

## Danko Brncic y la coadaptación

### Danko Brncic and coadaptation

FRANCISCO ROTHHAMMER & GERMÁN MANRÍQUEZ

Programa de Genética Humana, Instituto de Ciencias Biomédicas, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Casilla 70061, Santiago 7, e-mail: frothham@machi.med.uchile.cl

#### RESUMEN

El concepto de coadaptación es antiguo en biología. Darwin (1859) se refiere a la “gran cantidad de complejas e indispensables coadaptaciones estructurales existentes entre un ser orgánico y otro”. El concepto también fue utilizado por Dobzhansky (1937), por Mather (1943) y por Mather & Harrison (1949). Cuando Brncic llegó a Nueva York a trabajar al laboratorio de Dobzhansky, la coadaptación era ampliamente aceptada como mecanismo de mantención de variación genética en poblaciones y formaba parte del modelo balancista cuyo máximo exponente era precisamente este genetista. A comienzos de la década de 1950 Vetukhiv (1953, 1954, 1955) y Brncic (1954) demostraron que la  $F_1$  de cruzamientos interpopulacionales tenía una mayor aptitud biológica. Sin embargo, ésta en la  $F_2$  y  $F_3$  se deterioraba. Según Lewontin et al. (1981) estos experimentos contribuyeron a socavar el concepto de coadaptación. Otros investigadores como Wallace (1990) discreparon de esta postura. Aparentemente, tal como ha ocurrido en otras oportunidades en biología evolucionista, las posiciones de los científicos frente a determinados problemas reflejan más bien concepciones apriorísticas. Probablemente la interesante discusión sobre el problema de la coadaptación terminará por mostrar que quedan por explicar otros importantes problemas derivados, como el rol de la homeostasis y de la heterosis en la aparición de novedades evolutivas en las poblaciones naturales.

**Palabras clave:** Danko Brncic, complejos genéticos coadaptados, mantención de variación genética.

#### ABSTRACT

The concept of coadaptation is old in biology. Darwin mentioned the “many striking and complex co-adaptations of structure between one organic being and another”. Also Dobzhansky (1937), Mather (1943), and Mather & Harrison (1949) utilized the concept. When D. Brncic arrived in New York to work in Dobzhansky's laboratory, coadaptation was widely accepted as a mechanism of maintenance of genetic variation in populations and was part of the balance model whose main representative was this geneticist. In various papers Vetukhiv and Brncic proved that the  $F_1$  of interpopulational crosses exhibit higher fitness however as predicted, the  $F_2$  and  $F_3$  flies showed lower values. These experiments were a serious blow to the theory of coadaptation according to Lewontin et al. (1981). Later other authors, like Wallace (1990), stated that Lewontin's positions were not necessarily accurate. Apparently, like it occurred on other occasions in evolutionary biology, in this case, the position of different investigators probably reflect a priori conceptions. Most likely this interesting discussion about coadaptation may finally show the role that other important mechanisms such as homeostasis and heterosis could play in the appearance of evolutionary novelties in natural populations.

**Key words:** Danko Brncic, coadapted gene complexes, maintenance of genetic variation.

#### INTRODUCCIÓN

La carrera científica de Danko Brncic estuvo desde sus inicios íntimamente ligada con el desarrollo e institucionalización de la Genética como disciplina curricular y nueva línea de investigación en la Facultad de Medicina de la Universidad de Chile. El incendio ocurrido en 1948, tal como muchas catástrofes en Chile, fue determinante en la modernización, en este caso, de los departamentos del área básica de la Facultad. En estas circunstancias, Brncic ocupó el cargo de Ayudante Técnico Genetista de la Cátedra de Biología del

recién creado Instituto de Biología “Juan Noé”. Si bien los primeros años de su labor estuvieron relacionados con el estudio de la triquinosis y del carcinoma en aves, a partir de su estadía en 1951 en el laboratorio de Crodowald Pavan en la Universidad de São Paulo se dedicó por completo a la genética del género *Drosophila*. Un hito decisivo en su carrera científica lo marcó, como veremos más adelante, la estadía realizada durante 1952 y 1953 en el laboratorio de Dobzhansky en la Universidad de Columbia. En este lugar fue testigo privilegiado del desarrollo de la Teoría Sintética de la Evolución, uno de cuyos conceptos

centrales fue la adaptación biológica. De regreso a Chile Brncic basó gran parte de su carrera científica en el estudio de la versatilidad ecológica de los miembros del género *Drosophila* y en la explicación de esta versatilidad por la hipótesis de los polimorfismos de genes coadaptados.

