la mayoría de las interacciones mencionadas se refieren a la reproducción, no son las únicas que los autores consideraron al momento de definir a la población. Waples y Gaggiotti (2006) mencionan que los individuos de una población “tienen oportunidad de interactuar entre sí”, pero no aclaran a qué tipo de interacción se refieren, por lo que puede interpretarse que los organismos de una población tienen oportunidad de interactuar en otras formas además de la reproductiva. Sin embargo, dejar la posibilidad tan abierta no resulta útil para aclarar qué es una población o cómo identificar quién pertenece a ella.

En su definición, Futuyama (2011) no solo se refiere a interacciones reproductivas, sino a cualquier interacción ecológica, y al igual que ocurre con las reproductivas, el resto de interacciones son más frecuentes hacia el interior que hacia el exterior de la población.

En poblaciones de especies asexuales resulta particularmente necesario explicar qué otro tipo de interacción puede haber entre los organismos, pero ese tema merece su propio desarrollo.

El concepto de población en especies asexuales:

La mayoría de los autores consultados se enfocaron solo en poblaciones de especies sexuales, pero existe una inmensa cantidad de especies cuya forma de reproducción es asexual, y no por eso dejan de formar poblaciones. Tal es el caso de bacterias y hongos, por ejemplo, y para estos casos también es necesario definir qué es población. Si no se cuenta con información sobre sus

interacciones reproductivas para clasificarlos (simplemente porque no las presentan), se debe recurrir a otros datos.

Para Freeman y Herron (2007), una población de una especie asexual se define porque los individuos viven en la misma área. Claramente, es una definición que, por su sencillez, deja lugar a muchas dudas. De los tres criterios que se han encontrado con regularidad en esta investigación, esta definición solo se basa en uno: la ubicación espacial.

En Cain, *et al.* (2011), en cambio, distinguir a una población de otra es una cuestión de interacciones. Por supuesto, en este caso se descartan las reproductivas y se analizan otros tipos de interacción, por ejemplo, la competencia por recursos como el alimento.

Ninguna de las otras definiciones encontradas hace una mención específica sobre especies asexuales; sin embargo, una de las definiciones de Eldredge¹¹ (1985) y la de Waples y Gaggiotti¹² (2006), que sigue el paradigma ecológico, podrían aplicarse por igual a especies sexuales y asexuales porque no están apoyadas en las interacciones reproductivas. De modo que, cuando se esté hablando de una especie asexual, puede definirse a su población con base en los otros dos temas y no tomar en cuenta el aspecto reproductivo.

Criterios de conceptualización:

Después de analizar los temas en común pueden extraerse tres criterios de conceptualización que servirán para formar la propuesta didáctica:

¹¹ "Las poblaciones son agregados localizados de organismos que interactúan conespecíficamente (Eldredge, 1985)".

¹² "Un grupo de individuos de la misma especie que coexiste en espacio y tiempo y tienen oportunidad de interactuar entre sí." (Waples y Gaggiotti, 2006)

Criterio 1: Los individuos de una población pertenecen a una sola especie.

Criterio 2: Los individuos de una población se encuentran en una zona localizada o definida y comparten un mismo espacio y tiempo. Incluso en especies migratorias, al desplazarse se mantienen cohesionados de manera que siguen compartiendo espacio y tiempo.

Criterio 3: Las interacciones reproductivas son más frecuentes entre miembros de la misma población que con externos y solo para algunos miembros de la población se presentará la oportunidad de reproducción, aunque todos sean potencialmente entrecruzables. Además, en ocasiones (por ejemplo, para definir poblaciones de especies asexuales) pueden usarse otros tipos de interacción para definir a la población, como competencia por recursos, y éstas también serán más frecuentes hacia el interior de la población.

Deben cumplirse los tres criterios para confirmar que efectivamente un individuo pertenece a la población; en cambio, para descartar a quienes no pertenecen, basta con que uno de los criterios no se cumpla. Es importante notar que hay matices en todos los criterios y conocer la biología de cada especie es indispensable para decidir. La ubicación espacio-temporal dependerá del tamaño del ser vivo en cuestión, de su esperanza de vida, etc. Las frecuencias de interacción solo tienen sentido cuando se comparan unas con otras, por lo que para conocerlas es necesario que primero se haga una observación que abarque a los diversos organismos en diversos momentos. Incluso, saber si pertenecen o no a la misma especie es relativo al concepto de especie que decida usarse. Sería provechoso ahondar en estos temas, pues distinguir dónde termina una población y empieza otra sigue siendo uno de los obstáculos más grandes para entenderlas (Waples y Gaggiotti, 2006). En opinión de Waples y Gaggiotti, no habrá una única definición que sea útil para absolutamente todos los casos, así que su recomendación es que los

investigadores analicen en qué marco conceptual encajan sus investigaciones y que aclaren y justifiquen qué paradigma es el que escogen para definir a la población (2006).

Los conceptos asociados

Además de los diferentes matices que cada autor le dio al concepto de población, existen otros conceptos con los que frecuentemente hay confusión: *deme* y *colonia*. Eldredge hace notar este punto en su obra la *Síntesis inacabada*:

“Ambos (concepto de *deme* y concepto de población) se confunden fácilmente, y estas palabras (más otros sinónimos, como el uso que le daba Dobzhansky al término *colonia*) son frecuentemente empleados sin distinción” (Eldredge, 1985).

Deme es el concepto que más frecuentemente se encuentra asociado al de población en la literatura especializada, así que, en un esfuerzo por aclarar qué es un *deme*, algunos autores han compartido las siguientes ideas:

Deme (Demo/ Dema)

- “Demo: Población local de una especie; la comunidad de individuos potencialmente interfecundables en una localidad dada” (Mayr, 2005).
- “Deme—un grupo de organismos que interactúan en coevolución que se entrecruzan en una manera aproximada a la panmixia” (Eldredge, 1985).¹³
- “Deme: una población local, con frecuencia una población pequeña y panmíctica” (Futuyma, 2011).

¹³ Eldredge menciona el término coevolución en su definición de población pero en la actualidad ese término se refiere a un tipo de interacción interespecífico, no interpoblacional.

- “Deme: la población local de una especie; en formas sexuales, un grupo local interfecundable” (Hall y Hallgrimsson, 2008).
- “Dema. Grupo local de cruzamiento; unidad panmíctica; también se usa en forma amplia para referirse a cualquier tipo local de individuos de una especie dada; se utiliza como un término neutro en combinación con prefijos calificativos en términos tales como agamodema, autodema, cenogadema...” (Lincoln, *et al.*, 1995).

Además de las definiciones, algunos autores explicaron dentro de sus publicaciones a qué se referían con *deme*, sin ponerlo forzosamente a manera de definición:

- “Una población local en ocasiones es llamada *deme*” (Mayr, 2001).
- “Para la mayoría de los propósitos, un deme consiste de las crías reproductivas de una población.” (Eldredge, 1985).

Teniendo en mente estas definiciones, lo que procede es preguntar: ¿por qué se confunden estos dos conceptos? Existen muchas razones para creer que los grupos biológicos que se están describiendo a través de estos conceptos son los mismos.

Tomando en cuenta los criterios de definición detectados para el concepto de población, los demes son muy similares.

El primer criterio, que en el caso de las poblaciones indicaba que sus miembros debían pertenecer a la misma especie, se repite en tres definiciones para el caso de los demes. Hall y Hallgrimsson (2008), Mayr (2005) y Lincoln, *et al.* (1995) indican que los miembros de un deme también deben ser conespecíficos.

La ubicación espacial se encuentra presente en igual medida en las definiciones de población y en las de deme. Futuyama (2011), Hall y Hallgrimsson (2008), Mayr (2005) y Lincoln, *et al.* (1995) utilizan el término “local” para describir la ubicación de los miembros del deme, de una forma muy similar a como se describieron las poblaciones. Únicamente Eldredge omitió este punto. La mayoría de los autores consultados da prioridad al tema. Sin embargo, nada se dice sobre ubicación temporal.

El tercer criterio, que en el caso de las poblaciones correspondió a las interacciones reproductivas, es igualmente notorio en las definiciones de deme. Todos los autores consultados apoyaron sus definiciones de deme en la reproducción de sus individuos. Una parte de los autores consultados se enfocó en explicar que sus individuos son interfecundables (Hall y Hallgrimsson, 2008; Mayr, 2005), mientras que otra parte afirma que su reproducción es panmíctica o aproximada a la panmixia (Eldredge, 1985; Futuyama, 2011; Lincoln, *et al.*, 1995). Ya se sabe que al definir a los demes bajo estos términos, se está diciendo que existe la posibilidad de reproducción entre los organismos que los forman, y algunos autores incluso asegurarían que, de hecho, la mayoría se reproduce libremente con el resto, salvo unas pocas excepciones.

Y por último, para los demes no se aclara si se refiere a especies sexuales, asexuales o ambas. Solo Hall y Hallgrimsson (2008) hicieron mención específica de este tema, y explican que cuando se trata de una forma sexual, el deme es un grupo interfecundable. El problema de esta definición es que omitieron decir qué ocurre cuando se habla de una forma no sexual, o si los demes únicamente existen para las formas sexuales. La única otra posible explicación que aplicaría para formas no sexuales es la de Mayr (2001): “Una

población local en ocasiones es llamada *deme*?. No menciona nada sobre reproducción por lo que funciona bien para especies asexuales.

En resumen, un *deme* se puede definir como un grupo de organismos que pertenecen a la misma especie, que comparten un mismo espacio y que, cuando se trata de especies sexuales, son grupos que presentan cruzamiento casi libre entre sus individuos. Todo esto coincide con la definición de población. Queda claro ahora por qué son confundidos ambos conceptos.

Sin embargo, si son tan parecidos, ¿serán dos términos con un significado en común o serán dos conceptos distintos? ¿Qué distingue a un *deme* de una población? Si el lector es observador, habrá notado que algunas definiciones de *deme* comienzan diciendo que son tipos de poblaciones o parte de ellas. Futuyma (2011), Hall y Hallgrimsson (2008) y Mayr (2005) dicen que un *deme* es una población local. Ésta podría ser la primera diferencia. En las definiciones de población encontradas jamás se menciona que éstas sean *demes*. Sin embargo, los *demes* sí son definidos como poblaciones. Solo Eldredge (1985) menciona en una ocasión que las poblaciones son grupos de *demes*. Esto podría significar que un *deme* es un subgrupo de la población, o que es un tipo de población. Pero no hay que olvidar que no todos los autores definen a los *demes* en función de las poblaciones. Eldredge y Lincoln armaron su definición independientemente de las poblaciones.

También es importante considerar cómo emplean el término y no solo cómo lo definen. Son pocos los autores que utilizan el término *deme* en la práctica, pero Futuyma (2011), por ejemplo, habla de *demes* y de poblaciones indistintamente en su explicación sobre deriva génica. Al principio de esa explicación aclara que un *deme* es una población pequeña, lo cual sugiere que no son sinónimos; por lo menos tienen una diferencia en tamaño. Pero el

propio texto no parece coincidir con su definición porque el resto del párrafo continúa usando ambos términos indiscriminadamente.

Un esfuerzo más por aclarar este punto lo ofrece Eldredge:

“Para la mayoría de los propósitos, un deme consiste de los miembros reproductivos de una población. El elemento clave de una población es la interacción, relacionada principalmente con el intercambio de energía; el de un deme, es la reproducción. De otra manera, ambos pueden bien ser virtualmente coextensivos. Como los aspectos económico y reproductivo duales de los organismos, los demes y las poblaciones (aunque no idénticos) representan las funciones duales de agregados locales de organismos casi coextensivos.” (Eldredge, 1985)¹⁴.

