

## LA VARIABILIDAD POBLACIONAL

Rodrigo Vergara Lagos<sup>1</sup>

### INTRODUCCIÓN

En cualquier población de individuos en las que se incluyen los bosques, es posible reconocer la existencia de variabilidad. Hay una variación muy evidente de las características fenotípicas entre distintas especies, y variaciones más sutiles dentro de una misma especie (Balocchi y Delmastro, 1993), aún creciendo en un mismo sitio.

Así es posible ver a distintos grupos de especies ocupando un mismo sitio, tan disímiles entre sí como helechos, coníferas y latifoliadas, o bien especies con ancestros comunes más cercanos como los representantes de un orden o familia botánica o especies del mismo género con diferencias fenotípicas absolutamente evidentes, como las existentes entre **Nothofagus dombeyi** y **Nothofagus obliqua**.

Dentro de la misma especie, también es posible identificar niveles de variación importantes, como en el caso de **Nothofagus antarctica** en el que se describen tres morfotipos definidos por distintos hábitats (Ramírez et al., 1985), o las variaciones identificadas para **Drimys winteri** también asociadas a hábitats distintos (Hernández et al., 1996; Millanao, 1984).

Pero dentro de una misma población, pequeña o grande, asociada a factores edafoclimáticos homogéneos, aún es posible encontrar variación, incluso dentro de familias de medios hermanos, de hermanos completos e incluso entre individuos con la misma constitución genética (clones).

Esta variación es causada por las diferencias medioambientales en un mismo sitio, y por la constitución genética individual. A ambientes exactamente iguales, pequeñas diferencias genéticas pueden producir cambios observables entre individuos, y a una constitución genética idéntica, pequeñas diferencias de micrositio producen variación.

La variación observable tiene gran importancia para la silvicultura, ya que cualquiera que sean sus causas, éstas pueden ser manejadas modificando el ambiente en que se desarrollan los individuos, la constitución genética de éstos, o una combinación de ambas (Balocchi y Delmastro, 1993).

De aquí radica la importancia de determinar la cantidad, distribución, causas y naturaleza de la variación existente en una especie de interés forestal al momento de iniciar su domesticación o promover su conservación (Zobel y Talbert, 1988; Delmastro, 1977; Donoso, 1993).

### LAS CAUSAS DE LA VARIACIÓN

Como es posible observar en el capítulo introductorio, existen básicamente dos causas por las que individuos, tales como los árboles forestales, presentan variaciones entre ellos y dentro de ellos mismos. Una de las causas de la variabilidad, son las distintas condiciones medioambientales a las que estos individuos están expuestos, y la otra gran causa, es la constitución genética individual (Balocchi y Delmastro, 1993)

---

<sup>1</sup> Ingeniero Forestal. Instituto de Silvicultura, Universidad Austral de Chile, Casilla # 567, Valdivia, Chile.  
e-mail: rvergara@valdivia.uca.uach.cl

Tanto Zobel y Talbert (1988) como Donoso (1993), incluyen expresamente un tercer factor causal de variabilidad dentro de las especies, el cual es la interacción que se produce entre el genotipo o constitución genética de los árboles y los ambientes en los cuales ellos crecen.

Por último Ipinza (1997) agrega a lo anterior la variable tiempo como fuente de variación importante, representada por la edad de los árboles al momento de ser estudiados.

A simple vista no se puede separar entre los factores medioambiental y genético, pero se sabe que en términos generales, el fenotipo (lo que se observa en un individuo) es la suma de las influencias del genotipo, del ambiente, de la interacción entre el genotipo y el ambiente y de la edad:

FENOTIPO = GENOTIPO + AMBIENTE + INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE + EDAD

## **Plasticidad y Variación genética**

Cuando se habla de caracteres adaptativos en grupos de individuos, las causas de la variación en definitiva, dependen casi exclusivamente del medioambiente, el cual puede tener una acción directa que implica cambios en una sola generación, o bien una influencia en los procesos de selección natural, modificando las frecuencias de genes mediante la competencia entre los individuos, lo que implica cambios heredables.

La acción directa del medioambiente puede inducir a que un fenotipo no logre crecer en un sitio determinado, o bien que dicho fenotipo tenga la capacidad de cambiar su forma o fisiología para sobrevivir, aumentando la variabilidad observable en la especie, sin que esto implique cambio genético. En este caso se habla de plasticidad fenotípica (Donoso, 1993).

Por el contrario, si el mismo efecto ambiental produce una presión de selección dentro de los individuos de una especie menos plástica en una población, esta presión va a inducir a que dicha población sufra un cambio direccional y se diferencie genéticamente de otras poblaciones de la misma especie creciendo en ambientes diferentes, generando distintos ecotipos o razas geográficas.