*Contribución a la genética y ecología de las drosófilas endémicas de Chile*

En una primera etapa Brncic describió la distribución de drosofilídeos en las distintas zonas geográficas de Chile (Brncic 1955, 1957a), incluyendo poblaciones insulares (Brncic 1957b) y del extremo austral (Brncic & Dobzhansky 1957). En este último trabajo mostró el reemplazo de las especies endémicas de *Drosophila* propias de la zona templada por especies cosmopolitas (*D. funebris*) y por representantes del género *Scaptomyza* (*S. melancholica* y *S. denticauda*).

A partir de entonces Brncic asoció la distribución geográfica de los drosofilídeos endémicos con la competencia por tejidos vegetales en fermentación y la presencia de polimorfismos cromosómicos que resultarían en complejos genéticos coadaptados, característicos y propios de cada población. Contribuciones clásicas en esta área son: (1) el estudio de la frecuencia de heterocariotipos de las poblaciones de *D. flavopilosa* que ocupan como sitio exclusivo de cría y oviposición las flores de *Cestrum parqui* (Brncic 1962, 1966), (2) el análisis de las inversiones cromosómicas de las especies endémicas de *Drosophila* de amplia distribución en Chile, en particular de la especie *D. pavani* (resumen en Brncic 1970, 1985), y (3) el hallazgo, descripción y estudio de las interacciones genético-ecológicas entre la especie colonizadora *D. subobscura* con la fauna local de drosófilas (Brncic & Budnik 1980, Brncic 1985, Budnik & Guiñez 1985, Benado & Brncic 1994). Estos trabajos, así como el posterior hallazgo de *S. melancholica* y de rearrreglos cromosómicos no descritos hasta entonces en la especie endémica *D. pavani* que ocupan los tejidos fermentados del cactus *Echinopsis chilensis* en Chile central (Brncic & Manríquez 1994, Manríquez & Benado 1994) revelan la originalidad y fecundidad del enfoque de Brncic en el estudio de la biología evolutiva de las poblaciones endémicas de *Drosophila*. Parte fundamental de este enfoque lo ocupó el concepto de coadaptación.

*El concepto de coadaptación y su lugar en la obra de Brncic*

Este es un concepto antiguo en biología. Darwin en la primera edición de "On the origin of species" (1859) utilizó el término cuando se refirió a "Many striking, and complex co-adaptations of structure between one organic being and another" (p.132). En el nuevo capítulo "Objeciones misceláneas", de la sexta edición, agregó: "In order that an animal should acquire some structure specially and largely developed, it is almost indispensable that several other parts should be modified and co-adapted".

Posteriormente, Dobzhansky (1937) en su texto clásico "Genetics and the origin of species" refiriéndose a la forma de la distribución de caracteres de los individuos que conforman poblaciones incorporó aspectos genéticos al concepto, escribió: "The peaks are the groups of related gene combinations [complejos coadaptados] that make their carriers fit for survival in a given environment, the valleys are the more or less unfavorable combinations". Interesantes son también los aportes de Mather (1943), quien acuñó el término de poligenes y Mather & Harrison (1949) que estudiaron la correlación de caracteres poligénicos y postularon que sus determinantes genéticos se encontraban próximos en los cromosomas y eran seleccionados en bloque. De este modo, caracteres neutros podían ser beneficiados por la selección natural. Este fenómeno se denomina mecanismo de "autostop" (hitchhiking) (Rothhammer 1977). En general podemos decir que combinaciones favorables de genes se pueden producir por casualidad, pero su retención en las poblaciones por selección natural es lo que un observador percibe como coadaptación (Wallace 1990).

Cuando Brncic llegó a New York en 1952 becado por la Fundación John S. Guggenheim para trabajar con Dobzhansky, a quien había conocido en el laboratorio de Pavan en Brasil, el concepto de coadaptación, sin lugar a duda, era ampliamente aceptado. Varios años antes, Wright & Dobzhansky (1946), y Dobzhansky (1947), habían sugerido que las inversiones cromosómicas en poblaciones de *D. pseudoobscura* no eran neutrales a la selección. Las conclusiones a que en esos años se había llegado en base a estos estudios eran (1) los heterocigotos para inversiones excedían a los homocigotos en aptitud biológica (fitness) (2) la aptitud relativa de moscas portadoras de diferentes tipos de inversión depende de los cariotipos de otras moscas de la misma población (3) la aptitud relativa de los genotipos depende del origen geográfico de los cromosomas.