Probablemente ésta sea la explicación más lógica en torno a la confusión entre deme y población. Eldredge expresa en ella que ambos son conceptos independientes. Cada uno tiene un “elemento clave”, un objeto de estudio. Cuando se estudia un deme, lo que se está estudiando, según Eldredge, es la reproducción dentro del grupo. Cuando se estudia una población, se está estudiando la interacción en general, aunque más específicamente, las interacciones que involucran intercambio de energía. ¿Entonces qué es un deme y qué es una población? Probablemente ambos grupos estén formados por casi los mismos integrantes, el grupo biológico podría no cambiar demasiado, lo que cambia es el elemento a analizar en él. El deme podría seguir siendo una parte de la población si se considera que los demes contemplan solo a los individuos reproductivos del grupo, y las poblaciones contemplan individuos que pueden tener más de un tipo de interacción, no

¹⁴ For most purposes, a deme consists of the breeding (reproducing) members of a population. The key element of a population is interaction, mostly concerned with energy exchange; of a deme, it is reproduction. Otherwise, the two may well be virtually coextensive. Rather like the dual economic and reproductive aspects of organisms, demes and populations (though not identical) represent the dual functions of nearly coextensive local aggregates of organisms.

solo la reproductiva. O bien, el deme podría contemplar a algunos individuos y la población a otros, y algunos de ellos coincidir entre sí naturalmente (es decir, organismos que intercambien energía y que también se reproduzcan).

Colonia

- “...demes (las “colonias” de Wright)...” (Eldredge, 1985).
- “Colonia. 1: Se utiliza este nombre, en forma poco estricta, para describir cualquier grupo de organismos que viven juntos o en proximidad unos con respecto a otros; de manera más precisa se refiere a una sociedad integrada en la que los miembros pueden ser subunidades especializadas, como una sociedad modular continua. 2: Grupo de organismos que se han establecido recientemente en un área nueva, o que ocupan un sitio particular. 3: Lugar de reproducción o anidamiento de algunos mamíferos y aves” (Lincoln, *et al.*, 1995).
- La colonia designa a una sociedad de organismos que están altamente integrados, ya sea por la unión física, ya por división en zooides especializados o castas, o por ambas, que se encuentran fijos en una localidad (Wilson, 1975).

Eldredge (1985) señala que los demes son equivalentes a las “colonias” de las que hablaba Wright; pero de todas las fuentes consultadas es la única que mostró una posible relación entre estos términos. Las definiciones de *colonia* que se encontraron en esta investigación no coinciden en absoluto con las definiciones de población ni con las de *deme*. Las colonias, según la primera explicación de Lincoln, *et al* (1995) y según Wilson (1975), están más relacionadas con las sociedades de seres vivos con forma de vida modular, como por ejemplo las fragatas portuguesas y otros organismos marinos o algunas bacterias. La segunda, relaciona el término colonia con el de un grupo

que al llegar a un lugar se establece en él, o lo *coloniza*. La última de las definiciones ni siquiera se refiere a un grupo, explica que una colonia es un lugar.

Por esta razón, puede asumirse que el concepto de “colonia” es actualmente empleado para designar a algo muy distinto del concepto de población biológica, y por lo tanto es prescindible para la propuesta didáctica generada en esta tesis.

En resumen, para definir a una población, conviene seguir un patrón básico que involucra tres *criterios de conceptualización*:

-La especie es la misma para todos los miembros; es decir, los individuos son conespecíficos.

-La ubicación espacio-temporal: se reconoce a los individuos de una población porque éstos se encuentran en una zona localizada o definida y porque comparten un mismo espacio y tiempo.

-Las interacciones reproductivas: son más frecuentes entre miembros de la misma población que con externos; además, solo para algunos miembros de la población se presentará la oportunidad de reproducción, aunque todos sean potencialmente entrecruzables.

-Otras formas de interacción: cualquier interacción, pero en particular las interacciones reproductivas, son más frecuentes entre miembros de la misma población que con externos; además, solo para algunos miembros de la población se presentará la oportunidad de reproducción, aunque todos sean potencialmente entrecruzables.

Y si se trata de formas asexuales, pueden aplicarse los mismos criterios, contemplando que solo se puede contar con datos sobre competencia y otros tipos de interacción ecológica.

Estos criterios son una herramienta para construir un concepto de población, porque no existe una única definición que sea útil en todos los casos. Es recomendable conocer la biología de cada especie para tomar en cuenta sus características particulares en el momento de conceptualizar.

Y una vez que se maneja con seguridad el concepto de población, hay que tomar en cuenta que se puede confundir con el concepto de *deme*. La confusión ocurre porque ambos son definidos como grupos de organismos conespecíficos, localizados y con interacciones más frecuentes entre sí que con organismos externos. Las fuentes consultadas no coincidieron del todo en si son diferentes conceptos o si ambos términos se refieren a una misma condición pero se ofrecen aquí dos explicaciones:

- El *deme* es una parte pequeña de una población, contempla solo a los organismos reproductivos.
- El *deme* y la población agrupan a los organismos bajo criterios distintos y en ocasiones sus miembros pueden coincidir.

El análisis de las definiciones de población biológica es el primer paso para entender el concepto. Los criterios de conceptualización ofrecen las herramientas necesarias para determinar si un individuo pertenece o no a una población. Además, particularmente el criterio de interacciones es útil para distinguir a una población de otra. En los siguientes capítulos se seguirá analizando este grupo biológico desde otras perspectivas.

Unidad de análisis 2. ¿Cómo se percibe a la población en las diferentes disciplinas biológicas?

En la unidad 1 se vio que el concepto población biológica es utilizado en diferentes disciplinas y que cada una ofrece diversas definiciones, pero no solo varía la definición sino la forma entera en que se aborda como unidad biológica según el área de estudio. El interés de los ecólogos en las poblaciones se muestra muy distinto al de los genetistas o el de los biólogos evolutivos y los moleculares, pero es curioso que sean tan diferentes puesto que el grupo natural del que se habla sigue siendo el mismo. ¿Qué es lo que cada uno de estos especialistas ve en la población? En esta unidad se hace una revisión de libros de texto en las áreas de evolución, ecología y genética, y también de dos libros de biología general, en busca de atributos poblacionales. Se hace un análisis comparativo entre los atributos de interés de cada área y entre áreas. Se presentan los resultados de búsqueda de atributos poblacionales en una tabla y el análisis comparativo redactado a manera de discusión para cada atributo.

Para fines prácticos, se llamará atributo o característica poblacional a todo aquello que se puede medir en una población y que permite comprender los cambios que sufre a lo largo del tiempo, o bien, permite compararla con otras poblaciones. Los términos utilizados para nombrar estas características variaron de un texto a otro: *atributos* (Hall y Hallgrímsson, 2008), *características* (Begon, *et al.*, 2006) y *propiedades de la población* (Curtis y Barnes, 2004; Odum, 2005). Incluso, hay textos en los que se describen algunas de las características que mencionan estos autores, pero no se les asigna un término particular (Cain, *et al.*, 2011), o bien, en el caso del texto *Genetics*, de Hartl y Jones (2009), se habla de "conceptos básicos de genética de poblaciones", que también son

características medibles de las poblaciones, pero desde una perspectiva genética y evolutiva más que ecológica.

Se presenta a continuación una tabla con los diferentes tipos de atributos, propiedades o características de una población encontrados en la bibliografía:

Tabla 1. Atributos poblacionales según cada libro de texto

Autor (es)	Odum, 2005	Begon et al., 2009	Cain, et al., 2011	Curtis y Barnes, 2004	Reece et al., 2013	Hartl y Jones, 2009	Hall y Hallgrímsson, 2008	Futuyma 2011	Freeman y Herron, 2007
Tamaño de población			X				X		
Tamaño efectivo de población								X	X
Densidad de población	X	X	X	X	X				
Estructura de edad	X	X	X	X	X				
Proporción de sexos		X						X	
Patrones de crecimiento de la población	X	X	X	X					
Distribución espacial				X	X				
Acervo genético					X	X	X	X	X
Frecuencias alélicas				X		X	X	X	X
Frecuencias genotípicas						X		X	X

Nota: Se marca una X solo cuando el atributo se encuentra definido en el texto correspondiente, ya sea en el índice, en el glosario o en el contenido del libro. Muchos textos no presentan una definición formal pero el concepto sí puede formar parte de sus explicaciones sobre otros temas; esto aparece en la discusión de cada atributo pero no en la tabla. Para facilitar la detección de la disciplina a la que pertenece cada texto, se le asignó a cada una un color. Clave de las disciplinas: Verde: Ecología. Café: Biología general. Azul: Genética. Rojo: Evolución.

Tamaño de la población y tamaño efectivo de población:

El primer tema común es el tamaño de población. Hall y Hallgrímsson (2008) lo llaman "tamaño de la población reproductiva" y Cain, *et al.* (2011) simplemente lo llaman "tamaño de población", pero en ambos casos describe lo mismo: es el número de individuos de una población.

De todas las fuentes consultadas para esta sección, solo estas dos definen tamaño de población, pero el concepto en realidad está presente en los demás textos dentro de las explicaciones de otros temas. En Freeman y Herron (2007), por ejemplo, se explica que el tamaño de población es determinante para que ocurra o no un proceso de deriva génica; es mucho más probable que se presente cuando la población es pequeña que cuando es grande. Sobre este mismo tema, Begon, *et al.* (2006) explican que en una población pequeña hay mayor probabilidad de que los individuos se apareen con parientes cercanos y esto provoca una disminución en la heterocigosidad, por lo que la descendencia puede heredar alelos letales con mayor frecuencia y que éstos queden en condición homóciga, lo cual tiene como resultado una disminución de la adecuación (Begon, *et al.*, 2006).

De la mano con este tema está el concepto de tamaño efectivo de población, que es el tamaño de una población teórica ideal que perdería heterocigosidad al mismo ritmo que una población de interés actual (Freeman y Herron, 2007; Futuyma, 2011). Este concepto apareció con mayor frecuencia en los textos de evolución.

Densidad de población:

El segundo tema es la densidad de la población, y en este caso son Begon, *et al.* (2006), Cain, *et al.* (2011), Curtis y Barnes (2004), Reece, *et al.* (2013) y Odum (2005) los que lo explican; es decir, los tres textos de ecología y los dos de biología general. Para todos los casos la descripción es la misma: el número de individuos con respecto al área o unidad de espacio. Para este punto parece no haber desacuerdo entre autores; es probable que sea el único de los atributos poblacionales que se define exactamente igual en cualquier texto.

Distribución de edad y proporción de sexos:

La estructura de edad de los individuos es un tema presente tanto en textos ecológicos como en los de biología general, y en cada uno se puede encontrar bajo diferentes términos: en Odum (2005) como distribución de edades, en Begon, *et al.* (2006) como estructura de clase de edad, en Curtis y Barnes (2004) como estructura etaria¹⁵ y en Cain, *et al.* (2011) y en Reece, *et al.* (2013) como estructura de edad. La estructura de edad, o cualquiera que sea el término empleado, representa la proporción de individuos de diferentes edades que hay en la población.

Se divide a los miembros de una población en intervalos, llamados *clase de edad*, y se entiende entonces por *estructura de edad* las proporciones de la población que pertenecen a cada clase de edad (Cain, *et al.*, 2011). Según Curtis y Barnes (2004), conocer la estructura etaria permite predecir los cambios que habrá en el tamaño de la población en un futuro, en caso de conservarse las condiciones actuales. Hall y Hallgrímsson (2008) le encuentran a esta estructura una utilidad muy similar a la que mencionan Curtis y Barnes (2004),

¹⁵ Refrente a la edad

y es que, al saber qué tan jóvenes o maduros son los individuos de una población, se puede inferir qué parte de la población tiene capacidad de reproducción. Conocer el número de individuos por cada clase de edad permite identificar si los individuos de una población se reproducen a una edad temprana o tardía, el tiempo que transcurre entre una generación y otra, y el número de descendientes que una madre tiene a lo largo de su vida (Futuyma, 2011; Reece, 2013).

Además de la estructura de edad, en ocasiones se considera también el sexo de los individuos para estudiar a las poblaciones. De los textos consultados para la tabla 1, solo Begon, *et al.* (2006) consideran la proporción de sexos como una de las características poblacionales, pero definitivamente no es un tema desconocido: Futuyma (2011) define las proporciones de sexos como la “proporción de machos” y en el *Diccionario de ecología, evolución y taxonomía* de Lincoln, *et al.* (1995) se considera al sexo de los individuos como uno de los atributos de la estructura poblacional (el otro es la edad). Freeman y Herron (2007) explican que la proporción común de sexos es 1:1 y a pesar de que esa proporción varíe de vez en cuando, la tendencia es a regresar al equilibrio.

