

## Adaptaciones y adaptación biológica, revisadas

Ulises Iturbe

Área Académica de Biología del Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carr. Pachuca-Tulancingo s/n, km 4.5 Col. Carboneras. Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. E-mail: ulisesi@uaeh.edu.mx

### RESUMEN

Las adaptaciones entendidas como caracteres morfológicos se explicaron originalmente como parte del argumento del diseño divino por los naturalistas del Renacimiento. Después este concepto transitó hacia una visión evolucionista en los trabajos de Lamarck y Darwin, con lo que se convirtió en una explicación poblacional, la adaptación biológica. La explicación más integradora de la adaptación biológica fue propuesta por Sewall Wright en el siglo XX, dentro de su teoría del balance cambiante de la evolución. *eVOLUCIÓN* 5(1): 5-12 (2010).

**Palabras Clave:** Adaptación, adaptaciones, Lamarckismo, Darwinismo, Especiación, Selección Artificial, Tipos de Selección Natural, Teoría del Balance Cambiante, Endogamia, Deriva Génica.

### ABSTRACT

Adaptations, seen as morphological characters were introduced originally as part of the argument of divine design by Renaissance naturalists. The concept moved towards an evolutionary perspective in the works of Lamarck and Darwin, becoming into a populational explanation of the biological adaptation. The most integrative explanation of biological adaptation was proposed by Sewall Wright in the 20th century, within his shifting balance theory of evolution. *eVOLUCIÓN* 5(1): 5-12 (2010).

**Key words:** Adaptation, Lamarckism, Darwinism, Speciation, Artificial Selection, Natural Selection Types, Shifting Balance Theory, Inbreeding, Gene Drift.

### Introducción

De acuerdo con el genetista de poblaciones y teórico evolucionista cuantitativo Richard C. Lewontin (1980), lo que llamamos evolución o proceso evolutivo se compone en realidad de tres fases distintas: adaptación, especiación y extinción. No tendríamos qué esperar que las tres fases pudiesen concurrir; si bien las tres pueden operar sobre una misma población de manera secuencial, también lo puede hacer cada una por separado. En cualquiera de los dos casos, habría evolución; luego, tampoco es necesario esperar a que pasen siglos o milenios para poder ver a la evolución en acción. La evolución está ocurriendo todo el tiempo al menos en alguna de sus tres fases y eso es posible verse en tiempo real. En este artículo, vamos a analizar sólo uno de los tres componentes referidos, quizás el más común de ellos, la adaptación. Revisemos de dónde proviene el concepto.

### La adaptación teísta

Las adaptaciones como lo entendían los naturalistas occidentales del Renacimiento, la Ilustración y hasta antes del siglo XIX, se refería a la presencia de ciertas características o atributos

morfológicos que poseían los seres vivos, particularmente las especies animales, en relación con el hábitat en que vivían y sobre todo con el nicho ecológico que éstas ocupaban. Se pensaba que Dios había sido el responsable de haber dotado a los organismos con tales caracteres anatómicos para permitirles obrar según su modo de vida y para cubrir sus necesidades de supervivencia (el llamado argumento del diseño divino). De acuerdo con esta manera de pensar el mundo natural, los carnívoros que vivían en una pradera o estepa debían estar provistos de estructuras morfológicas eficaces para la caza de sus presas: colmillos largos y afilados, mandíbulas potentes, garras, musculatura fuerte para luchar e instinto depredador; además, debían ser muy sagaces y rápidos para perseguir a los animales que cazaban. En contraste, las presas, digamos herbívoros, debían mostrar gran agilidad para escabullirse, así como alcanzar grandes velocidades duraderas, por tiempo suficiente, para poder emprender la huida de manera eficaz. De igual manera se pensaba que a estos animales se les había provisto con defensas tales como el endurecimiento de partes de su cráneo o con la presencia de cuernos o astas, con los cuales podrían enfrentar a los depredadores sobre todo, en el caso de tener que proteger a sus crías.

Bajo este argumento, se aceptaba que a pesar de la encarnizada lucha que se daba entre las especies, había bondad y compasión en el mundo natural, pues las adaptaciones cumplían cabalmente con la función de hacer más llevadera la vida silvestre. Dentro de la violencia de un mundo creado salvaje, algo de armonía y previsión debía haber. Las adaptaciones eran vistas como un regalo de Dios para sus creaciones vivientes (Bowler 1983).