Habitualmente, especies que se distribuyen en áreas bajo distintos ambientes, evidencian diferencias fenotípicas causadas directamente por dicho ambiente y además diferencias genéticas generadas a partir de una adaptación a esos mismos cambio ambientales mediante la selección natural (Balocchi y Delmastro, 1993)

Mediante estudios en distintas especies, se ha podido establecer que hay características que son menos influenciadas por el medioambiente directo, y por lo tanto tienen un mayor control genético y poca plasticidad. Dentro de éstas, las que en general tienen una menor vulnerabilidad, son las características relacionadas con el sistema reproductivo (morfología de frutos, flores y polen, capacidad germinativa y mecanismos de polinización), y otras relacionadas con las características físicas de la madera (densidad y largo de fibra).

## **Categorías de Variación**

Según Zobel y Talbert (1988) es posible diferenciar la variación que presenta una especie forestal determinada, en distintas categorías, ellas son:

- Variación geográfica o de procedencias
- Variación entre sitios dentro de procedencias
- Entre rodales dentro de sitios

- Entre árboles individuales dentro de rodales, y
- Dentro de un mismo árbol

Las diferencias entre procedencias normalmente son grandes, están relacionadas con caracteres adaptativos y en general poseen bastante control genético. En adaptabilidad, esta categoría de variación es la más importante.

Dentro de una procedencia, existen distintos sitios, y en algunos casos, las diferencias fenotípicas de los árboles relacionadas con los sitios, son bastante marcadas, sin embargo en general son expresiones de plasticidad.

Aún puede existir dentro de un sitio determinado, variación entre distintos rodales, pero por lo general esas variaciones son pequeñas y tienen muy poca importancia.

El caso de la variación entre árboles creciendo dentro de un mismo rodal, es mucho más notorio. La alta variabilidad entre individuos se relaciona principalmente con características que los genetistas aprecian, tales como rectitud, densidad de la madera, largo de fibras, crecimiento, forma de las ramas y resistencia a enfermedades, y su control genético es relativamente alto.

Por ejemplo, la estructura de la variación de la densidad de la madera en las plantaciones de **Pinus radiata** a lo largo de Chile (entre los 33° y 40,5° de latitud sur) muestra una clara preponderancia de la variabilidad entre individuos, sobre la variabilidad entre rodales o procedencias (Balocchi y Delmastro, 1993)

También existen variaciones dentro de un mismo árbol, entre las que se destacan la densidad de la madera y el tamaño de las hojas. Estas variaciones son causadas generalmente por el ambiente, pero son muy importantes de tener en cuenta al momento de establecer muestreos de variabilidad.

En resumen, alrededor del 90% de la variación en bosques naturales, se debe a variación entre distintas procedencias (nivel geográfico) y entre individuos de un mismo rodal. (Zobel y Talbert, 1988)

## FUERZAS QUE AFECTAN LA VARIACIÓN GENÉTICA

Toda la variabilidad que es posible observar en rodales naturales e incluso en plantaciones, proviene de alguna de estas fuerzas, algunas de las cuales actúan para aumentar la variabilidad y otras para disminuirla, generando un equilibrio dinámico que hace posible el mantenimiento y funcionamiento de los ecosistemas.

La variabilidad se debe a cuatro grandes fuerzas, la mutación y el flujo de genes que aumentan la variabilidad, y la deriva genética y selección natural que la disminuyen.

### Mutación

Las mutaciones son cambios heredables a nivel de gen y son la fuente última y el origen de toda la variación existente (Zobel y Talbert, 1988). Las mutaciones ocurren mediante cambios estructurales bruscos de las moléculas de ADN, los cuales son al azar y pueden ser producto de una acción física o química del medio.

De hecho, todo polimorfismo observado en especies animales y vegetales tiene su origen en las mutaciones.

La menor mutación posible es el reemplazo de un nucleótido por otro en la cadena de ADN, pero otras mutaciones pueden involucrar varios nucleótidos, o ser aberraciones mayores tales como las translocaciones, inversiones, deficiencias y duplicaciones de segmentos de ADN.

Las mutaciones ocurren con bastante frecuencia en células de cualquier punto de un organismo, y aunque se sabe que a medida que los organismos tienen mayor cantidad de genes y sus poblaciones son más grandes, la probabilidad de mutación es mayor, estimar una tasa de mutación para una población dada es muy difícil.