Patrones de crecimiento de la población:

El siguiente tema es complejo porque involucra otros subtemas: la natalidad, la mortalidad y la migración. Para saber cómo crece una población es importante saber si llegan nuevos individuos o si se van.

En todos los textos consultados, la explicación de qué es el patrón de crecimiento está dada en función del cálculo que debería hacerse si pretendiera obtenerse la tasa de crecimiento poblacional:

$\text{Natalidad} + \text{Inmigración} - \text{Mortalidad} - \text{Emigración} = \text{Tasa de crecimiento}$
(Begon, *et al.*, 2006; Cain, *et al.*, 2011 ; Curtis y Barnes, 2004; Odum, 2005)

Cada uno de estos elementos ayuda individualmente a conocer una posible variación dentro de la población. En Freeman y Herron (2007), por ejemplo, solo se trata uno de los subtemas: la mortalidad. Explican que hay dos tipos de mortalidad, una relacionada con procesos intrínsecos del organismo (mortalidad fisiológica) y otra relacionada con factores extrínsecos como depredadores o accidentes (mortalidad ecológica). Si la tasa de mortalidad ecológica es baja, es más probable que los individuos de la población vivan suficiente para sufrir los efectos de la mortalidad fisiológica.

Distribución espacial:

Otro atributo a estudiar en las poblaciones es su *distribución espacial*, que según Curtis y Barnes (2004) es el patrón de distribución de los organismos dentro del espacio bidimensional y tridimensional. Reece, *et al.* (2013) lo llaman *patrón de dispersión*, que es la manera en que los individuos de una población están espaciados en su área (2006). Los dos textos que lo mencionan son de biología general.

Este concepto tiene gran parecido con el de dispersión que se encontró en textos de biología evolutiva (Freeman y Herron, 2007; Futuyma, 2011). Sin embargo, la dispersión en estos textos se refiere a un mecanismo y es una de las explicaciones de la existencia de poblaciones similares en diferentes zonas, el movimiento de los organismos de un lugar a otro. En cambio, la *distribución espacial*, o el *patrón de dispersión*, explica las posibles formas en que pueden encontrarse organizados los organismos en un lugar.

Acervo genético:

Freeman y Herron (2007) describen al acervo genético como “un barril en el que se depositan todos los espermatozoides y óvulos producidos por los adultos de una población”, Futuyma (2011) como “la totalidad de genes de una dada población sexual”, Hall y Hallgrimsson (2008) como el “conjunto de alelos de una población” y Hartl y Jones (2009) como “un acervo común de información genética”. A fin de cuentas, el mensaje es el mismo para las cuatro definiciones porque tanto en los gametos como en los genes se encuentran los alelos, que son los que contienen la información genética. Los alelos son el objeto de interés principal en el acervo genético, y aunque de cierta forma todos abarcaron esa idea, es confuso que se explique de formas tan distintas.

De todas las definiciones de acervo genético encontradas, ésta es probablemente la más clara y completa: “todas las copias de cada tipo de alelo en cada locus en todos los miembros de la población” (Reece, *et al.*, 2013). Curiosamente, las definiciones anteriores provienen de libros especializados en biología evolutiva y uno en genética, pero ésta se encontró en un libro de biología general.

Puede considerarse que el conjunto de alelos representa toda la variabilidad disponible en una generación de la población y, suponiendo que no hubiera mutación, representaría la variabilidad con la que esa generación contribuirá a la siguiente (Hall y Hallgrimsson, 2008; Jiménez, 2007).

Frecuencia alélica:

La *frecuencia alélica*, en ocasiones llamada *frecuencia génica*, es la proporción de un alelo dentro de una población; así lo indica una gran cantidad de fuentes: (Curtis y Barnes, 2004; Freeman y Herron, 2007; Futuyma, 2011; Hall y Hallgrimsson, 2008; Hartl y Jones, 2009; Jiménez, 2007; Lincoln, *et al.*, 1995).

Ya que el concepto se refiere a alelos y no a genes, el término correcto sería *frecuencia alélica* y no *génica*.

Además de encontrarse bien explicado en bastantes fuentes, hay algunas otras que también lo mencionan, aunque no den una definición al respecto. Tal es el caso de Reece, *et al.* (2013), que en su explicación sobre el teorema del equilibrio de Hardy Weinberg hablan constantemente de las frecuencias alélicas, aunque no se hayan detenido a aclarar qué eran.

Frecuencia genotípica:

Aunque es un concepto muy sencillo y está muy relacionado con el de frecuencia alélica, fueron menos las publicaciones que describieron este atributo. Simplemente, se refiere a la proporción de un genotipo dentro de la población (Futuyma, 2011; Hartl y Jones, 2009; Jiménez, 2007).

Es común encontrarlo dentro del teorema del equilibrio de Hardy Weinberg, pero hay casos en los que la referencia al concepto es muy débil, como en Hall y Hallgrimsson (2008), y pareciera que a los autores les basta el concepto de frecuencia alélica para dar a entender el tema.

En Freeman y Herron (2007) viene definido en conjunto con otros tipos de frecuencia, pero igualmente se refiere a la proporción que ocupa dentro de la población.

Por último, la tabla 1 mostró los atributos poblacionales que fueron definidos en los libros consultados, ya sea dentro del índice, del glosario o en el contenido del texto. Sin embargo, como se pudo ver en el desarrollo de esta unidad, estos atributos pueden estar presentes en explicaciones sobre diversos temas y aun así no contar con una definición formal.

Se esperaría que todos los libros de una disciplina trataran los mismos atributos, pero no es así. Hubo algunos libros que dieron mayor importancia a ciertos atributos que a otros. Se esperaría también que los libros de biología general abarcaran todos los temas por ser una síntesis del resto de las disciplinas, pero no fue así y tampoco coincidieron entre ellos por completo. Puede interpretarse que para algunos un concepto resultó obvio y por lo tanto no se define, pero para otros el interés por dejar clara una idea fue prioritario.

Todas las características que se han analizado son esenciales en el nivel poblacional. Es cierto que se puede basar en los individuos para medirlas, pero lo importante es lo que resulta del conjunto.

El objetivo principal de esta unidad fue detectar qué perspectiva tiene cada disciplina de las poblaciones biológicas, pero también se analizó, aunque superficialmente, la forma en que los atributos forman parte de las explicaciones sobre evolución. En la siguiente unidad se recurrirá a algunos de estos atributos para explicar ya propiamente los mecanismos evolutivos y entonces será más claro cuáles conviene emplear para la propuesta didáctica.

Unidad de análisis 3. ¿Cómo ocurre el proceso de evolución?

Las primeras dos preguntas de investigación estuvieron enfocadas en aclarar el concepto de población. Ahora es momento de centrarse en el tema que pretende enseñarse: los mecanismos evolutivos.

¿Cómo ocurre el proceso de evolución? Se sabe que son las poblaciones las que evolucionan, pero el reto del profesor es conseguir que sus alumnos comprendan cómo. Coinciden algunos autores en que, para entender cómo evoluciona una población, lo primordial es saber cómo se comporta cuando no está evolucionando (Freeman y Herron, 2007; Reece, *et al.*, 2013). La invariable solución a ese dilema es el teorema de Hardy Weinberg.

El teorema del equilibrio de Hardy Weinberg

El teorema de Hardy Weinberg es usado comúnmente en la enseñanza de la evolución biológica porque permite imaginar a las poblaciones en un estado de equilibrio, de modo que al momento de estudiar los cambios que se producen con la evolución éstos resalten por sí mismos.

Conforme se ha ido desarrollando la investigación, en esta unidad se contrastaron diversas fuentes y se detectó un patrón de cinco pasos: introducción al teorema, presentación de la población hipotética, fórmula de proporción de alelos, inferencia (las frecuencias se mantienen) y ejemplo.

El orden en que se encontraron en la literatura no siempre fue el mismo. A continuación se desarrolla cada paso según indicaron las fuentes bibliográficas.

a) Paso introductorio: Ubicación en un contexto y planteamiento del problema

Para introducir el teorema se encontraron dos patrones: la *ubicación en un contexto* y el *planteamiento del problema*. Por *planteamiento del problema* se entiende que el autor explica qué se pretende lograr al enseñar el tema. Por *ubicación en un contexto* se entiende que el autor describe el escenario en el que se desarrolló el teorema para que el lector comprenda su origen.

Un *planteamiento* como tal solo lo presentaron Klug, *et al.*, (2006); explicaron que lo que se demostrará es la relación teórica entre las proporciones relativas de alelos en el acervo genético y las frecuencias de diferentes genotipos en una población.

Fueron más los textos que dieron una introducción a manera de *contexto*. Para Curtis y Barnes (2004), la inquietud que apremiaba en la época en que se desarrolló el teorema era conocer cómo se comportaba la variación en una población. Para Hall y Hallgrimsson (2008), el escenario en el que surgió el modelo es un clima de disputa entre grupos de seleccionistas, mutacionistas y geneticistas, y estos últimos enfatizaban que las poblaciones debían ser el foco evolutivo en vez de los individuos, así que tenían que poner atención a frecuencias de alelos en vez de a la presencia o ausencia de genes. En Calow (1983) se explica que, tanto Hardy como Weinberg, se cuestionaban si las leyes de Mendel, recién retomadas, eran suficientes para explicar los cambios en las frecuencias alélicas de una población.

Estos tres contextos aclaran el momento histórico que se vivía cuando se desarrolló el teorema, de modo que el alumno puede darse una idea de cuáles fueron las necesidades de proponerlo y qué problemas pudo haber ayudado a

resolver. Igualmente, el planteamiento del problema que proponen Klug, *et al.* (2006) le da sentido a estudiar el teorema, le da al alumno un objetivo por cumplir.

Ninguna de estas introducciones contradice a otra, a pesar de ser tan diferentes entre sí, por lo que no habría ningún problema si el profesor que enseña Hardy Weinberg decidiera explicarlas todas juntas o solo algunas de ellas.

b) Presentación de la población hipotética

En algunas ocasiones, el criterio que siguió a la introducción del teorema en los textos revisados fue la *presentación de una población hipotética*, aunque el orden no siempre fue el mismo. Se detectó que al presentar el teorema los autores recurren al mismo método que emplearon Hardy y Weinberg, que es describir una población imaginaria en la que se cumplen tres condiciones:

- La panmixia o apareamiento al azar (Curtis y Barnes, 2004; Freeman y Herron, 2007; Klug, *et al.*, 2006).
- Ausencia de mutación, migración y selección (es decir, de cualquier fuerza evolutiva que afecte a la población) (Curtis y Barnes, 2004; Freeman y Herron, 2007; Klug, *et al.*, 2006).
- Un tamaño de población infinitamente grande en la que, por probabilidad, no se producen fenómenos aleatorios (Curtis y Barnes, 2004; Klug, *et al.* 2006; Freeman y Herron, 2007; Jiménez, 2007).

Además de estas condiciones, en Jiménez (2007) se encontró una más que indica que debe tratarse solo de especies diploides con reproducción sexual.

Ahora bien, ¿por qué describir una población con estas condiciones? El objetivo de plantearle al lector el reto de imaginar esa población es que se va a utilizar como ejemplo para aplicar la ley del equilibrio. Estas condiciones cobrarán más sentido cuando se terminen de plantear los demás pasos del teorema.

c) Fórmula de proporción de alelos

Algunas de las fuentes consultadas plantean la *fórmula de la proporción de alelos* esperada para la población inmediatamente después de la *presentación de la población hipotética*. Esta fórmula está basada en la segunda ley de Mendel (Curtis y Barnes, 2004; Freeman y Herron, 2007; Klug, *et al.*, 2006). Para todos los textos consultados, la forma de expresar las proporciones alélicas que seguiría una población con herencia mendeliana es:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

Fórmula 1. (Curtis y Barnes, 2004; Freeman y Herron, 2007; Hall y Hallgrímsson, 2008; Klug, *et al.*, 2006).

p y q representan el valor de frecuencia de cada uno de los alelos. En todos los textos se utilizan las mismas letras, p y q , aunque al parecer Weinberg usó originalmente las letras m y n (L. de Garay, 1988).