### La adaptación evolutiva de Lamarck

En 1809, se publicó *La Filosofía zoológica* del naturalista francés Jean Baptiste de Lamarck. En esta obra, la primera evolucionista de la literatura en biología, Lamarck explicó la adaptación de un modo distinto a sus predecesores, particularmente por las explicaciones naturales que ofreció. Para él las adaptaciones, ya no eran vistas sólo como caracteres fenotípicos que ayudan a la supervivencia, sino también como un proceso de transformación poblacional concertada con los cambios propios del ambiente (lo que yo entiendo por adaptación biológica). Para que sus lectores entendieran el mecanismo adaptativo, Lamarck propuso (1809) dos leyes, que a continuación se explican:

1. Ley del uso/desuso. Esta ley sugiere que si se usan más unas partes del cuerpo u órganos, éstos se van a fortalecer, agrandar y perfeccionar; en cambio, lo que no se use, se va a debilitar, atrofiar y a reducir en tamaño.

2. Ley de herencia de caracteres adquiridos. Esta ley es complementaria con la anterior, pues suponía que el resultado del uso o del desuso de las partes, es decir, el perfeccionamiento o la reducción, respectivamente, se heredan y si esta tendencia se mantiene por varias generaciones, entonces se generarán nuevas estructuras, quizás con nuevas funciones y se perderán definitivamente otras.

Así, de acuerdo a estas ideas, las especies animales son directamente responsables de su transformación adaptativa o adaptación biológica; los individuos llevan a cabo esfuerzos físicos continuados para acoplarse a las distintas situaciones ambientales que se les presentan, lo que genera especialización ecológica para vivir en un determinado hábitat, realizando un papel definido en la red de interacciones tróficas. El uso o desuso de las partes, órganos y estructuras, era el presunto mecanismo responsable de la transformación y acoplamiento de las poblaciones a los cambios ambientales; pero si además, estas poblaciones se separaban en subgrupos e iban a ambientes diferentes, entonces, daban lugar a nuevas especies a partir de una especie ancestral.

En su bien conocida defensa de la transformación adaptativa de las jirafas, cada organismo de esta especie se esforzaba por estirar el cuello y

las patas delanteras para poder alcanzar el follaje superior de los árboles, quizás por escasear la comida en estratos inferiores. En cada generación se logró incrementar un poco las longitudes de ambas estructuras; este incremento sería un carácter adquirido que de acuerdo a sus leyes, se podía heredar, por lo que los descendientes llevaban esas modificaciones consigo al nacer y a partir de éstas, ellos harían su propio esfuerzo para alcanzar el follaje. Así, presuntamente, conforme se sucedieron las generaciones de jirafas, el cuello y las patas delanteras se fueron prolongando, hasta que alcanzaron el tamaño que exhiben actualmente. Es importante resaltar que, de acuerdo a Lamarck, toda la población de jirafas llevó a cabo este esfuerzo, por lo que la transformación fue simultánea para todos sus individuos, sin que ninguna se quedase atrás.

Esta fue la explicación de Lamarck para la enorme diversidad de especies del mundo; una hipótesis que aunada a otras creencias de ese autor, como son las presuntas modificaciones de los caracteres por efecto del tipo de alimentación y del clima explicarían la adaptación biológica de plantas y animales al medio cambiante (Lamarck 1971).

### La influencia de Lamarck en la aceptación de la adaptación biológica

Las teorías del uso/desuso y la herencia de los caracteres adquiridos sobrevivieron a Lamarck entre algunos grupos de científicos, tales como los paleontólogos estadounidenses de principios del siglo XX, que las siguieron utilizando como explicación a la adaptación biológica. Pero, ¿son estas ideas correctas? El neolamarckismo (corriente en biología que explica la adaptación biológica de acuerdo a tales teorías) en general, es fácil de entender y es una idea muy atractiva, debido a que permite algo de control a los organismos sobre su propio destino y eso puede parecernos bastante cómodo, sobre todo si pensamos en los seres humanos como animales susceptibles a evolucionar. Incluso, desde la arena política del comunismo soviético (URSS) del siglo XX, el neolamarckismo fue defendido como un mecanismo de evolución presuntamente más igualitario que convenía apoyar filosóficamente desde el régimen. Lamentablemente, ningún biólogo neolamarckista pudo reunir jamás evidencia experimental (hubo quienes lo intentaron) que demostrase que la adaptación biológica seguía el mecanismo supuesto por el uso/desuso y herencia de caracteres adquiridos. Peor aún, el desarrollo de la ciencia de la genética en el mismo siglo, no dejó espacio para que esas hipótesis pudieran prosperar (Bowler 1983), pues la evidencia experimental aportada por el mendelismo enseñó que con excepción de las mutaciones ocasionales y la recombinación, los genes (alelos en realidad), responsables de la

expresión de todas las características observables, ya sean, morfológicas, fisiológicas, bioquímicas y conductuales, se heredan íntegros, sin cambios de padres a hijos; de hecho, la probabilidad de que las modificaciones sucedan es muy baja. Luego, de manera definitiva, los caracteres adquiridos, si en verdad hubiera manera de moldear las adaptaciones/caracteres por el esfuerzo sostenido o por las influencias ambientales, no se podrían heredar.