La mayoría de las mutaciones son deletéreas, es decir producen una afuncionalidad que impide al organismo desarrollarse, sobre todo cuando son grandes mutaciones. Otro gran porcentaje son recesivas (sólo pueden expresarse en homocigosis) o neutrales (aunque aparezcan en forma homocigota no influyen en el fenotipo) y en un porcentaje muy pequeño pueden llegar a producir alteraciones funcionales positivas que se fijen y prosperen en la población.

Aún así, muchas mutaciones pequeñas y neutrales se van acumulando, y es posible que posteriormente, la suma de ellas genere un cambio adaptativo importante.

## Flujo de Genes

El flujo de genes se puede producir mediante la migración de alelos entre poblaciones relacionadas, debido al movimiento de polen o semillas, o bien a través de transferencia de genes por medio de la introgresión. Siempre el flujo es positivo, es decir enriquece la variabilidad de la población.

## Migración

La inclusión de nuevos genes mediante la llegada de individuos o genes foráneos (inmigración) depende principalmente del sistema de cruzamiento existente dentro de una especie. El tipo de diseminación de la semilla y de polinización son la clave de un nivel de migración alto. Es así como por ejemplo, en el complejo de variación de **Nothofagus obliqua**, donde existe una variación marcadamente clinal (Donoso, 1979a), es muy probable que la polinización anemófila de la especie favorezca la migración e impida posibles diferenciaciones más bruscas entre las poblaciones. También es posible que la diseminación anemócora ayude a la colonización acelerada de superficies, en especies que han sufrido reducciones importantes de sus poblaciones, permitiendo una rápida recuperación de los niveles de variación, como al parecer ha sucedido con **Fitzroya cupressoides** luego de las glaciaciones (Allnutt et al., 1998).

## Introgresión

Es la incorporación de nuevo material genético de una especie o población a otra a través de sucesivas hibridaciones, donde los híbridos resultantes de cruzamientos interespecíficos se vuelven a cruzar con una de las poblaciones parentales (retrocruzamiento). De esta forma parte de los genes de una especie se transfieren a la otra, en una proporción que termina siendo tan pequeña que no se puede hablar ya de híbridos, pero que puede ser adaptativamente muy importante.

El caso de introgresión mejor documentado en especies chilenas, corresponde al complejo de hibridación entre **N. obliqua** y **N. glauca**, donde los híbridos tienden a cruzarse con la primera especie, generándose una transferencia de genes desde **N. glauca** a **N. obliqua** (Donoso, 1979b).

## Deriva Genética

Involucra fluctuaciones al azar en la frecuencia de alelos de una población. Es un fenómeno de muestreo en el cual las frecuencias génicas de la progenie se desvían aleatoriamente respecto a la población parental. Se puede hablar de un "error de muestreo de la naturaleza" que ocurre cuando el N poblacional es demasiado pequeño. Con la deriva genética existe la tendencia a la fijación o pérdida aleatoria de algunos alelos, actuando como una fuerza natural que hace disminuir la variabilidad.

Tanto en el caso citado de **F. cupressoides** (Allnutt et al., 1998), como en muchas especies que han evolucionado bajo la influencia de sucesivas glaciaciones, en cada período glacial las poblaciones se han refugiado en pequeños relictos aislados entre sí y propensos cada vez a la deriva genética, produciendo el llamado embotellamiento genético.

Otra causa de deriva genética es producida por la acción antrópica. Por ejemplo, en campos de cultivo que antes estaban cubiertos de bosques, luego de la limpieza del lugar, normalmente permanecieron pequeños bosquetes a la orilla de los potreros. Posteriormente, al ser abandonados ciertos campos, la regeneración posible de establecerse va a estar conformada por frecuencias génicas distintas a las del bosque original (Zobel y Talbert, 1988).

## Selección natural

La selección natural es la fuerza guía de la evolución. Produce un cambio dirigido en la frecuencia de genes. Aumenta la adaptabilidad de la población al medio, pero tiende a disminuir la variación genética original. Existen tres formas de selección, selección estabilizadora, direccional y disruptiva (Donoso, 1993).

En algunos casos, la selección natural puede mantener e incluso aumentar la variabilidad, siempre y cuando sean favorecidos por la selección aquellos genotipos heterocigotos.

En la selección disgénica ocurre lo contrario. Prácticas de extracción maderera como el "floreo" inducen a seleccionar involuntariamente los peores individuos de una población, ya que al extraer del bosque los mejores árboles, la cama de semillas empieza a perder proporción de buenas progenies, producto de que los mejores árboles ya no están. En muchos casos coincide que los peores árboles del rodal presentan mayores grados de endogamia, por lo cual los árboles remanentes, al ser individuos altamente homocigotos, reducen la variabilidad y bajan la calidad del bosque (Delmastro, 1977).