Nota: en este paso del teorema comienzan a hacerse cálculos para los cuales es indispensable tener conocimientos suficientes de álgebra y de herencia mendeliana. Si no es así, el profesor podría buscar alternativas a la enseñanza de los procesos evolutivos que no involucren el teorema.

d) Inferencia: las frecuencias se mantienen

El siguiente paso es la *inferencia* a la que se llega a partir del teorema de Hardy Weinberg. En ocasiones, en los textos se encontró esta *inferencia* después de los criterios de *presentación de población hipotética* y *fórmula de proporción de alelos* (Calow, 1983; Klug, *et al.*, 2006). En otras ocasiones se encontró antes (Curtis y Barnes, 2004; Hall y Hallgrímsson, 2008) o incluso entre ellos (Freeman y Herron, 2007; L. de Garay, 1988).

En realidad, la inferencia se muestra en forma de dos conclusiones. Aunque con distintas palabras, esto es lo que dicen las dos conclusiones:

Conclusión 1. La frecuencia alélica permanecerá sin cambios de una generación a otra.

Conclusión 2. La frecuencia genotípica permanecerá sin cambios y podrá ser obtenida a partir de la frecuencia alélica.

(Freeman y Herron, 2007; Futuyma, 2011; Hall y Hallgrímsson, 2008).

Por lo tanto, la simple herencia de caracteres no es suficiente para provocar un cambio en la frecuencia de alelos (Calow, 1983; Curtis y Barnes, 2004; Hall y Hallgrímsson, 2008). Esto da lugar a hablar de los procesos que sí producen cambios en las frecuencias.

No debe olvidarse que estas conclusiones solo son pertinentes cuando se cumple con las condiciones mencionadas en la *presentación de la población hipotética* y si se sigue la ley de herencia indicada en la fórmula 1.

e) Ejemplo

El último paso de este análisis, que no siempre es el último dentro de los libros de texto, es usar como *ejemplo* un caso en el que se puedan aplicar los pasos anteriores.

El ejemplo a su vez consta de ciertas etapas, que se enumeran a continuación:

1. *Imaginar un gen dentro de la población hipotética.* Normalmente se utiliza como ejemplo un gen que posea solo dos alelos para facilitar el cálculo. A cada alelo de ese gen se le asigna un nombre, que en muchas fuentes coincide en ser la letra “A” mayúscula, para el alelo dominante, y minúscula para el recesivo (Curtis y Barnes, 2004; Klug, *et al.*, 2006). Entonces, los alelos son “A” y “a”.

2. *Asignar una frecuencia para cada alelo (frecuencias alélicas).* La suma de las frecuencias de ambos alelos debe dar 1, que es el total. Supónganse dos casos: frecuencia para el alelo “A” = 0.7 y para el alelo “a” = 0.3 (Klug, *et al.*, 2006), o bien, frecuencia para el alelo “A” = 0.8 y para el alelo “a” = 0.2 (Curtis y Barnes, 2004). En ambos casos, la suma de las frecuencias es 1, pues $0.7 + 0.3 = 1$, y $0.8 + 0.2 = 1$.

3. *Obtener las frecuencias genotípicas a partir de las alélicas.* Si se siguen los principios de segregación de Mendel y las leyes de la probabilidad, es posible estimar la proporción de individuos de cada genotipo en la población. Cada cigoto diploide puede presentar cuatro diferentes genotipos: AA, cuando ambos padres heredan el mismo alelo dominante. Aa, cuando el padre hereda el alelo dominante y la madre el recesivo. aA, cuando el padre hereda el alelo recesivo y la madre el dominante. Y aa, cuando ambos padres heredan el alelo recesivo. En realidad, cuando uno de los padres hereda un alelo dominante y el otro hereda uno recesivo no importa quién heredó cuál, porque el resultado final es un genotipo heterocigoto, así que ambos genotipos podrían sumar sus frecuencias, pero aquí se despliegan por separado para dejar claro de dónde viene

cada cantidad. Si se asignan los valores de frecuencia (F) mencionados en el punto 2, el resultado sería:

$$F_{AA} = 0.7 \times 0.7 = 0.49 \quad \text{ó} \quad 0.8 \times 0.8 = 0.64$$

$$F_{Aa} = 0.7 \times 0.3 = 0.21 \quad \text{ó} \quad 0.8 \times 0.2 = 0.16$$

$$F_{aA} = 0.3 \times 0.7 = 0.21 \quad \text{ó} \quad 0.2 \times 0.8 = 0.16$$

$$F_{aa} = 0.3 \times 0.3 = 0.09 \quad \text{ó} \quad 0.2 \times 0.2 = 0.04$$

$$\text{Total} = 0.49 + 0.21 + 0.21 + 0.09 = 1 \quad \text{ó} \quad 0.64 + 0.16 + 0.16 + 0.04 = 1$$

(Curtis y Barnes, 2004; Klug, *et al.*, 2006).

4. *Calcular la distribución de alelos de la siguiente generación.* Los resultados de los cálculos anteriores representan la distribución de alelos en la población en una generación. Para saber si hay o no cambio en las frecuencias, necesita conocerse también la distribución en la generación posterior. Por lo tanto, a partir de los datos de la primera, se infieren las frecuencias alélicas de la segunda. Para obtener el porcentaje de cada alelo en la siguiente generación, se calcula con cuánto porcentaje participará cada genotipo actual. Entonces, los genotipos AA solo pueden aportar alelos A, o sea que el total de su aportación será para los A. Según los cálculos anteriores, el total de su aportación sería: 0.49, ó 0.64, según el ejemplo elegido. Además, los genotipos Aa pueden aportar también alelos A, y se estima que participen con la mitad de sus alelos. Es decir, 0.21 ó 0.16. La otra mitad de sus alelos es "a", cuyos valores son nuevamente 0.21 ó 0.16, así que la aportarán al porcentaje del alelo "a" de la siguiente generación. Y por último, los genotipos aa solo pueden aportar alelos "a" así que el total de su porcentaje, 0.09 ó 0.04, va para el alelo "a" de la siguiente generación. Si se suma el porcentaje que podría aportarse de cada alelo en total, para el alelo "A" se sumaría $0.49 + 0.21 = 0.7$ ó $0.64 + 0.16 = 0.8$, y para el alelo "a" se sumaría $0.21 + 0.09 = 0.3$

ó $0.16 + 0.04 = 0.2$. Entonces, vuelve a obtenerse el mismo porcentaje inicial de alelos:

“A” = 0.7 y “a” = 0.3 (Klug, *et al.*, 2006), o bien,

“A” = 0.8 y “a” = 0.2 (Curtis y Barnes, 2004).

5. Finalmente, las explicaciones concluyen en que se obtienen las mismas frecuencias en la generación actual y en la siguiente, y en ambos ejemplos se demostró.

Entonces, para la mayoría de los casos, cuando se explica el teorema utilizando un ejemplo, se procura que la asignación de valores hipotéticos facilite al alumno el camino hasta esta conclusión. Ya se había mencionado en la sección *inferencia* que así debía ocurrir, pero ahora en el *ejemplo* se hizo tangible.

Para la siguiente sección de esta unidad hay que recordar que el teorema de Hardy Weinberg es únicamente una suposición sobre cómo sería la dinámica de una población que siguiera las condiciones mencionadas. Se debe tener en mente que esas condiciones no ocurrirán en una población natural (nunca se está exento de algún tipo de fuerza evolutiva, no existen poblaciones cuyo tamaño sea infinitamente grande y el apareamiento jamás es factible para absolutamente todos los miembros de la población). Este hecho es lo que permitirá estudiar los mecanismos de la evolución, porque en ausencia de otros factores que afecten a las poblaciones, uno por uno los mecanismos evolutivos se van haciendo evidentes.

Las fuerzas evolutivas: rompiendo las condiciones del equilibrio

En la naturaleza, las condiciones para el equilibrio de Hardy Weinberg jamás se cumplen por completo; siempre hay alguna fuerza que provoca que cambien las frecuencias alélicas de la población. Ese cambio es la evolución, y más específicamente, la microevolución (Hall y Hallgrimsson, 2008; Reece, *et al.*, 2013). En esta sección de la tercera unidad se explica qué ocurre cuando esas condiciones se rompen y cómo conduce esto a la evolución. La primera de las condiciones en romperse que se analizó es la que indica que no debe haber mutación dentro de la población.

Variación

De acuerdo con Lewontin (2012), el proceso de evolución se divide en dos etapas, de las cuales la primera es el surgimiento de una forma nueva en la población. Esto es: la variación. Según Hall y Hallgrimsson (2008), “para que las poblaciones evolucionen -es decir, para que cambien sus frecuencias alélicas- la mutación primero debe introducir esas diferencias nucleotídicas desde las cuales surgirá el cambio.” Pero hoy en día se sabe que la mutación no es la única fuente de variación ni la más común. Muchos autores han hablado sobre el tema, pero en este caso se tomó la información en su totalidad de la tesis de Hernández-Marroquín (2011) porque ostenta una discusión bastante extensa y completa al respecto y vale la pena recuperar sus conclusiones.

La variación puede clasificarse en inter e intrapoblacional. La variación interpoblacional contempla “la variación en la información génica y genómica, la variación en la forma de expresar esa información (variación epigenética), y la variación en la significación de esa información (variación fenotípica)”. La

variación intrapoblacional, por su parte, solo contempla la reproducción diferencial. Y en un tercer nivel se presentan casos de cada uno de estos tipos de variación (Hernández-Marroquín, 2011). La figura 1 los presenta a todos ellos en sus correspondientes niveles, y fue modificada de la tabla que aparece en Hernández-Marroquín (2011).

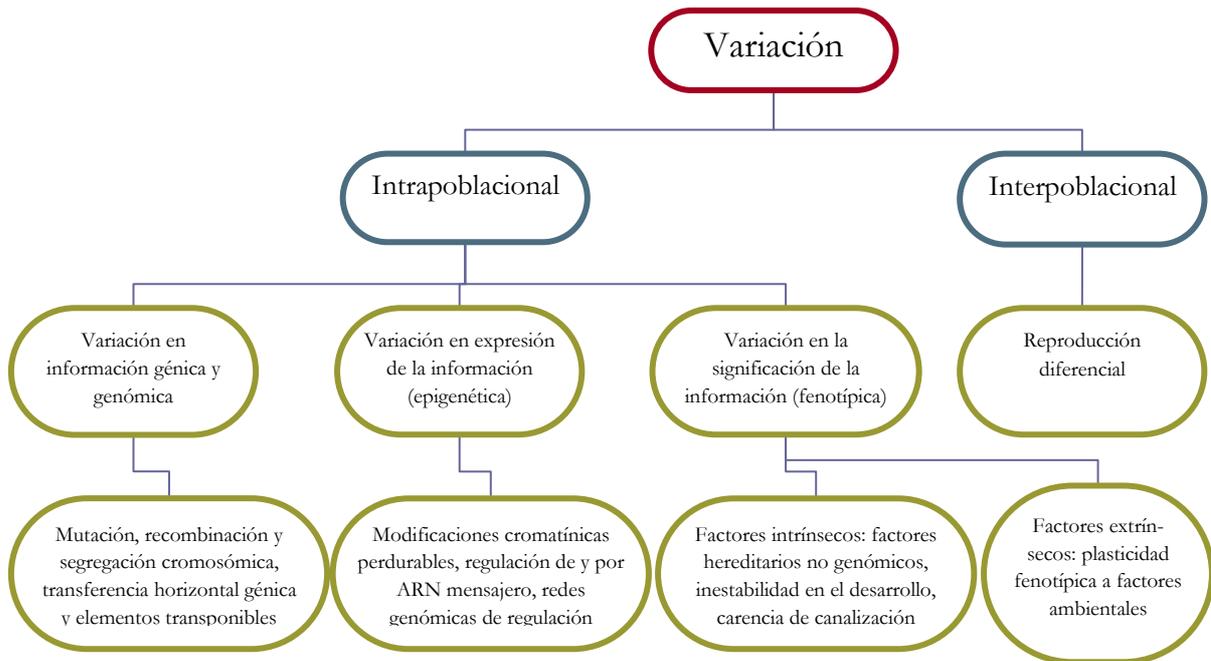


Fig. 1. Tipos de variación (modificado de Hernández-Marroquín, 2011). Hernández-Marroquín aclara que cada uno de los tipos de variación va acumulando los del nivel anterior. Según la disposición de la figura 1, los que están a la derecha contienen a los que están a la izquierda. Es decir, la variación epigenética y sus tipos contienen a todos los tipos de variación en la información génica y genómica. A su vez, la variación fenotípica y sus tipos contienen los dos niveles anteriores. Y por último, la variación interpoblacional contiene a todos los tipos de variación intrapoblacional.