En general, se sostenía que la esterilidad parcial y la drástica disminución de la aptitud biológica en la  $F_2$  de cruzamientos interespecíficos era evidencia de la coadaptación de los genes que constituían el acervo de cada especie.

Resultaba lógico suponer que la mejor evidencia de la existencia de complejos coadaptados de genes era observar la disminución de aptitud biológica de individuos producto de cruzamientos entre poblaciones normalmente separadas en las que se suponía se habían generado independientemente complejos coadaptados por selección natural.

Junto a Vetukhiv (1953, 1954, 1956) y Wallace (1955), Brncic (1954) tuvo un rol preponderante en la realización de estos experimentos. Particularmente importantes fueron los hallazgos de Vetukhiv (1953) y Brncic (1954), que demostraron un aumento de la aptitud biológica en la  $F_1$  de cruzamientos interpoblacionales en que se utilizaron machos heterocigotos para inversiones el cromosoma 3. La  $F_1$  de varios cruzamientos resultó tener una aptitud biológica superior a la de los padres a pesar que las poblaciones que se cruzaron no eran endógamas (Brncic 1954). En la  $F_2$  y  $F_3$  de cruzamientos en que se permitió el entrecruzamiento entre cromosomas homólogos, se deterioró notoriamente la aptitud biológica, como era de esperar.

En 1956 Wallace, adoptando una posición cautelosa propuso: "some deleterious genes are heterotic under some circumstances", y mencionó cinco condiciones que debían ocurrir para poder aceptar su proposición: (1) que la selección efectivamente opere sobre individuos heterocigotos (2) que algunos pocos heterocigotos y no todos sean favorecidos (3) que las fuerzas selectivas sean suficientemente grandes como para que en poco tiempo se produzcan cambios considerables en las poblaciones (4) que las fuerzas selectivas varíen al cambiar el trasfondo genético (genetic background) y (5) que la magnitud de la selección sea suficientemente grande para producir cambios en estos trasfondos genéticos.

En 1990, Wallace afirmó que estas condiciones, en general, se habrían cumplido y que el concepto de coadaptación aún tendría vigencia. Con anterioridad, Lewontin et al. (1981) fueron de otra opinión. Para ellos eran precisamente los experimentos de Vetukhiv (1953, 1954, 1955) y de Brncic (1954) los que estremecieron las bases del concepto: "The findings of Vetukhiv and of Brncic... in the early 1950s, that crosses between populations from distant localities showed heterosis, was a serious blow to the theory of coadaptation" (Lewontin et al. 1981).

Según estos autores en un comienzo Dobzhansky se mostró renuente a aceptar las consecuencias de los resultados de Vetukhiv (1953, 1954, 1955) y Brncic (1954). Sin embargo, a pesar de su renuencia inicial, Dobzhansky se transformó en adepto de la idea que las mutaciones heteróticas son, de hecho, muy frecuentes. El concepto de coadaptación prácticamente habría desaparecido de los trabajos de Dobzhansky a partir de 1955 (Lewontin et al. 1981). Wallace (1990), discrepando de esta afirmación, cita el libro "Genetics of the evolutionary process" de Dobzhansky (1970), donde aparecen varias referencias al concepto de coadaptación.

El problema principal radicó en que para Lewontin et al. (1981, pp. 543) la viabilidad superior exhibida por la  $F_1$  en los experimentos de Brncic y Vetukhiv excluía la existencia de coadaptación. Wallace a pesar de ser coautor de la obra citada, posteriormente no concordó con esta posición (Wallace 1990).

#### *Coadaptación, variación y estabilidad genéticas*

Cabe destacar el hecho que a principio de los años 50 el concepto de coadaptación formaba parte de la visión balancista de mantención de variación genética, que tenía a Dobzhansky como su máximo exponente. Esta visión contrastaba con la posición clásica de Morgan y Müller. Durante más de 15 años coexistieron ambos modelos, que se basaban más bien en concepciones apriorísticas y no en el análisis de información obtenida de resultados experimentales. Recién a partir de 1965, cuando comenzaron a aparecer los primeros trabajos sobre la proporción de loci enzimáticos polimórficos y posteriormente con el surgimiento de la teoría evolutiva de las mutaciones neutras y la deriva genética de Kimura en 1968, fue reemplazada primero la visión clásica por la balancista y luego ésta por la neutralista (Rothhammer 1981). Cabe mencionar que para Kimura (1983) coadaptación y la integración de los acervos genéticos eran términos vagos que carecían de la precisión necesaria para ser sometidos a análisis matemático, condición sine qua non para que fueran considerados conceptos válidos en genética de poblaciones.