No obstante, la visión poblacional ideada por Lamarck acerca de la adaptación biológica, la que se refiere a la capacidad de una población de sobrevivir de modo concertado con la transformación continua de su hábitat, sí sobrevivió hasta hoy. Aunque es difícil que nos demos cuenta a simple vista, el ambiente no es estático de manera indefinida; una variedad de cambios se presentan a través del tiempo y en su mayoría son azarosos. Aun si tuvieran una causa directa, no se pueden predecir, por lo que simplemente los seres vivos estamos sujetos a los vaivenes de esta variación ambiental y a las relaciones que mantenemos con otras entidades biológicas. Este es exactamente el mismo problema que analizó Darwin y que le llevó a formular la teoría de la selección natural, a partir de explicar la adaptación de las especies de pinzones a los distintos ambientes de las islas Galápagos.

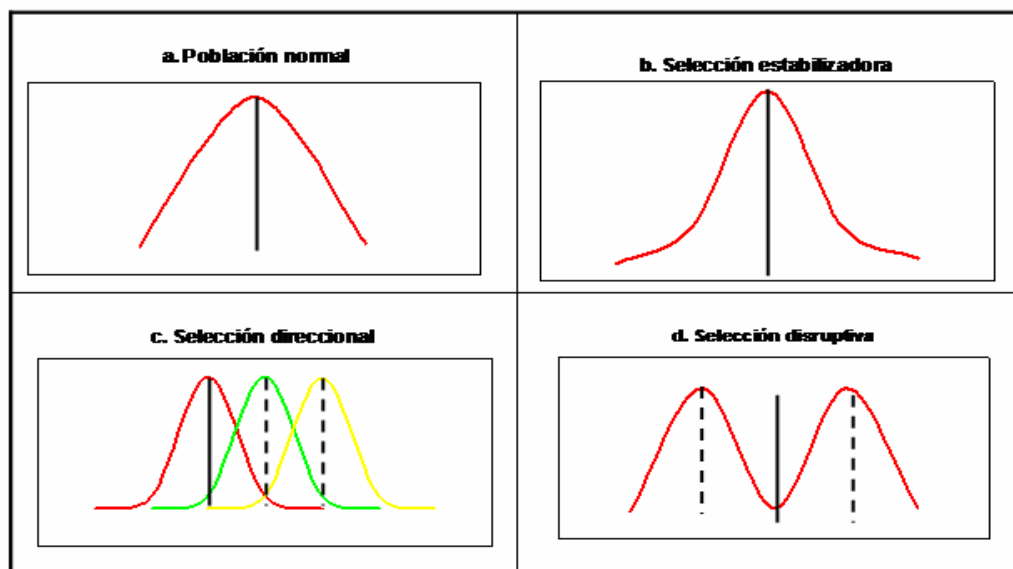
### **La selección natural, la adaptación biológica y el origen de las adaptaciones/caracteres**

La selección natural, por el contrario, goza de evidencia experimental sólida que hasta el momento la deja como la única fuerza capaz de explicar la adaptación biológica (adaptación/transformación) de las poblaciones a su entorno; además, esta fuerza sí es compatible con la herencia clásica mendeliana y otras variantes genéticas. Se trata también de una idea sencilla que opera en sentido opuesto al mecanismo lamarckiano; es decir, en lugar de ser los organismos los que guían al menos parte de su propia evolución con base en su esfuerzo individual, en el darwinismo (corriente en biología que basa sus explicaciones en la selección natural y la teoría de la ascendencia común) la dirección del cambio adaptativo se impone desde el exterior, desde el ambiente o bien desde otras formas vivientes y de los virus. Los organismos no podemos hacer nada, absolutamente nada, biológicamente hablando, ante los cambios ambientales; sólo poseemos las características con las cuales nacimos y no más. Entonces, la adaptación biológica pasa por la eliminación de todos aquellos individuos que no tienen características que les permitan competir en la lucha por la vida, que se lleva a cabo sobre todo y con mayor fuerza, contra los miembros de su misma población, de su misma especie. Así, la selección sería una fuerza natural creativa, en

tanto que es capaz de distinguir aquellos organismos que exhiban cualquier pequeña variación, con base genética, que si le confiriese alguna ventaja al organismo, por mínima que sea, para poder sobrevivir más que los demás y poder dejar mayor número de hijos (sus genes en la población), haría que la variación fuera preservada y transmitida preferentemente a las siguientes generaciones, siempre y cuando, la presión ambiental, también conocida como presión de selección, se mantenga apuntando en la misma dirección (por ejemplo, la sequía en el caso de las jirafas). De lo contrario, se desplazaría la ventaja hacia organismos con otro tipo de ventajas y serían otros los individuos sujetos a selección y la evolución adaptativa llevaría una dirección completamente distinta.