## VARIACIÓN GENÉTICA CLINAL Y ECOTÍPICA

La variación genética es un conjunto de diferencias heredables que se presentan dentro de una especie o población, causadas por adaptaciones particulares de los individuos, producto de la variabilidad medioambiental.

Si se asume que la variación geográfica o de procedencias siempre presenta un grado de control genético importante, es posible afirmar que las diferencias observadas entre poblaciones dentro de un rango geográfico amplio, siempre corresponderán a una adaptación producto de la selección natural.

La forma cómo se ordena esta variación en el territorio, puede encasillarse en uno de dos tipos de variación genética, la variación clinal, que implica cambios continuos en un gradiente medioambiental, y la variación ecotípica que implica cambios abruptos (Balocchi y Delmastro, 1993).

### Variación Clinal o Cline

La variación clinal es un cambio en algún grado genético, de algún carácter en un gradiente medioambiental. Es un cambio que sigue en forma proporcional el cambio del medio ambiente.

En gradientes medioambientales estables, cada población local tiende a separarse por el efecto de la selección estabilizadora, pero por el efecto de las migraciones, o flujo de genes por polen y semillas, existe un permanente intercambio de genes con las poblaciones vecinas, lo que tiende a mantener el gradiente genético.

Este es el caso de las evidencias genecológicas encontradas en **N. obliqua** (Donoso, 1979a), **N. alpina** (Werner, 1987) y **N. dombeyi** (Ordoñez, 1986), todas con polinización anemófila y diseminación anemócora.

### Variación Ecotípica Racial o de Procedencias

La variación ecotípica es un cambio brusco de las características fenotípicas de distintas poblaciones, que también tiene un grado de control genético.

Los ecotipos se caracterizan por estar reproductivamente aislados, por lo cual no presentan entre sí un significativo intercambio de material genético. Dicha aislación puede ser propia de un cambio ambiental brusco o barreras ambientales abruptas, o también puede provenir de las dificultades de mantener un flujo de genes con poblaciones aledañas en un gradiente medioambiental.

Ejemplos de barreras abruptas se tienen en **Araucaria araucana**, donde existen poblaciones totalmente aisladas (Cordillera de los Andes y Cordillera de Nahuelbuta) y en la especie **Austrocedrus chilensis** de la zona mediterránea de Chile, desarrollada en pequeñas poblaciones aisladas en las partes altas de la Cordillera de los Andes (Donoso, 1993).

El trabajo en la especie entomófila, **Drimys winteri** de Hernández *et al.* (1996) muestra una variación ecotípica entre dos poblaciones aledañas, lo que puede provenir de una dificultad en el flujo de genes, producto del sistema de cruzamiento (barreras pre o post cigóticas) y el tipo de diseminación por gravedad de sus frutos.

## EVALUACIÓN DE LA VARIACIÓN

Existe una serie de técnicas para la evaluación de los patrones de variación de las especies forestales. Algunas se basan en la observación del fenotipo de las distintas poblaciones naturales,

otros utilizan análisis bioquímicos y moleculares, y otros se basan en la observación de la respuesta de la progenie de distintos fenotipos, creciendo en un ambiente homogéneo.

## Evaluación Usando Características Fenotípicas

Para determinar la cantidad, distribución y tipo de variabilidad en bosques naturales, Zobel y Talbert (1988) indican que un muy buen procedimiento es el muestreo anidado, que consiste en establecer patrones de variación en distintos niveles, tales como "entre procedencias", luego "entre sitios dentro de procedencias", etc. (ver acápite "Categorías de Variación"). El objetivo es determinar en qué niveles existe mayor o menor variabilidad.

Debido a que este tipo de estudio se realiza en poblaciones sin pedigrí, no nos entrega luces acerca del control genético de las características en cuestión. Las condiciones de campo mantienen ocultas las proporciones de los componentes genéticos y ambientales, por lo cual, es mejor utilizar variables que se sepa tienen algún grado de control genético.

Múltiples ejemplos de este tipo de estudios se pueden dar, entre los cuales figura la mayoría de los estudios ya aludidos en este capítulo.

## Uso de Marcadores Genéticos

Los marcadores genéticos son una herramienta "importantísima" en la evaluación de la estructura genética de poblaciones forestales. En general tienen la ventaja de representar bastante fielmente la variación genética que existe en las especies, incluso identificando tipos de variación genética que no tienen una influencia en el fenotipo (alelos neutrales), y que por lo tanto no están bajo presiones de selección natural. Esta característica hace que dichos alelos sean una muy buena medida del flujo de genes entre poblaciones relacionadas (Ennos, R. 1996).