La figura 1 muestra las diferentes posibilidades de variación y sus fuentes según la jerarquía elegida por el autor, pero no son todos los tipos que existen. Lo más importante a tomar en cuenta sobre este tema es que, para que haya evolución, tuvo que haber surgido antes una variante de la forma original. En la actualidad se han estudiado ya bastantes tipos de variación, por lo que el

profesor tiene muchas opciones, además de la mutación, para dar ejemplos al respecto.

Sobre las fuerzas evolutivas:

Retomando la aportación de Lewontin (2012), la segunda etapa en el proceso de evolución es la sustitución de los elementos originales por los nuevos. Existen varios mecanismos por los cuales puede ocurrir esta sustitución. Los principales mecanismos evolutivos encontrados en la literatura son la deriva génica, el flujo génico o migración y la selección natural (Freeman y Herron, 2007; Futuyma, 2011; Hall y Hallgrímsson, 2008). Freeman y Herron (2007) consideran además otros dos tipos de fuerza evolutiva: la mutación y el apareamiento no aleatorio, pero las demás fuentes coincidieron en que la deriva, el flujo génico y la selección son los principales.

Deriva génica:

La deriva génica, de acuerdo con Futuyma (2011), es la variación de frecuencias alélicas causada por accidentes de muestreo, por ejemplo, diferencias azarosas en la reproducción o sobrevivencia. Una forma más clara de decirlo es que hay cambios en las frecuencias de alelos de las poblaciones que parecen no tener mayor explicación que el azar, por ejemplo, el hecho de que en una generación nazcan más machos que hembras y eso provoque que en la siguiente generación solo se vean representados los alelos de los machos que tuvieron oportunidad de reproducirse con las pocas hembras que había. La población estaría perdiendo los alelos de los machos que no pudieron reproducirse y el resultado sería un cambio en la frecuencia alélica causada por un fenómeno azaroso. (Asumiendo que ni la selección natural ni ninguna otra

fuerza tuvieron que ver en el hecho de que nacieran más machos que hembras.)

Estos “accidentes” se ven favorecidos por un tamaño pequeño de población (Freeman y Herron, 2007; Reece, *et al.*, 2013). Si se arroja una moneda cinco veces, es bastante lógico que en cuatro ocasiones se obtenga águila. Pero si se arroja 50, sería muy difícil que 40 veces se obtuviera el mismo resultado porque la probabilidad de que se obtenga águila es exactamente la misma a que se obtenga sol, y por lo tanto, se espera que la tendencia sea al equilibrio. En una muestra pequeña, como cuando se arroja la moneda solo cinco veces, ni siquiera hay oportunidad de que ambos eventos se vean representados.

Casi lo mismo ocurre en las poblaciones biológicas, excepto por una razón: en las poblaciones, las frecuencias de alelos no siempre son 50% y 50%. Dependiendo del tipo de herencia, algunos alelos serán dominantes sobre otros y eso provocará que haya una tendencia distinta. Por ejemplo, en vez de que sea 50% para cada uno, podría ser que un alelo tenga 60% de probabilidad de presentarse mientras que el otro solo tenga el 40%. Sin embargo, el principio sería el mismo. Mientras más grande sea la población, será más probable que ese porcentaje se vea reflejado en el acervo genético, y si la población es pequeña, el porcentaje podría variar porque no ha habido suficientes eventos para que se refleje esa probabilidad. Por esta razón se considera que la deriva génica es el resultado de un tamaño finito de población (Freeman y Herron, 2007). Una población con tamaño infinito tendría todas las oportunidades de presentar los dos tipos de evento (o más de dos si fueran muchos alelos para un gen). Pero todas las poblaciones en la naturaleza son finitas y siempre existirá la posibilidad de que algún alelo se vea menos representado que el otro. Así que las variaciones en frecuencias alélicas debidas a la deriva génica están siempre presentes y su efecto es mayor

mientras más pequeña sea la población. De hecho, a la deriva génica Futuyma (2011) la llama la hipótesis nula de la selección, porque se asume que ocurre a menos que se logre demostrar que la razón del cambio es la selección natural. Retomando el teorema de Hardy Weinberg, la deriva génica resulta de romper con uno de los requisitos de las poblaciones en equilibrio: el tamaño infinito de población (Freeman y Herron, 2007).

Por su naturaleza azarosa, la deriva génica es la única fuerza evolutiva que puede provocar que en una generación la frecuencia alélica aumente o disminuya, y en la siguiente generación puede provocar el efecto contrario. Cualquiera de las demás fuerzas evolutivas, si se presentan independientemente de las demás, conservan la tendencia hacia uno de los dos extremos de las frecuencias y se dirigen más rápido hacia la fijación o pérdida de alelos (Hall y Hallgrimsson, 2008; Reece, *et al.*, 2013). Si el valor de la frecuencia de un alelo es demasiado cercano al 0 o al 1, sí es probable que tienda más a ese extremo que al otro, simplemente porque el cambio para llegar a ese valor es menos drástico. Pero a fin de cuentas la tendencia puede invertirse ya que se trata de un proceso azaroso (Futuyma, 2011).

La deriva génica, a diferencia de la selección, no conlleva a adaptación, solo a un cambio en frecuencias alélicas (Freeman y Herron, 2007). Sus resultados pueden ser la pérdida de variación genética derivada de la pérdida de alelos, fijación de alelos dañinos (situación que no se vería favorecida por un proceso de selección), y que haya aumento o disminución de frecuencias alélicas sin precedentes (Reece, 2013).

Flujo génico:

Futuyma (2011) y Freeman y Herron (2007) definen el flujo génico como el movimiento de genes de una población a otra, o bien, el intercambio de genes entre poblaciones naturales de una especie en mayor o menor grado (Futuyma, 2011). También se le puede llamar migración (Freeman y Herron, 2007), aunque este término es ocasionalmente entendido en su sentido más común, como el desplazamiento de individuos de una zona a otra, y lo importante en la migración como mecanismo evolutivo es el desplazamiento de genes entre poblaciones, independientemente de si los organismos de los que provienen se desplazan también.

Además de la mutación, las poblaciones pueden ganar nuevos alelos por migración (Hall y Hallgrimsson, 2008). El mecanismo puede darse de dos maneras: cuando organismos fértiles se mudan a una población y dejan a otra atrás, o cuando estos organismos liberan sus gametos (como el polen o los gametos de muchos organismos marinos) y éstos son trasladados a través de otros medios como el aire, el agua, u otros organismos (Futuyma, 2011).

Para saber cómo evoluciona una población por flujo génico, puede hacerse el cálculo de frecuencias asumiendo que está en equilibrio de Hardy Weinberg, y después sumar o restar a las frecuencias obtenidas el número de alelos que fueron introducidos o extraídos de la población. La generación resultante de esa mezcla de alelos viejos y nuevos mostrará un valor diferente para cada frecuencia; la población habrá evolucionado (Freeman y Herron, 2007).

Con relación al resultado de la evolución por flujo génico o migración, si se permite a dos o más poblaciones intercambiar alelos indefinidamente, sin alteración por ningún otro tipo de fuerza evolutiva, todas las poblaciones

involucradas terminarán teniendo las mismas frecuencias alélicas (Freeman y Herron, 2007). En pocas palabras, el flujo génico tiende a reducir diferencias entre poblaciones (Futuyma, 2011).

Una consecuencia positiva de la introducción de nuevos alelos a una población es que eso evita que se adapte por completo al ambiente y si hubiera una modificación en las condiciones, aumentarían sus posibilidades de sobrevivir (Futuyma, 2011).

Selección natural:

Al igual que Lewontin (2012), Mayr (2001) también señala dos etapas en el proceso evolutivo, pero para la segunda etapa se enfoca en la selección o eliminación de las variaciones, es decir, el proceso donde se “pone a prueba” al individuo: la selección natural. En este proceso “dominan los aspectos no azarosos de la sobrevivencia y la reproducción” (Mayr, 2001), a diferencia de la deriva génica, por ejemplo.

Actualmente hay discusión entre la comunidad científica sobre qué tan importante es la selección natural entre las fuerzas evolutivas. Kutschera y Niklas (2004) apoyan la perspectiva que coloca a la selección natural como la principal fuerza que modela el curso de la evolución fenotípica. En contraste, Koonin (2009) señala que la evolución se encuentra “dominada por procesos neutrales en combinación con la selección purificadora”.

Donde no hay discusión es en considerar a la selección natural como la única fuerza conocida actualmente que propicia la adaptación de los organismos a su ambiente (Freeman y Herron, 2007; Futuyma, 2011; Reece, *et al.*, 2013).

Si se contrasta esto con el teorema de Hardy Weinberg, puede observarse que se rompe la condición en la que “los individuos sobreviven con igual probabilidad y tienen el mismo éxito reproductivo” (Freeman y Herron, 2007). El cálculo de una población en equilibrio mostraría que no hay diferencias entre las frecuencias alélicas y genotípicas de una generación y la siguiente, pero si se agrega el efecto de la selección, se asumiría que muchos de los individuos murieron o tuvieron alguna complicación para reproducirse, y el resultado mostraría frecuencias diferentes, en las que uno o más alelos disminuirían en valor y, por lo tanto, darían oportunidad a otros alelos de verse mejor representados dentro de la proporción. Esos alelos serían seleccionados (Freeman y Herron, 2007). Las conclusiones del teorema de Hardy Weinberg se romperían porque las frecuencias no serían las mismas, y ya no podría calcularse la frecuencia genotípica a partir de la alélica (Freeman y Herron, 2007).

La selección natural tiene tres principales formas de operar: la selección estabilizadora, la selección direccional y la selección disruptiva (Hall y Hallgrimsson, 2008; Reece, *et al.*, 2013). Para entender cómo opera cada una, se puede imaginar una gráfica en la que estén representados todos los genotipos de una población. En el eje X (horizontal) estarían los genotipos acomodados en homocigos dominantes, heterocigos y homocigos recesivos. En el eje Y (vertical), la frecuencia con que se encuentran en la población. Si se asume que las frecuencias genotípicas de la población se comportan según las leyes de Mendel y la población se encuentra en equilibrio, se esperaría que la gráfica tuviera la forma de una campana de Gauss, en la que los genotipos más frecuentes serían los del centro (heterocigos) y los extremos serían los genotipos menos frecuentes (homocigos dominantes a un lado y recesivos al otro).

La *selección estabilizadora* es aquella en la que se ven favorecidos los genotipos centrales y los extremos son eliminados porque una ligera variación tiene consecuencias letales para los organismos (Hall y Hallgrimsson, 2008; Reece, *et al.*, 2013). El ejemplo más comúnmente utilizado para este tipo de selección es el peso de los bebés al momento de nacer. Sin embargo, se encontró otro ejemplo muy sencillo y claro que los profesores pueden utilizar como apoyo: la altura de las plantas. Cuando las plantas son demasiado pequeñas no reciben suficiente luz solar y pueden morir, por lo que sus genotipos se verían menos representados dentro de la gráfica. Sin embargo, las plantas demasiado altas podrían verse más expuestas al daño causado por el viento y su posibilidad de mantenerse con vida también disminuye (SparkNotes Editors, 2014). Si se compara la gráfica inicial con la que resulta después de que actúe la selección estabilizadora, la segunda tendría una curva más pronunciada en el centro mientras que los extremos abarcarían un rango menor.

Debido a que este tipo de selección no permite sobrevivir más que a individuos con características muy particulares, la variación tiende a disminuir en las poblaciones donde se presenta (Hall y Hallgrimsson, 2008).