Sin embargo, la adaptación como proceso poblacional guiado por la selección natural inducida por el ambiente, es de tipo determinista y no azaroso. En esta última, sólo unos individuos son exitosos; sólo esos pocos, dejan mayor número de descendientes (eficacia biológica) y con ellos, propagan sus alelos por la población para que en cada generación se incremente gradualmente la frecuencia de esos alelos en la misma. Por lo anterior, sugiero que la adaptación biológica sea redefinida como el incremento de ciertas frecuencias o proporciones de alelos en la estructura genética de las poblaciones, directamente proporcional a la presencia de ciertos rasgos fenotípicos ventajosos en los individuos de la misma, lo que además no es azaroso, sino que presenta una relación dependiente con el medio biótico o abiótico en donde esa población se encuentra. Así, la adaptación biológica sería uno de los aspectos de la llamada microevolución.

Vale la pena mencionar que la visión antigua de los teólogos naturales sobre la adaptación como caracteres que exhiben los organismos, que les permiten vivir en un ambiente, también sigue vigente y a veces se sobrepone con la visión poblacional (adaptación biológica), lo cual dificulta un poco su comprensión. Como la selección natural es la fuerza responsable del incremento adaptativo de las frecuencias alélicas en las poblaciones, entonces también es responsable de las adaptaciones/caracteres que presentan los organismos de cada especie al hábitat en que se desenvuelve; por eso, los caracteres cuyo origen sea adaptativo, son útiles para llevar a cabo una función específica. Muchas de estas adaptaciones/caracteres también cobran importancia para poder identificar y definir algunas especies por parte de los biólogos. Luego, es indudable el papel que juega la selección natural en el sostenimiento de la diversidad y riqueza de especies en el planeta. No obstante, hay que evitar caer en la trampa de adscribir a la selección la presencia de todos los caracteres en los organismos, pues no siempre es la causa eficiente (Rojas-Martínez *et al.* 2009).



**Fig. 1.** Tipos de selección natural. **A)** Población que se distribuye de modo normal con respecto a un gradiente de variación morfológica. **B)** Efecto de la selección estabilizadora. **C)** Efecto de la selección direccional. **D)** Efecto de la selección disruptiva. La línea continua representa la media poblacional ancestral de un carácter, mientras que las líneas discontinuas representan las nuevas medias poblacionales después de los efectos de los distintos tipos de selección.

Como ya vimos, en virtud de que los cambios ambientales no son predecibles, tampoco es posible predecir las adaptaciones/caracteres que habrán de aparecer en las poblaciones naturales, pues tampoco son predecibles el tipo y escala de las mutaciones que pueden aparecer en una población y que originan variantes alélicas en los genes (loci) con mayor o menor eficiencia funcional. De ahí que la evolución tenga un componente azaroso y que nos confunda a veces al tratar de entenderla.

### La selección artificial

Darwin fue suficientemente perspicaz para poder entender que las modificaciones que inducen artificialmente los criadores de animales domésticos, así como los agricultores y horticultores, a lo largo de varias generaciones de crianza y domesticación, son el resultado de un proceso similar al de la selección natural. De tal suerte que decidió llamar al proceso inducido por el hombre con el nombre selección artificial y en ausencia de experimentos, en aquella época, que demostrasen directamente la acción de la selección en la adaptación de las poblaciones naturales, recurrió a la enorme cantidad de evidencias generadas por las disciplinas agropecuarias y por criadores profesionales. De esa manera es que Darwin trató de convencer a los lectores del *Origen de las especies* (Darwin 1859; ver capítulos I, II y III) de que si la selección artificial había logrado producir tal cantidad de razas y variedades domésticas de manera efectiva, entonces, ¿de qué no sería capaz la selección natural, si cuenta con el enorme campo experimental que es la naturaleza y dispone, además, de todo el tiempo del mundo para hacerlo? Sin duda,

la idea que él quería inducir en la mente de los lectores con esta analogía, era la del “origen de toda la diversidad de especies del mundo biológico” (Sagan 2000). Así, selección natural y artificial serían, vistas por Darwin, como dos variantes de una misma fuerza modeladora de las adaptaciones/caracteres, de la adaptación biológica y del origen de las especies.