Ejemplo de este tipo de estudios se tienen en **F. cupressoides** usando terpenos (Cool et al., 1991) y usando RAPDs (Allnutt et al., 1998), o en **N. alpina** usando isoenzimas (Premoli, 1996).

## Ensayos de Progenie y Procedencia

La forma más adecuada para determinar el monto y distribución de la variación genética en una población, consiste en establecer ensayos con las progenies de distintos árboles que crecen naturalmente en dos o más procedencias distintas (Vergara et al., 1998).

Estos ensayos pasan a constituir rodales de medios hermanos que entregan valiosa información respecto al nivel de heredabilidad de las características estudiadas, a los efectos de plasticidad, el monto de las interacciones del genotipo con el ambiente, cuando se establecen réplicas en distintos sitios, y mucha otra información.

Una buena batería de ensayos, estableciendo un muestreo adecuado, genera una gran cantidad de información, pero tiene las desventajas de ser una actividad muy cara y de requerir mucho tiempo para obtener los resultados esperados.

## REFERENCIAS

Allnutt, T.; Newton, A.; Lara, A.; Armesto, J.; Premoli, A.; Vergara, R. y Gardner, M. 1998. Genetic variation in **Fitzroya cupressoides** (alerce), a threatened South American conifer. Artículo enviado a Molecular Ecology

Balocchi, C. y Delmastro, R. 1993. Principios de Genética Forestal. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia. 180 p.

Cool, L.; Powel, A. y Zavarin, E. 1991. Variability of foliage terpenes of **Fitzroya cupressoides**. *Biochemical Systematics and Ecology*. 19(5):421-432.

Delmastro, R. 1977. Informe de genética forestal. Proyecto CONAF PNUD FAO. Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad Austral de Chile, Valdivia. 54 p.

Donoso, C. 1979a. Variación y tipos de diferenciación en poblaciones de roble (**Nothofagus obliqua** (Mirb.) Oerst.). *Bosque* 3(1):1-14.

Donoso, C. 1979b. **Nothofagus leonii** Espinosa, a natural hybrid between **Nothofagus obliqua** (Mirb.) Oerst.) and **Nothofagus glauca** (Phil.) Krasser. *New Zealand Journal of Botany* 17:353-360.

Donoso, C. 1993. Bosques Templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica. Segunda Edición. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 484 p.

Ennos, R. 1996. Utilising genetic information in plant conservation programmes. In: *Aspects of the Genesis and Maintenance of Biological Diversity*. Edited by Hochberg, M.; Clobert, J. and Barbault, R. Oxford University Press.

Hernández, M.; Donoso, C. y Romero, M. 1996. Variación genecológica de dos poblaciones contiguas de **Drimys winteri** (Forst.). *Bosque* 17(2):65-76.

Ipinza, R. 1997. "Bases teóricas para la selección de árboles plus". En: Primer Taller de Trabajo, proyecto FONDEF D96/1052. Valdivia, Julio 3, 1997.

Millanao, D. 1984. Diferenciación genecológica de dos poblaciones de **Drimys winteri** Forst. (IX y X Región, Chile). Tesis Ingeniero Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia. 74 p.

Ordoñez, A. 1986. Germinación de las tres especies de **Nothofagus** siempreverdes y variabilidad en la germinación de procedencias de **Nothofagus dombeyi** (Mirb.) Oerst. Tesis Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. Valdivia.

Premoli, A. 1996. Allozyme polymorphisms, outcrossing rates, and hybridization of South American **Nothofagus**. *Genetica* 97:55-64.

Ramirez, C.; Correa, M.; Figueroa, H. y San Martín, J. 1985. Variación del hábito y hábitat de **Nothofagus antartica** en el centro sur de Chile. *Bosque* 6(2):55-73.

Vergara, R.; Ipinza, R.; Donoso, C. y Grosse, H. 1998. Definición de zonas de procedencias de roble (**Nothofagus obliqua** (mirb.) oerst.) y raulí (**Nothofagus alpina** (Poep. et endl.) Oerst.). Estado de avance. Trabajo aceptado en el Primer Congreso Latinoamericano IUFRO. Valdivia, Chile, 1998.

Werner, J. 1987. Determinación de períodos óptimos de estratificación para semillas de diferentes procedencias de raulí. Tesis Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. 123 p.

Zobel, B y Talbert, J. 1988. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Trad. por Manuel Guzmán Ortiz. Editorial Limusa, México. 545 p.