Siendo una proposición atractiva, resulta difícil negar a priori la posibilidad que la coadaptación ocurra en la naturaleza. Sin embargo, para aceptarla como una hipótesis validada empíricamente se requieren evidencias que demuestren que opera en un amplio espectro de poblaciones naturales. Investigaciones llevadas a cabo durante las últimas dos décadas en 29 poblaciones naturales

de *D. ananassae*, caracterizada por poseer una amplia distribución geográfica en la India (revisión en Singh 1998), mostraron la ocurrencia de heterosis en los heterocariotipos derivados de cruzamientos entre poblaciones geográficamente distantes, las cuales exhibían las tres inversiones polimórficas más frecuentes de esta especie. Según Singh (1998), este resultado evidencia la ausencia de coadaptación en los homocariotipos parentales. Además, la frecuencia de una estas inversiones (AL, Chr. 2) resultó estar correlacionada positivamente con la frecuencia de apareamiento de los machos, siendo la actividad copulatoria siempre mayor en los heterocariotipos (derivados todos de cruzamientos entre poblaciones geográficamente distantes) en comparación a lo observado en los homocariotipos parentales. De manera similar, Kumar & Gupta (1991) mostraron en poblaciones naturales de *D. nasuta* provenientes de distintas localidades geográficas que los heterocariotipos con inversiones paracéntricas en el cromosoma 3 resultaban heteróticos para viabilidad, clara señal de ausencia de coadaptación de los complejos poligénicos contenidos en las inversiones más frecuentes de los cariotipos parentales. La complejidad del problema de la coadaptación y de las extensiones que puede tener a problemas generales de la biología evolutiva ha quedado de manifiesto en estudios realizados en híbridos de especies cercanas. Markov & Ricker (1991) estudiaron la asimetría fluctuante de tres caracteres bilaterales como indicador de la estabilidad del desarrollo en híbridos experimentales entre las especies crípticas *D. melanogaster* y *D. simulans*. Estos autores observaron que los machos híbridos de la F1 no mostraron diferencias significativas en los valores de asimetría fluctuante cuando se les comparó con sus padres. Las hembras, sin embargo, resultaron significativamente más asimétricas que sus madres. Estos resultados sugieren que la cohesión genética de una especie (coadaptación en sentido amplio) puede tener distintos niveles de expresión fenotípica, uno de los cuales está directamente relacionado con la estabilidad del desarrollo que presentan las entidades biológicas que se constituyen miembros de esa especie (homeostasis y heterosis en sentido amplio).

Tenemos la impresión que nuevamente, tal como ocurrió hace cincuenta años con la discusión entre los seguidores de las hipótesis clásica versus balancista de mantención de la variación genética, que condujo finalmente a plantearse el problema del neutralismo y del rol de los procesos de deriva génica en la evolución, las posiciones en pro y en contra de la coadaptación no se basan en un número suficiente de evidencias, sino más

bien han sido el resultado de posiciones apriorísticas. Probablemente esta interesante discusión terminará por mostrar que junto al problema de la coadaptación, quedan por explicar otros importantes problemas derivados de éste, como son el rol de la homeostasis y de la heterosis en la aparición de novedades evolutivas en las poblaciones naturales.