### Tipos de selección

Vamos a ver casos generales de los diferentes tipos de la selección natural tal como los biólogos consideramos que operan en las poblaciones naturales. Primero, es necesario que nos imaginemos una población que se distribuye a lo largo de una curva normal, en donde la mayor parte de sus individuos se encuentra dispuesta en el centro (los individuos con características promedio) y que conforme nos alejamos del centro hacia los extremos, la cantidad de individuos disminuye proporcionalmente, hasta volverse cero (Fig. 1a). Podríamos poner como ejemplo el carácter talla de una especie de pinzones, la llamada mediana de suelo o *Geospiza fortis*. La selección balanceadora o estabilizadora se presenta cuando el ambiente permanece relativamente estático y la población se mantiene en un mismo pico adaptativo de manera prolongada. En este caso, la selección favorece a los organismos que no presentan variación con respecto a las características promedio de la población, es decir, con respecto de aquellos que están bien adaptados. Los individuos que están en los extremos, los de talla pequeña y talla grande, no son exitosos para dejar hijos. Cualquier modificación genética que pudiera aparecer en un alelo, que al expresarse, hiciera disminuir o agrandar la talla del

organismo, lo deshabilitaría para seguir compitiendo en la lucha por la vida y sería eliminado o no dejaría descendientes, que es como se mide la verdadera supremacía al interior de las poblaciones. De esta manera, podemos decir que la selección estabilizadora mantiene a las poblaciones sin cambiar, al paso de las generaciones, al menos en lo concerniente a ciertos caracteres (Fig. 1b), siempre y cuando, las presiones ambientales se mantengan estables. Este podría ser el caso de muchas de las llamadas, especies o géneros pancrónicos (como *Limulus*), que aparentemente se han mantenido sin cambios morfológicos a través de millones de años, según lo demuestra la evidencia fósil.

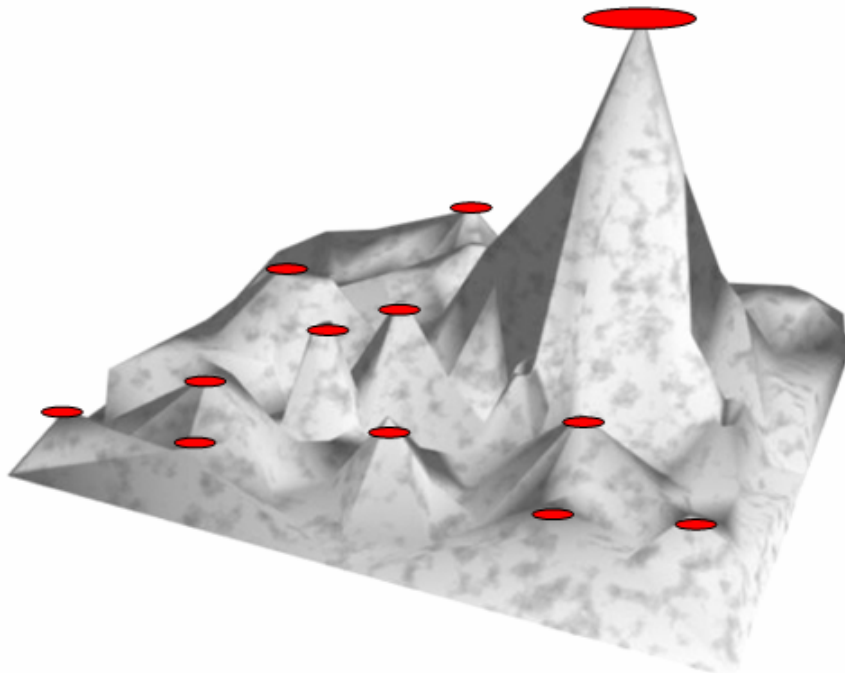
La selección direccional, por su parte, hace que el pico adaptativo en el que se encuentra una población se desplace en una dirección particular, favoreciendo a los organismos cuyas características se encuentran distribuidas en uno de los dos extremos. Esto sucede debido a los cambios ambientales que obligan a la población a adaptarse, a fuerza de preservar a los individuos ventajosos y eliminar a todos los que no son aptos; esta es básicamente la idea principal de ideó Darwin, que ya describimos anteriormente. El patrón resultante es el de una evolución de tipo filético, es decir, una población que cambia constantemente y se transforma adaptativamente, pero no forma especies nuevas. Después de varias generaciones reproductivas sobre las que se ejerza la selección, la población tendría una talla promedio distinta; por ejemplo, pasar de una población de pinzones de talla mediana a otra de talla grande, como de hecho pasó en las Galápagos, a causa de una sequía duradera en el periodo 1976-1978, con recurrencias en 1980 y 1982, según lo demostró Peter R. Grant (1991). Pero si varios caracteres fuesen objeto de selección al mismo tiempo, entonces el resultado sería una población morfológicamente muy diferente con respecto de las características de la población original. Sin embargo, dado que nunca se presentó una separación al interior de la población, que a su vez causara una bifurcación en el linaje de ancestros y descendientes, entonces, se consideraría que sigue siendo sólo una y la misma población, o sea, la misma especie, *Geospiza fortis* (Fig. 1c). De aquí, resulta obvia la necesidad de que una población se fragmente o se distribuya en un gradiente ecológico (clinas) o a lo largo de un área geográfica determinada, para que la selección natural pudiera reforzar adaptativamente la variación que ha de separar dos o más especies, por acoplamiento a las distintas condiciones del