La *selección direccional* se presenta en poblaciones sujetas a cambios en las condiciones ambientales; este tipo de selección provoca que disminuya la frecuencia de genotipos adaptados a las condiciones pasadas y que aumente la frecuencia de genotipos que favorezcan la sobrevivencia de los individuos bajo las nuevas condiciones. En la gráfica se vería representado como el desplazamiento de la curva hacia alguno de los dos extremos, el extremo que contiene el genotipo beneficiado por el cambio ambiental (Hall y Hallgrimsson, 2008; Reece, *et al.*, 2013). Para este tipo de selección los ejemplos son un poco más abundantes, así que el profesor tiene amplio margen para escoger: ratones en los que el tono claro de pelaje les dificulta

pasar inadvertidos ya que viven en una zona con rocas oscuras (Reece, *et al.*, 2013), poblaciones de jirafas que con cada generación van presentando cuellos más altos porque las hojas de los árboles que les sirven de alimento comienzan a escasear a cierta altura y abundan en otra más alta (SparkNotes Editors, 2014), o plantas y animales bajo el cuidado de productores que reproducen únicamente a los individuos que tengan características ventajosas para su venta (tamaño, resistencia a enfermedades, etc.) (Hall y Hallgrimsson, 2008).

Estos dos tipos de selección son comunes en condiciones ambientales relativamente homogéneas, y solo uno o pocos fenotipos logran adaptarse. Sin embargo, cuando en un mismo ambiente se presentan dos o más condiciones distintas, pueden fijarse fenotipos muy variados al mismo tiempo, y de hecho suelen fijarse los fenotipos de los extremos de la curva. Los del centro, al ser niveles intermedios entre una característica y otra, pueden no ser adecuados para adaptarse a ninguna de las condiciones y quedar desprotegidos en todos los casos. Por eso, los valores centrales suelen desaparecer, dando lugar a una curva con dos picos, uno en cada extremo. A este tipo de selección se le llama *selección disruptiva* (Hall y Hallgrimsson, 2008; Reece, *et al.*, 2013).

Un ejemplo de selección disruptiva común en los libros de texto es el de un pinzón africano llamado cascanueces de panza negra (Freeman y Herron, 2007; Reece, *et al.*, 2013). Sin embargo, hay otro ejemplo interesante (que no se encontró en ningún libro de texto) que trata sobre una especie de ave nativa de Norteamérica, el colorín aliblanco¹⁶, cuyas plumas varían en color de café a azul brillante. Los machos dominantes suelen ser los de color azul brillante porque atraen más a las hembras. Estos machos dominantes suelen atacar a los machos que consideran como potencial competencia, pero a los que no

¹⁶ Su nombre en inglés es Lazuli bunting (*Passerina amoena*)

consideran competencia (es decir, a los cafés) los dejan en paz. Por esta razón, un macho de color café que no es molestado por sus compañeros en ocasiones puede conseguir una pareja sin problemas. Entonces, la selección favorece a los colorines azul brillante porque son atractivos para las hembras y tienen más oportunidad de aparearse, y favorece a los cafés que no suelen participar de las competencias. En cambio, los colorines de un azul menos brillante no suelen tener tanto éxito para encontrar pareja y además sufren agresiones por parte de los machos dominantes (Greene, *et al.*, 2000).

PROPUESTA DIDÁCTICA

A continuación se presenta una propuesta de guión que puede seguir un profesor de biología evolutiva para explicar a sus alumnos las diferentes fuerzas de la evolución. Únicamente se indican los contenidos, y algunos ejemplos ilustrativos en los que se pueden apoyar. La profundidad con que se aborde cada tema dependerá del nivel escolar en que sean impartidos y los recursos didácticos que mejor convengan para el aprendizaje quedan a la elección del docente; se recomienda complementar esta propuesta con la opinión de especialistas en otras áreas como la pedagogía y la psicología educativa.

El primer paso que puede dar el profesor es decir a sus alumnos qué es la evolución biológica. Para este caso se eligió una definición operacional¹⁷ basada en Hall y Hallgrímsson (2008) y Reece, *et al.* (2013): “La evolución es el cambio en las frecuencias alélicas de una población”.

El profesor podrá cuestionarse si el alumno comprende de qué se le habla cuando se menciona el cambio de frecuencias en una población, por lo que la consecuencia lógica sería definir también frecuencia alélica, frecuencia genotípica, acervo genético (ya que es un concepto muy relacionado con los dos anteriores) y población. Y a su vez, para que haya cambios en las frecuencias, es necesario que existan primero las variantes a esos alelos y genotipos, por lo que también se recomienda explicar el tema de variación en este momento¹⁸.

¹⁷ Al hablar de una definición operacional se entiende que es una definición perfectible, pero útil para las intenciones de esta investigación.

¹⁸ Se asume que un alumno que estudia biología evolutiva ha pasado antes por materias en las que se le han explicado conceptos como alelo, ploidía, genotipo y fenotipo, pero si no fuera así, incluso éstos podrían explicarse ahora.

Siguiendo los resultados que arrojó la investigación, las definiciones quedarían así:

Frecuencia alélica: la proporción de un alelo dentro de una población.

Frecuencia genotípica: la proporción de un genotipo dentro de la población.

Acervo genético: el conjunto de alelos de cada tipo de cada miembro en una población.

Variación intrapoblacional: la que existe entre los organismos de una población; puede ocurrir a nivel de la información génica o genómica, a nivel epigenético (que es la expresión de la información) o a nivel fenotípico (que es la significación de esa información). Todos estos tipos de variación pueden ser materia de trabajo para la evolución.

Variación interpoblacional: la que existe entre poblaciones diferentes. También es materia de trabajo para la evolución.

Y, dado que la población biológica es el interés particular de esta investigación, la recomendación es que no se adopte una sola definición sino que se construya un concepto siguiendo tres criterios:

Criterio 1: Los individuos de una población pertenecen a una sola especie.

Criterio 2: Los individuos de una población se encuentran en una zona localizada o definida y comparten un mismo espacio y tiempo.

Criterio 3: Las interacciones reproductivas, y en general todo tipo de interacciones, son más frecuentes entre miembros de la misma población que con externos.

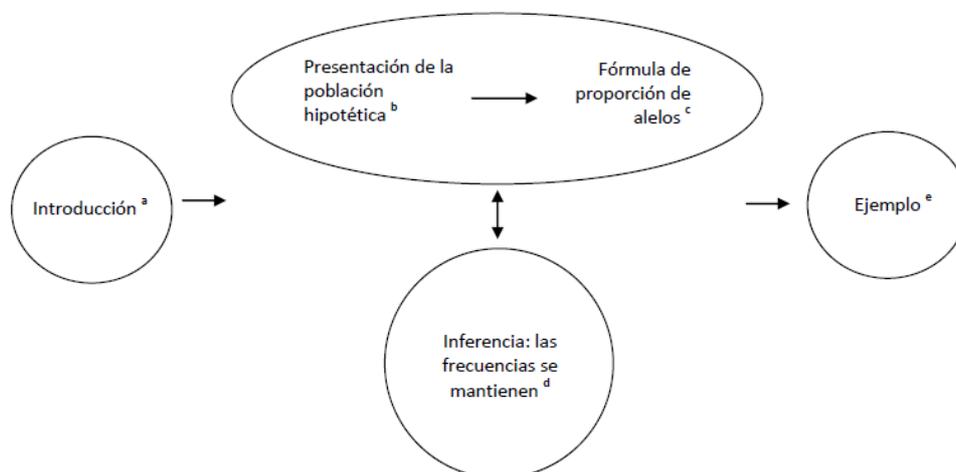
Un ejemplo de cómo podría quedar este concepto es:

Población biológica: "Grupo de organismos conespecíficos, que comparten una zona particular y un mismo tiempo, y que presentan interacciones

reproductivas y de otros tipos más frecuentemente entre ellos que con organismos de otros grupos similares."

Con esto queda claro que la unidad básica de evolución es la población. Ahora corresponde decir cómo evolucionan las poblaciones, es decir, cómo ocurren los cambios en ellas.

En la bibliografía consultada se encontró en repetidas ocasiones una solución efectiva y por ese motivo se retoma aquí: antes de explicar los cambios, demostrar cómo es una población cuando no están ocurriendo cambios en ella; para eso se recurre al teorema del equilibrio de Hardy Weinberg. El análisis dio como resultado un patrón, con ciertas variantes, sobre cómo enseñar el teorema. El mapa conceptual de la siguiente figura (2) es el resultado gráfico de ese análisis. Para cada uno de los momentos marcados se hacen señalamientos importantes; hay más de un recorrido posible. Se listan



siguiendo la letra de referencia de cada uno:

Fig. 2. Mapa conceptual: posibilidades de presentación del teorema de Hardy Weinberg. En este mapa se muestra una sugerencia sobre la secuencia para enseñar el teorema, pero no hay un orden único.

^a La *introducción* puede ser el *planteamiento del problema* y/o la *ubicación en el contexto histórico*; el profesor puede elegir la forma que más le acomode para presentar el teorema. Se recomienda que la *introducción* sea integral, es decir, que incluya más de una forma de presentación. Cada forma puede cumplir un objetivo distinto, ya sea mencionar el reto que pretende lograrse o pintar un escenario histórico para comprender de dónde proviene la explicación y qué fenómenos explica.

^b La *presentación de la población hipotética* es la descripción de una población imaginaria cualquiera, pero que cumpla con ciertas características. Las principales son: que sea panmíctica, que su tamaño sea infinitamente grande y que no se vea afectada por ninguna fuerza evolutiva.

^c La *fórmula de proporción de alelos* permite conocer la distribución alélica en la población y se expresa siempre como: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$, donde p y q representan a cada uno de los alelos.

^d La *inferencia*, ya sea como conclusión o como introducción a los pasos *b* y *c*, indica que cualquiera que sea el valor de las variables se mantendrá constante en la siguiente generación, siempre que se haya cumplido con las características mencionadas (o en las características que se mencionen después, si es que se decide mencionar primero el paso *d*).

^e El *ejemplo* cuenta a su vez con sus propios pasos:

- Imaginar que la población cuenta con dos alelos para un gen: a estos alelos se les puede nombrar “A” y “a”, o se puede asignar la letra que el lector prefiera. También funciona con genes de más de un alelo y la fórmula variaría

en ciertos puntos, pero por facilidad se recomienda utilizar ejemplos de solo dos alelos.

- A cada alelo se le asigna un porcentaje de frecuencia en la población. Los valores elegidos pueden variar mientras sumen un total de 1.

- Se calcula el valor de las frecuencias genotípicas correspondientes a cada valor de frecuencia alélica. Para eso, se multiplican los valores de los alelos de cada uno de los progenitores, ya sea que formen homocigotos dominantes (AA), homocigotos recesivos (aa) o heterocigotos (Aa o aA). Para obtener las frecuencias genotípicas (FG) a partir de las alélicas (FA), se realiza la siguiente operación: $FG = FA_{materna} \times FA_{paterna}$

- Después se calcula la distribución de alelos para la siguiente generación. Dependiendo de si el genotipo de la primera generación posee alelos dominantes o recesivos, y considerando los porcentajes asignados, se calcula con cuánto porcentaje de alelos (dominantes o recesivos) participará para la segunda generación. Una vez hecho el cálculo, se comparan los porcentajes que resultaron para la segunda generación con los de la primera.

- Si se hizo bien el cálculo, el resultado debería mostrar que ambos valores coinciden, lo que significaría que la proporción de alelos se mantuvo con el paso del tiempo y no hubo evolución.

Al terminar la explicación del teorema de Hardy Weinberg se espera que quede claro cómo se comportaría una población en la que no hay cambios. El siguiente paso en la propuesta sería explicar qué pasa cuando sí hay cambios en sus frecuencias, es decir, cuando se hace evidente la evolución.

La idea para esta sección de la propuesta es plantear casos específicos, y de preferencia reales, en los que se puedan estudiar los mecanismos evolutivos. El primer paso sería elegir ese caso específico, por decir algo, la población de piqueros de patas azules (*Sula nebouxii*) de la isla Santa Clara, en Ecuador

(Suárez y Calle, 2005). Para familiarizarse un poco mejor con esa población, puede describirse en función de sus atributos: tamaño de población, patrones de crecimiento, etc. Si no se cuenta con todos los datos, lo cual es muy probable porque no se hallarán fácilmente artículos que incluyan todos los puntos, pueden asignarse valores hipotéticos de la misma forma que se hizo en los cálculos del equilibrio de Hardy Weinberg. Lo más importante es dar a los alumnos la posibilidad de ver la información que reciben reflejada en la realidad y no tanto el tipo de ejemplo que se use.