#### LITERATURA CITADA

- BENADO M & D BRNCIC (1994) An eight year phenological study of a local drosophilid community in Central Chile. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 32: 51-63.
- BRNCIC D (1955) The Chilean species of *Scaptomyza* Hardy. *Revista Chilena de Entomología* (Chile) 4: 237-250.
- BRNCIC D (1957a) Las especies chilenas de Drosophilidae. Colección Monografías Biológicas, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 112 pp.
- BRNCIC D (1957b) Los insectos de las Islas Juan Fernández. 31. Drosophilidae (Diptera). *Revista Chilena de Entomología* (Chile) 5: 391-397.
- BRNCIC D (1962) Chromosomal structure of populations of *Drosophila flavopilosa* studied in larva collected in their natural breeding sites. *Chromosoma* (Berlin) 13: 183-195.
- BRNCIC D (1966) Ecological and cytogenetic studies of *Drosophila flavopilosa*, a neotropical species living in *Cestrum* flowers. *Evolution* 20: 16-29.
- BRNCIC D (1970) Studies on the Evolutionary biology of Chilean species of *Drosophila*. En: Hecht MK & WE Steere (eds) *Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky*: 401-436. Crofts, New York, New York.
- BRNCIC D (1985) Polimorfismo cromosómico, coadaptación genética y especiación en el género *Drosophila*. En: Fernández-Donoso R (ed) *El núcleo, los cromosomas y la evolución*: 41-61. UNESCO.
- BRNCIC D (1954) Heterosis and the integration of the genotype in geographic populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 39: 77-88.
- BRNCIC D & M BUDNIK (1980) Colonization of *Drosophila subobscura* Collin in Chile. *Drosophila Information Service* 55: 20.
- BRNCIC D & T DOBZHANSKY (1957) The southernmost Drosophilidae. *American Naturalist* 91: 127-128
- BRNCIC D & G MANRÍQUEZ (1994) Natural occurrence of reciprocal translocations in *Drosophila pavana*. *Drosophila Information Service* 75: 88.
- BRNCIC D, M BUDNIK & R GUIÑEZ (1985) An analysis of a Drosophilidae community in central Chile during a three years period. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 23: 909-100.
- DARWIN C (1859) *The origin of Species*. Sixth edition Modern Library (Facsimile Reproduction of 1859 Edition), Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- DOBZHANSKY T (1937) Genetics and the origin of species. Columbia University Press, New York, New York. 364 pp.
- DOBZHANSKY T (1947) Genetics of natural populations: XII A response of certain gene arrangements in the third chromosome of *Drosophila pseudoobscura* to natural selection. Genetics 32: 142-160.
- DOBZHANSKY T (1970) Genetics of the evolutionary process. Columbia University Press, New York, New York. 505 pp.
- KIMURA M (1983) The neutral theory of molecular evolution. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 287 pp.
- KUMAR A & JP GUPTA (1991) Heterosis and the lack of coadaptation in *Drosophila nasuta*. Heredity 67: 275-279.
- LEWONTIN RC, JA MORE, WB PROVINE & B WALLACE (1981) Dobzhansky's genetics of natural populations I-XLIII. Columbia University Press, New York, New York.
- MANRÍQUEZ G & M BENADO (1994) *Echinopsis chilensis* (Friedrich et Rowland): an endemic breeding site for *Drosophila pavani* Brncic 1957. Revista Chilena de Entomología 21: 185-186.
- MARKOV TA & JP RICKER (1991) Developmental stability in hybrids between the sibling species pair, *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. Genetica 84: 115-21.
- MATHER K (1943) Polygenic inheritance and natural selection. Biological Reviews 18: 32-64.
- MATHER K & BS HARRISON (1949) The manifold effect of selection. Heredity 3: 131-162.
- ROTHHAMMER F (1977) Genética de poblaciones humanas. Monografía del Departamento de Asuntos Científicos de la Organización de Estados Americanos, Serie Biología, Washigton, District of Columbia. 78 pp.
- ROTHHAMMER F (1982) El desarrollo de las teorías evolutivas después de Darwin. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago, Chile. 55 pp.
- SINGH BN (1998) Population genetics of inversion polymorphism in *Drosophila ananassae*. Indian Journal of Experimental Biology 36: 739-48.
- VETUKHIV M (1953) Viability of hybrids between local populations of *Drosophila pseudoobscura*. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 39: 30-34.
- VETUKHIV M (1954) Integration of the genotype in local populations of three species of *Drosophila*. Evolution 8: 241-251.
- VETUKHIV M (1956) Fecundity of hybrids between geographic populations of *Drosophila pseudoobscura*. Evolution 10: 139-146.
- WALLACE B (1955) Inter-populations hybrids in *Drosophila melanogaster*. Evolution 9: 302-316.
- WALLACE B (1956a) The role of subvital mutations in the genetics of populations. Proceedings of Poultry Breeders Roundtable 5: 149-164.
- WALLACE B (1991) Coadaptation revisited. Journal of Heredity 82: 82-95.
- WRIGHT S & T DOBZHANSKY (1946) Genetics of natural populations XII Experimental reproduction of some of the changes caused by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 31: 125-156.

Editores Invitados: R. Godoy-Herrera y G. Gajardo

Recibido el 2 de abril de 2000; aceptado el 18 de septiembre de 2000