medio o bien, para jugar papeles ecológicos distintos. La especiación, el surgimiento de nuevas especies a partir de una ancestral, es uno de los tres componentes indispensables del proceso evolutivo. De otra manera, no existirían la diversidad, ni la riqueza de especies del mundo.

Finalmente, la selección disruptiva es un tipo especial de selección direccional, que procede en dos rumbos opuestos, es decir, bidireccionalmente. Aquí, los organismos ventajosos corresponden a los dos tipos que, por sus características, se ubican en los extremos de la población. Este tipo de selección también es impulsado por modificaciones contrastantes del medio y los organismos no aptos, son los que exhiben caracteres promedio (los que ante un ambiente estable eran los afortunados), por lo que su frecuencia disminuye significativamente (Fig. 1d). En este caso, la selección adaptativa promueve la ocupación de distintos nichos ecológicos, o sea, a realizar funciones distintas en un mismo hábitat, lo que contribuye notablemente a la formación de especies. En nuestro ejemplo hipotético de pinzones, se favorecerían sólo los de talla pequeña y grande, en detrimento de los medianos.

### **El balance cambiante, una teoría integradora de la evolución adaptativa**

La aportación de Darwin es invaluable al haber imaginado (inventado) la teoría de la selección natural. No obstante, la visión moderna de la evolución requiere de integrar esa idea con otras que aparecieron en el siglo XX e incluso, con las que estén por venir; es apropiado recordar aquí, que la ciencia progresa. En este contexto, es que analizaremos brevemente las contribuciones del genetista de poblaciones estadounidense Sewall Wright (1889-1988). Wright se formó profesionalmente en biología y genética, a principios del siglo XX, obteniendo los tres grados académicos oficiales: licenciatura, maestría y doctorado. Después, en 1915, obtuvo un empleo como genetista de producción animal en el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América. Ahí, contribuyó particularmente a dar continuidad a experimentos de cruza consanguíneas, endogámicas o intrafamiliares, permanentes de cuyos o conejillos de indias, que habían comenzado desde 1906. Wright continuó con los experimentos hasta su separación de ese empleo en 1925, año en que se volvió profesor de la Universidad de Illinois en Chicago (Provine 1986).



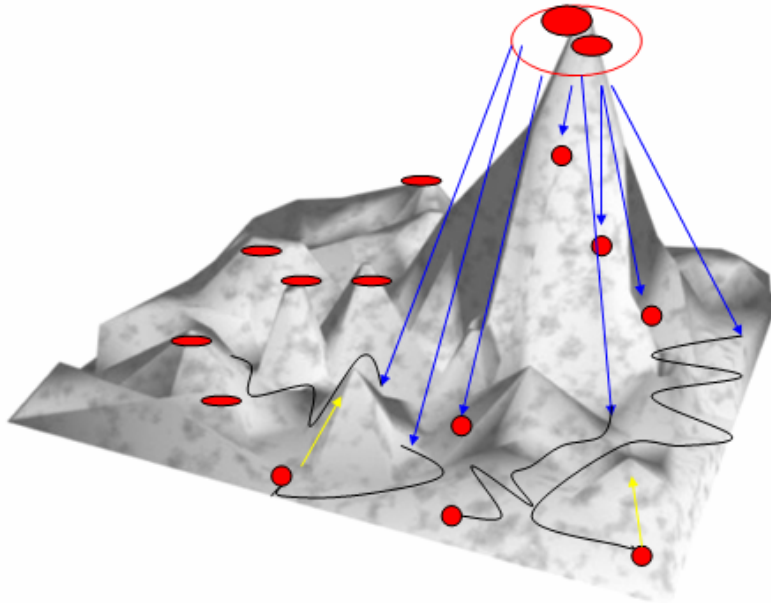
**Fig. 2.** Paisaje adaptativo. Los picos representan zonas de adaptación regidas por la selección natural y ocupados por las especies biológicas (óvalos en color rojo). Cuanto más intensa sea la selección, más alto será el pico. Los valles o depresiones corresponden a zonas de desadaptación.