En este momento sería conveniente que se explicara brevemente cada uno de los atributos que piensan usarse en la explicación. Quizá no todos los que fueron mencionados a lo largo de la investigación sean requeridos:

- El tamaño de población es el número de individuos de una población.
- El tamaño efectivo de población es el tamaño de una población teórica ideal que perdería heterocigosidad al mismo ritmo que una población de interés actual.
- La densidad es el número de individuos con respecto al área o unidad de espacio.
- La estructura de edad coloca a los individuos de una población en rangos de acuerdo con su edad.
- La proporción de sexos se puede obtener con el total de machos de la población.
- Los patrones de crecimiento de la población resultan de la natalidad, la inmigración, la mortalidad y la emigración de los individuos de una población.
- La distribución espacial explica los patrones de distribución de los organismos en el espacio que ocupa la población.

Los últimos tres atributos en la lista (acervo genético, frecuencias alélicas y frecuencias genotípicas) ya habían sido definidos desde el principio de la propuesta, así que no es necesario repetirlos.

Retomando el caso que se usará de ejemplo, la población de piqueros de patas azules de Suárez y Calle (2005), se obtienen algunos datos¹⁹:

Tamaño de población: se contó un promedio de 10500 individuos por año entre 1997 y 2003.

Tabla 2. Información sobre estructura de edad obtenida a partir de datos indirectos de la gráfica “Estado Reproductivo de Piqueros 1997-2005”, según Suárez y Calle (2005).

Machos en cortejo	29
Parejas en cortejo	Aproximadamente 96
Nidos en construcción	Entre 75 y 80
Nidos con huevo	130
Pichones desnudos	Menos de 5
P. con plumón corto	Menos de 5
P. con plumón largo	0
P. alados	Menos de 5

La explicación sobre mecanismos evolutivos se organiza de la siguiente manera: primero se propone el contenido a enseñar, basado en el análisis de la

¹⁹ Como se advirtió, no todos los atributos están presentes, y los que están, no se muestran tal y como se sugiere en esta tesis. Esto no debe representar un problema, tan solo es una muestra del largo trecho entre la teoría y la práctica. Lo relevante en esta propuesta es aprovechar la información disponible para estudiar los mecanismos evolutivos. Algunos de los datos utilizados en los ejemplos no se mencionan en esta tabla, pero se pueden consultar en el artículo de Suárez y Calle (2005), o en Reece, *et al.* (2013).

tercera unidad; después se señala en qué momentos podría ser útil alguno de los atributos poblacionales y por último se da un ejemplo utilizando el caso de la población de piqueros de Suárez y Calle (2005).

Deriva génica

Contenido 1: La deriva génica se puede explicar como “errores de muestreo” que se presentan en forma de diferencias azarosas en reproducción y sobrevivencia.

Atributo poblacional relacionado: La proporción de sexos y la estructura de edad son atributos de la población que pueden informar sobre el éxito reproductivo y de sobrevivencia. La mortalidad y natalidad, como parte de los patrones de crecimiento de la población, también son útiles en este caso.

Ejemplo: La población de piqueros en 2005 tenía 26 machos. Sin embargo, en el año 2003 no se encontró ningún macho, y en el año 2000 había entre 15 y 20 machos. ¿Podría esta variación en la proporción deberse a un cambio azaroso? ¿Hay alguna razón que explique por qué en 2003 disminuyó la proporción de machos y en 2005 volvió a aumentar?

Contenido 2: La deriva génica tiene mayor efecto en poblaciones pequeñas.

Atributo poblacional relacionado: El tamaño de población también es importante en este mecanismo evolutivo. Mientras más pequeña sea la población, es más probable que ocurra un proceso de deriva. Si se conoce cómo ha cambiado el tamaño de la población del ejemplo, puede predecirse con mayor facilidad la posibilidad de que la generación actual evolucione por deriva génica.

Ejemplo: La población de piqueros de Suárez y Calle (2005) decreció un 57% de 1997 a 2005. La teoría indica que, para el final del estudio, la población estaba más cerca de sufrir los efectos de la deriva génica que al principio.

Contenido 3: La deriva génica es el único mecanismo evolutivo que, en ausencia de otras fuerzas, no conserva una tendencia hacia alguno de los dos extremos de frecuencia.

Atributo poblacional relacionado: Se pueden hacer cálculos de las frecuencias de algún alelo en diferentes épocas y observar la forma en que aumentan y disminuyen indiscriminadamente.

Ejemplo: Los piqueros pueden o no presentar una especie de membrana interdigital en sus patas. Si se contara con datos sobre el número de piqueros que presentaron esta membrana y el número de piqueros que no la presentaron en un lapso de unos cuantos años, podría observarse la tendencia que sigue el cambio de las frecuencias. La pregunta sería, ¿sigue una tendencia o parece más azarosa?

Flujo génico

Contenido 1: El flujo génico es el movimiento de genes de una población a otra.

Atributo poblacional relacionado: La migración de individuos hacia el interior o hacia el exterior de la población puede provocar ganancia o pérdida de alelos.

Ejemplo: La isla Santa Clara, en la que viven los piqueros, está a 25 km de la isla más cercana. Se sabe que los piqueros son aves migratorias por lo que hacer ese recorrido probablemente no sea un gran reto para ellos. Asumiendo que hay migración entre estas islas, podría interpretarse que la población de piqueros mantiene un nivel alto de variabilidad (siempre y cuando los individuos migrantes se reprodujeran en el nuevo lugar).

Contenido 2: El flujo génico, de mantenerse constante entre dos poblaciones, terminaría provocando que ambas tuvieran las mismas frecuencias.

Atributo poblacional relacionado: Pueden calcularse las frecuencias de algún alelo en ambas poblaciones y compararse, o puede calcularse el tamaño efectivo de la población y compararse con el tamaño real para saber cuánta heterocigosidad hay.

Ejemplo: Utilizando el mismo ejemplo de la membrana interdigital de las patas de los piqueros, puede hacerse un cálculo sobre las frecuencias de cada alelo en ambas islas y considerar el número de heterocigotos (para esto necesitaría conocerse qué tipo de herencia sigue el gen²⁰ que genera la membrana en algunos de los piqueros), para conocer la variación en cada una y compararlas.

Selección natural

Contenido 1: En una población que está pasando por un proceso de selección natural, algunos individuos mueren o tienen obstáculos para reproducirse y esto se ve reflejado en uno o más alelos que se vean favorecidos sobre otros a lo largo de varias generaciones y en la disminución de heterocigosidad.

Atributo poblacional relacionado: Las tasas de mortalidad podrían aumentar en poblaciones bajo alguna presión de selección, sobre todo en organismos portadores de cierto alelos, y las frecuencias alélicas y genotípicas mostrarían que alguno de los alelos y alguno de los fenotipos se ve beneficiado, mientras que el otro o los otros disminuirían. En el caso de la selección disruptiva, podrían verse beneficiados dos fenotipos opuestos al mismo tiempo, y en el caso de la selección direccional podrían verse beneficiados fenotipos similares, tendientes a un solo extremo.

²⁰ En el caso de la membrana interdigital es un solo gen el que participa en la expresión del fenotipo.

Ejemplo: Diversos factores afectan las tasas de mortalidad de los piqueros: actividades humanas como pesca y turismo, presencia de depredadores como algunos reptiles y mamíferos marinos, entre otros. Calcular la tasa de mortalidad en las generaciones pasadas y compararla con la presencia de alguno de estos factores puede sugerir que la disminución se debe a un proceso de selección. Además, si alguna característica de los piqueros estuviese relacionada a esta disminución, seguramente disminuiría la frecuencia de piqueros con este genotipo.

Contenido 2: La selección natural es el único mecanismo que produce adaptación y la adaptación provoca una disminución en la variación²¹.

Atributo poblacional relacionado: Un cálculo de frecuencias alélicas comparado con el equilibrio de Hardy Weinberg ayudaría a conocer si alguna fuerza externa está provocando cambios en la población beneficiando a una forma en particular.

Ejemplo: Si se conoce cuál es el fenotipo que está siendo afectado por la selección, por ejemplo, que las patas membranosas de algunos piqueros les permitieran desplazarse mejor en el agua cuando pescan, podría calcularse si la proporción de piqueros con patas membranosas ha aumentado. Las patas membranosas en piqueros son producto de un genotipo homócigo recesivo.

Si éstas aumentaran en frecuencia por arriba del esperado 25% que marcaría el equilibrio de Hardy Weinberg para los recesivos, significaría que esta característica sí está siendo seleccionada positivamente.

²¹ Aun cuando en la selección disruptiva se favorece más de un fenotipo, la variación disminuye porque se elimina otro.

CONCLUSIONES

La propuesta que se presenta en esta investigación muestra a los profesores de biología evolutiva cómo fomentar que sus alumnos desarrollen un pensamiento poblacional retomando algunos conceptos considerados como relevantes solo en otras disciplinas y redefiniendo el concepto de población.

Una valiosa aportación es que se hace una revisión extensa en diversas fuentes de información, porque cada autor trabaja los temas de diferente manera. Los profesores pueden basarse en este estudio para encontrar de manera simplificada los temas y saber quiénes hacen mejores aportaciones sobre cada uno. Por ejemplo, Futuyma (2011) es quien más páginas le dedica al tema de deriva génica, y puede decirse que es el que profundiza más porque trabaja una gran cantidad de subtemas que permiten conocer las causas, mecanismos y consecuencias de esta fuerza evolutiva. Al sintetizar esta información aquí, el profesor de evolución puede gastar menos tiempo en realizar una búsqueda. Además, tiene la ventaja de incluir información sobre otras áreas que normalmente no revisaría.

Cada tipo de texto analizado ofreció una ventaja diferente, que puede ser aprovechada para el proceso de enseñanza:

-Los libros de texto especializados son con frecuencia el primer acercamiento de un alumno; en ellos se espera que la información esté redactada pensando en que quien la lea quizá nunca ha leído antes nada sobre el tema. Por eso las definiciones son tan importantes, pero con frecuencia se detectó que los libros hacen referencia en sus explicaciones a conceptos que no se molestaron en aclarar. No obstante, la ventaja de los textos didácticos especializados en cierta

materia es que ofrecieron la perspectiva del profesor y fueron útiles para saber cómo convenía abordar los temas.

-Los libros de texto sobre disciplinas diferentes a la biología evolutiva permitieron estudiar a las poblaciones de una forma más “natural”, por decirlo de alguna manera. Se estudiaron sin límites de disciplinas y se les vio como una entidad biológica en la que se presentan atributos relevantes para su devenir evolutivo, independientemente de qué área estudia cada atributo.

-Los libros de biología general resultaron ser de excelente apoyo por su capacidad de síntesis de información, pero no solo eso, sino que en particular los que se usaron en esta tesis explicaron algunos de los temas, incluso más claramente que los especializados, y eso se vio reflejado en que fueron citados en vez de éstos para algunos de los temas más específicos de evolución, como el teorema de Hardy Weinberg o los mecanismos evolutivos.

-La información obtenida a través de la red carga un estigma difícil de eliminar, y es que en la mayoría de los casos se le considera “poco confiable”. Ciertamente, los textos publicados en la red no necesariamente han pasado por un filtro en el que se revisen los contenidos y deben consultarse con cuidado, pero la ventaja de las fuentes electrónicas para los profesores es que pueden aprovechar la gran variedad de opciones que ofrecen: ejemplos diversos, imágenes, y en ocasiones hasta videos y tutoriales. En el caso particular de esta tesis, una fuente electrónica (Sparknotes Editors, 2014) ofreció la posibilidad de ejemplificar uno de los tipos de selección con un caso que ningún libro de texto incluyó. El uso de las fuentes electrónicas, en particular de internet, puede funcionar mejor de lo que se cree, pero la recomendación es que se contraste siempre con otro tipo de fuentes que den mayor seguridad sobre la veracidad del contenido.

-Un artículo de investigación es otra excelente fuente de ejemplos que no se encuentran en la bibliografía. Es la fuente de información más reciente y podría decirse que es en la que más se puede confiar porque es la primera

fuentes de información. Muchas veces lo que se encuentra en libros de texto o en otros tipos de publicaciones fue publicado primero en algún artículo de investigación.