Los resultados de esas casi dos décadas de experimentación de linajes de familias consanguíneas arrojaron gran cantidad de datos interesantes. Además de lo tradicionalmente esperado en cruza endogámicas, es decir, acumulación excesiva de alelos recesivos que condujeran a una multitud de problemas hereditarios, por pérdida generalizada de la variación sobre la que trabaja la selección (la llamada depresión por endogamia), también hubo pocas familias cuyos integrantes nunca tuvieron ningún tipo de problema; mantuvieron el mismo vigor para caracteres tales como la longevidad, el número de hijos viables, misma tasa de mortandad juvenil y misma resistencia a patógenos, entre otros. Asimismo, esas familias endogámicas presentaban nueva variación en la talla, color o tipo de pelaje y, en algún caso, variaciones anatómicas considerables, tal como un dedo adicional en las cuatro patas (Provine 1986). Tales familias consanguíneas no sólo evadieron la temida depresión por endogamia y mantuvieron su mismo vigor, sino que además, generaron patrones de variación que antes estaban ocultos por efecto de la reproducción azarosa (entre individuos no emparentados) y la fuerza cohesiva y homogeneizadora de la selección natural balanceadora, que como hemos visto, se presenta cuando el ambiente permanece estático (en este caso, las condiciones del cautiverio). Era evidente que la endogamia, tan mitificada por todos, de la que siempre se han exagerado sus aparentes efectos hereditarios nocivos por acumulación de alelos recesivos, era

también causa del surgimiento de variación oculta, precisamente por establecer nuevas combinaciones de ese tipo de alelos y, lo más importante, sin que necesariamente se perdiera vigor en los distintos rasgos de las familias endogámicas.

Con toda esa experiencia como criador de animales, Wright alcanzó a percibir la misma idea que Darwin tiempo atrás: que la biodiversidad natural y la generada artificialmente de manera controlada por la domesticación, cultivo y crianza profesional de plantas y animales, eran dos caras del mismo proceso evolutivo en las formas vivientes (Provine 1986). Así, en 1932, Wright imaginó un nuevo modo en que procedía la adaptación biológica y la especiación, incorporando varios factores, además de la fuerza modeladora de la selección natural. A esta explicación unificadora le llamó la teoría del balance cambiante en la evolución (en inglés *shifting balance theory of evolution*).

Veamos cómo presentó su teoría. Primero, concibió al ambiente como un arreglo espacial heterogéneo, en el que cada especie estaba distribuida ocupando un pico adaptativo (entendido como hábitat) particular, a lo largo y ancho de un paisaje topográfico de elevaciones y depresiones del relieve (Fig. 2). Después, redefinió la evolución como el paso de una población de un pico adaptativo a otro. Para esto, era necesario emplear varios factores de cambio y la selección natural de manera alternada. Él supuso que aun cuando una población/especie se encontrara ocupando un pico alto, en donde la



**Fig. 3.** Caída de las subpoblaciones endogámicas desadaptadas desde un pico adaptativo y colonización de algunos nuevos, después de vagar (deriva alélica) por los valles. Si no pueden colonizar otro pico, pronto se extinguirán. En el pico original quedaron subpoblaciones que no se desadaptaron.

implacable selección estabilizadora elimina toda variante individual, que apareciera por mutación y que no tuviera caracteres promedio para considerarla apta para ese hábitat, la población se podría subdividir en grupos pequeños de manera reproductiva, si sus integrantes se comportaban endogámicamente. Este tipo de cruces entre parientes cercanos, favorecería la acumulación de alelos recesivos de manera rápida y, a su vez, se generarían nuevas interacciones entre éstos. De este modo, las pequeñas subpoblaciones se desadaptarían del pico y, literalmente, caerían hasta los valles, escapando así a la acción purificadora de la selección estabilizadora (Fig. 4). Una vez en los valles, las subpoblaciones, provistas de nueva variación morfológica, ya no estarían sujetas a los otros factores evolutivos distintos de la endogamia (mutación y migración), ni a la selección, sino que estarían vagando o simplemente, estarían a la deriva, por lo que su supervivencia o posible desaparición, por estar desadaptada, se debía totalmente al azar; de ahí el concepto de deriva genética, que no es una fuerza evolutiva, ni un factor evolutivo y que mejor debiéramos llamar deriva génica y todavía mejor, deriva alélica, precisamente por ser las interacciones nuevas entre estas alternativas génicas las responsables de los patrones de variación novedosos (además, genética es el nombre de una disciplina biológica, que por cierto, no va a la deriva, sino que avanza sólidamente).

Después, si las pequeñas subpoblaciones no desaparecen y si alguna tuviera la suerte de derivar hasta las faldas de un nuevo pico adaptativo en el que las características que

exhibe, debido a que la combinación alélica particular que posea, le hacen apta para ese nuevo hábitat, la selección direccional sería capaz de distinguirla inmediatamente y volvería a ejercer presión sobre ésta, hasta llevarla a la cima de ese pico (Fig. 3), aprovechando sus nuevas adaptaciones/caracteres. Así, la nueva población, se habría fragmentado, desadaptado, vagado, readaptado y especiado (proceso que abarca dos de las tres fases de la evolución). Pero además, cruces posteriores con algunos individuos inmigrantes de otros picos adaptativos favorecerían la restitución de algunos alelos dominantes, lo que tendría el efecto de relajar cualquier efecto residual debido a la depresión por endogamia, en caso de que ésta se presentase (Wright 1932). La nueva especie no tendría por qué tener menor vigor que la especie parental y se mantendría indefinidamente en su nuevo pico, gracias a nueva selección estabilizadora, hasta que el proceso se volviera a presentar otra vez, formando nuevas especies, eventualmente. Sin embargo, debe notarse que si la población durante su tránsito por los valles no se lograra readaptar, que es lo más probable, se extinguiría (la tercera fase del proceso).

Por lo anterior, la propuesta de Wright es integradora y requiere la interacción de los factores evolutivos: mutación, endogamia y migración o flujo alélico, en combinación con la fuerza creativa de la selección natural. La deriva alélica debida a la endogamia, el elemento más innovador de Wright (que también se puede deber a la reducción drástica y catastrófica del tamaño poblacional en el transcurso de una generación, lo

que necesariamente conduce a la reproducción endogamia de los sobrevivientes), sería el componente azaroso del proceso evolutivo, mientras que la selección el componente determinista en el proceso de adaptación biológica.

Resulta obvio que esta teoría permite explicar los tres aspectos de la evolución comentados al inicio del texto. No obstante, hay que insistir en que las ideas científicas progresan y todavía estamos lejos de tener una teoría verdaderamente unificada que abarque a todos los procesos, a la fuerza de la selección y a otros factores que intervienen en la adaptación biológica, en la especiación, en la extinción e, incluso, en la aparición de novedades evolutivas y grandes grupos biológicos; por ejemplo, el origen del gran linaje de las células eucariontes. Este problema macroevolutivo y su causa lo trataré en algún otro lugar.

### Agradecimientos

A Claudia Coronel Olivares por la lectura crítica que hizo de la primera versión de este texto.

### REFERENCIAS

- Bowler, P.J. 1983. *The eclipse of Darwinism*. The Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore.
- Darwin, C. 1997 (1859). *El Origen de las Especies*. UNAM, México, D. F.
- Grant, P.R. 1991. Natural selection and Darwin's finches. *Sci. Am.* 265: 82-87.
- Lamarck, J.B. 1971 (1809). *Filosofía Zoológica*. Mateu, Barcelona.
- Lewontin, R.C. 1980. Theoretical population genetics in the evolutionary synthesis. *En*: Mayr, E. y Provine, W.B. (eds.) *The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Provine, W.B. 1986. *Sewall Wright and Evolutionary Biology*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Rojas-Martínez, A., Iturbe, U. y Noguera-Cobos, O. 2009. Adaptaciones, interacciones y ...amensalismo: ¿cómo aparece una interacción negativa? *Herreriana* 5(1): 4-6.
- Sagan, C. 1980. *Cosmos. Capítulo I. Una Voz en la Fuga Cósmica*. Serie de televisión. Cosmos Studios, EUA.
- Wright, S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proc. Sixth Internatl. Cong. Genet.* 1: 356-366.

### Información del Autor

*Ulises Iturbe* es biólogo, candidato al grado de doctor. Se desempeña como Profesor Investigador Asociado, UAEH, México. También ocupa el cargo honorario de Coordinador Adjunto de la Licenciatura en Biología. Sus intereses profesionales se centran en la historia de la biología, particularmente de la evolución, la estructura de las teorías evolutivas, el origen y la evolución temprana de la vida. Imparte las cátedras de Historia de la biología, Biología de procariontes, Evolución y Teorías evolutivas contemporáneas (UAEH). Es miembro de *ISSOL-The International Astrobiology Society* y de la *International Society for the History, Philosophy, and Social Studies of Biology (ISHPSSB)*. Es editor asociado de *Herreriana*, revista de divulgación de la ciencia, que se edita en la UAEH (<http://www.uaeh.edu.mx/investigacion/biologia/herreriana.htm>).