-Otra fuente similar a los artículos son las tesis porque también son recientes y ofrecen una discusión amplia y bien argumentada sobre el tema que tratan. En esta ocasión se pudo aprovechar en particular una tesis que siguió una trayectoria de análisis similar a la que siguió la presente investigación, pero en su caso, con el tema de variación: la tesis de Hernández-Marroquín (2011). Por sí misma ya es una revisión sobre el tema, así que no fue necesario retomarlo aquí y simplemente se aprovechó que el esfuerzo ya se había hecho; esto no solo hace más sencilla la obtención de información sino que constituye un impulso necesario para el avance de la ciencia.

El resultado fue que se encontró en las publicaciones información suficiente, variada, completa y complementaria, que en conjunto ofrece una clara explicación sobre el proceso de evolución biológica y permite construir el concepto de población como un eje teórico y metodológico central para comprender la transformación de las especies en el tiempo a partir de un ancestro común.

Otra aportación de esta tesis fue ofrecer dentro de la propuesta un método para acercar a los alumnos a la realidad de los estudios en campo. No solo se trata de poner un ejemplo o describir una teoría, sino de usar casos reales en los que esta información sea útil y, de preferencia, de importancia para su región, para que puedan contextualizar todo lo que se les enseñe y darle sentido. El ejemplo de los piqueros es uno entre millones que los profesores pueden utilizar. Prácticamente cualquier estudio puede fungir como ejemplo, puesto que la teoría se hizo para explicar esos casos y no al revés.

Sobre el estudio mismo, sería importante subrayar que es necesario hacer este tipo de investigaciones, en las que se recopile, organice y sistematice lo que han publicado diversos autores, y se compare y discuta cada aportación. Aunque no se produzcan datos nuevos, la ciencia requiere que se cuestionen constantemente los que ya hay y la didáctica necesita también un trabajo previo sobre la información producida para poder seleccionar los contenidos fundamentales de una manera práctica, concisa y rigurosa. Indiscutiblemente, se requiere que continúe la investigación y, para el estudio de las poblaciones en particular, se requiere que continúen las indagaciones sobre la medición e identificación de poblaciones en estado natural (tales como Waples y Gaggiotti, 2006). Asimismo, los esfuerzos en didáctica deben ser crecientes y constantes. Incluso puede hablarse también de una necesidad en el área de la divulgación (Chamizo, 2002: 87), pero eso corresponde ya a otras investigaciones. Lo que sí es un hecho es que debe mejorar la comunicación entre el científico, el didacta o profesor y el divulgador, para que de esa forma pueda cumplirse con los objetivos de hacer ciencia, que son generar, enseñar y comunicar el conocimiento para propiciar una cultura científica y conseguir así que la sociedad tome decisiones informadas.

Por último, esta propuesta didáctica puede serle útil a quienes busquen profundizar en el estudio de las poblaciones biológicas pero, sobre todo, se espera que quienes tengan como objetivo la enseñanza de la evolución y sus procesos tengan presente todo lo que se mencionó en este trabajo. Más que pretender que un profesor agregue un tema a su temario y que reste tiempo de sus clases para dárselo a un nuevo asunto, se pretende que vuelva a elaborar el discurso que ya impartía, pero esta vez tomando a las poblaciones como una de las bases para atender el obstáculo del pensamiento centrado en el individuo, enfatizar el pensamiento poblacional y comprender que en la evolución importan tanto los individuos como las poblaciones.

¿Qué pendientes deja esta investigación?

Difícilmente un tema será abarcado en su totalidad y se agotará todo lo que pueda decirse en torno a él. El pendiente más importante que deja esta propuesta es si debe o no considerarse a la mutación como fuerza evolutiva. A pesar de que en la literatura se desmenuza ampliamente el tema de la mutación, en la mayoría de los casos no se le consideró como una fuerza evolutiva sino como un paso previo y necesario para la evolución. Para que un profesor pueda tratar a la mutación de manera adecuada en su explicación debe tener claro qué papel juega en el proceso evolutivo y saber qué es una fuerza evolutiva. En la tercera unidad de análisis se manejó a la evolución biológica como un proceso en dos pasos, en el que la mutación y todas las demás fuentes de variación forman parte del primero y la acción de las fuerzas evolutivas del segundo. Se interpreta de esto que la mutación no forma parte de las fuerzas, pero si se considera que una fuerza evolutiva es cualquier fenómeno capaz de modificar la frecuencia de alelos de una población, en definitiva la mutación podría ser una. Una revisión sobre el concepto “fuerza evolutiva” ayudaría a resolver esta interrogante.

Otro tema pendiente en este trabajo es profundizar en el planteamiento del teorema del equilibrio de Hardy Weinberg. A menudo se cae en el error de asumir que todos los genes se comportan según las reglas de herencia mendeliana, pero la realidad es que se presenta siempre un caso de este tipo de herencia porque resulta más sencillo de explicar. Si se desea profundizar más en el tema, podría investigarse si el teorema de Hardy Weinberg puede ser resuelto con otros tipos de herencia (por ejemplo, herencia ligada al sexo, herencia materna, etc.). Pero, por ahora, basta con enseñar a los alumnos utilizando el tipo de herencia basado en las leyes de Mendel, porque lo

importante es que conozcan la forma en que se entiende la dinámica de una población a través de este ejercicio.

Hay que recalcar también la importancia de hacer este tipo de revisiones para otros conceptos importantes en la disciplina, en particular el de evolución biológica. En esta ocasión se hizo uso de una definición operacional de evolución que a lo largo del trabajo mostró no ser suficientemente útil. Al decir que la evolución es el cambio en frecuencias alélicas, se asume que si no hay cambio en estas frecuencias entonces no hay evolución, pero se presentan dos casos que ponen en cuestionamiento esta afirmación. El primero es la acción de dos fuerzas evolutivas simultáneas que operen en sentido contrario, una elevando la frecuencia de un alelo y otra disminuyéndola. La frecuencia resultante de esta acción de fuerzas podría ser igual a la frecuencia inicial. Según la definición, al no detectarse cambio se asume que no hay evolución; sin embargo, las fuerzas operaron sobre la población y no puede considerarse que no hubo evolución. Otro caso importante es la selección a niveles distintos del genético. Si se asume que no hay evolución cuando no hay cambio en frecuencias alélicas, entonces se están dejando de lado otros niveles de selección, como el de grupo o de especies. Por lo tanto, una revisión sobre éste y otros conceptos es igualmente deseable.

Ya existe una revisión sobre el concepto de variación y es la que se citó en esta tesis en la última unidad de análisis (Hernández-Marroquín, 2011), pero no solo se exhorta a hacer revisiones sino a enfocarlas a la enseñanza para que el beneficio se vea reflejado directamente en las siguientes generaciones de estudiantes.

FUENTES CONSULTADAS

- Begon, M.; C. R. Townsted y J. L. Harper. 2009. *Ecology. From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing. U.K.
- Cain, M. L.; W. D. Bowman y S. D. Hacker. 2011. *Ecology*. Sinauer Associates, Inc. USA.
- Calow, P. 1983. *Evolutionary Principles*. Blackie & Son Limited. Great Britain.
- Crisci, J.V. *La especie: realidad y conceptos*. SYMPOSLA, VI Jornadas Argentinas de Zoología, La Plata. En Llorente Bousquets, J. e I. Luna Vega (ed.). 1994. Taxonomía biológica. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México. México. (Capítulo de libro). 207-225.
- Curtis, H. y N. S. Barnes. 2004. *Biología. Sexta edición en español*. Editorial Médica Panamericana. España.
- Darwin, C. 1859. *El origen de las especies*. Sarpe. España.
- Eldredge, N. 1985. *Unfinished Synthesis*. Oxford University Press. USA.
- Freeman, Scott. & Jon C. Herron. 2007. *Evolutionary Analysis*. Pearson Prentice Hall. USA.
- Futuyma, D. J. 2011. *Evolution. Second Edition*. Sinauer Associates, Inc. USA.
- Greene, E., B. E. Lyon, V. R. Muehter, L. Ratcliffe, S. J. Oliver y P. T. Boag. 2000. "Disruptive sexual selection for plumage coloration in a passerine bird". *Nature*. 407: 1000-1003.
- Hall, B. y B. Hallgrimsson. 2008. *Strickberger's Evolution*. Jones and Bartlett Publishers. USA.
- Hartl, D. y W. Jones. 2009. Genetics. *Analysis of genes and genomes. Seventh Edition*. Jones and Bartlett Publishers. USA.

- Hedrick, P. W. 2011. *Genetics of Populations. Fourth Edition*. Jones and Bartlett Publishers. USA.
- Hernández-Marroquín, V. R. 2011. *Tipos y causas de la variación biológica: un análisis conceptual*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Jiménez, G. (coord.) 2007. *Conocimientos fundamentales de biología. Volumen II*. UNAM. Pearson Education. México.
- Klug, W.; M. Cummings y C. Spencer. 2006. *Concepts of Genetics*. Pearson Prentice Hall. USA.
- Koonin, E. V. 2009. "Towards a postmodern synthesis of evolutionary biology." *Cell Cycle*. 8 (6): 799-800.
- Kutschera, U. y K. J. Niklas. 2004. "The modern theory of biology evolution: and expanded synthesis". *Naturwissenschaften*. 91: 255-276.
- L. de Garay, A. 1988. *Genética de poblaciones y evolución*. Universidad Autónoma de Puebla. México.
- Lenski, R. *Phenotypic and genomic evolution during a 20,000-generation experiment with the bacterium Escherichia coli*. En John Wiley & Sons. 2004. *Plant Breeding Reviews. Volumen 24, Parte 2*. John Wiley & Sons, Inc. USA. (Capítulo de libro). 225- 226. Disponible en red: 19 de febrero de 2014
http://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=2BIK4_B_180C&oi=fnd&pg=PA225&dq=lensky+10000+bacterial+generations&ots=zn3yqh6uZP&sig=EMdZ7qKxRFmtoYQ0zFzyR1XyDN0#v=onepage&q=lensky%2010000%20bacterial%20generations&f=false
- Lewontin, R. C. *La evolución*. En Morrone, J. y P. Magaña (ed.). 2012. *Evolución biológica. Una visión actualizada desde la revista Ciencias*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. (Capítulo de libro). 1-10.

- Lincoln, R.J.; G.A. Boxshall y P.F. Clark. 1995. *Diccionario de ecología, evolución y taxonomía*. Fondo de Cultura Económica. México.
- Mayr, E. 1977. *Evolution and the Diversity of Life. Selected Essays*. The Belknap Press of Harvard University Press. USA.
- ———1998. *Así es la biología*. Debate. España.
- ———2001. *What evolution is*. Basic Books. USA.
- ———2005. *What Makes Biology Unique?* Cambridge University Press. USA.
- Odum, E. 2005. *Fundamentals of ecology. 5th Edition*. Belmont. USA.
- Real Academia Española. 2013. *Diccionario de la lengua española. Vigésima segunda edición*. Real Academia Española. *Disponible en red*: 10 enero de 2013 <http://lema.rae.es/drae/?val=poblaci%C3%B3n>
- Reece, J. B., L. A. Urry, M. L. Cain, S. A. Wasserman, P. V. Minorsky, R. B. Jackson. 2013. *Campbell biology 10th Edition*. Benjamin Cummings. USA.
- Rossi, M. S. y L. Levin. 2006. *Qué es (y qué no es) la evolución. El círculo de Darwin*. S. XXI Editores Argentina. Argentina.
- Ruse, M. 2008. *The Evolution Wars. A Guide to the Debates*. Grey House Publishing. USA
- Sober, E. 2006. *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. Massachusetts Institute of Technology. England.
- SparkNotes Editors, 2014. SparkNote on Natural Selection. Disponible en red el 21 de abril 2014:
www.sparknotes.com/biology/evolution/naturalselection/section1.rhtml
- Suárez, H. y M. Calle. 2005. “Monitoreo del estado poblacional y reproductivo de aves marinas en el refugio de vida silvestre Isla Santa Clara (RVS-ISCLA) Julio 2005”. Informe de Consultoría preparado

para Machala Power Ltd. – Energy Development Corporation (EDC)
Ltd. Ecuador. 15pp.

- Waples, R. S. y O. Gaggiotti. 2006. "What is a population?" Molecular Ecology. USA.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology. The new synthesis*. Belknap. USA.