



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

00387

2

POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS

LA CONTROVERSIA ENTRE LA TEORÍA DEL
EQUILIBRIO PUNTUADO Y EL NEODARWINISMO

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS
PRESENTA
ALBERTO VLADIMIR CACHÓN GUILLÉN

DIRECTORA DE TESIS:
DRA. ANA ROSA BARAHONA ECHEVERRÍA

m.- 314922

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

MÉXICO, D.F.

FEBRERO DE 2003

I



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

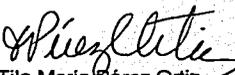
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 13 de enero de 2003, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado del Doctorado en Ciencias del alumno(a) **Alberto Vladimír Cachón Guillén**, con número de cuenta 81571727 y número de expediente 0, con la tesis titulada: "**La controversia entre la teoría del equilibrio puntuado y el neodarwinismo.**", bajo la dirección del (la) **Dra. Ana Rosa Barahona Echeverría**.

Presidente:	Dr. Sergio Rafael Cevallos Ferriz
Vocal:	Dr. Francisco J. Ayala
Vocal:	Dr. Carlos López Beltrán
Vocal:	Dra. Marisol Montellano Ballesteros
Secretario:	Dra. Ana Rosa Barahona Echeverría
Suplente:	Dra. Ana Luisa Carreño
Suplente:	Dr. Juan Nuñez Farfán

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 31 de enero de 2003


Dra. Tila María Pérez Ortiz
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Este trabajo fue realizado gracias a los apoyos financieros que recibí, durante toda la duración de mi posgrado, por parte del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y de la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM. Sin el apoyo de estas dos becas no hubiera sido posible llevar a cabo mi Doctorado. Tengo una gran deuda de gratitud con el CONACYT y con la UNAM, que espero poder resarcir con el ejercicio de mi profesión y mi trabajo de investigación en beneficio de mi país y de la Universidad, a la que le debo toda mi formación profesional.

Pero este proyecto de investigación tampoco hubiera sido posible sin la dirección y el apoyo que me brindaron, a lo largo de todos mis estudios de Doctorado, los integrantes de mi Comité Tutorial:

- Dra. Ana Rosa Barahona Echeverría, de la Facultad de Ciencias
- Dra. Ana Luisa Carreño, del Instituto de Geología
- Dr. Sergio Rafael Cevallos Ferriz, del Instituto de Geología

La controversia entre la teoría del equilibrio puntuado y el neodarwinismo

A Euge

7

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Agradecimientos

Estoy en deuda con numerosas personas, sin cuya ayuda no hubiera sido posible este trabajo. De manera particular debo agradecer a Ana Barahona, quien no sólo dirigió mi proyecto de investigación, sino que me guió y me apoyó durante todo el posgrado, de una manera que hizo que esta investigación siempre resultara apasionante y fructífera. Le debo mucho más que el haber dirigido esta tesis, pues también fue mi principal guía en los campos de la evolución y de la filosofía y la historia de la ciencia. Fue una suerte enorme que haya aceptado ser mi tutora, que me haya permitido aprenderle tanto y el que, con el tiempo, ganara su amistad.

Tengo una gran deuda, también, con Ana Luisa Carreño, Sergio Cevallos y Marisol Montellano, del Instituto de Geología. Sin su ayuda, su paciencia y sus valiosas sugerencias no hubiera podido emprender la investigación de esta controversia en la cual la paleontología ha desempeñado un papel central.

Pero incluso antes de poder contar con la valiosa dirección de Ana Luisa, Sergio y Marisol a lo largo de todo el doctorado, tuve la suerte de recibir ayuda de otros paleontólogos que me guiaron durante el diseño del anteproyecto. En esta primera etapa, previa a mi ingreso formal al posgrado, fue fundamental la guía y el amable apoyo de Pedro García, de Francisco Sour y de Sara Quiroz. A los tres les debo el haberme ayudado a dar el primer paso y el haber confiado en mí, cuando yo aún no había podido ofrecer ningún resultado que me hiciera merecedor de esa confianza.

En el tema de la teoría evolutiva recibí ayuda y consejos valiosos de Juan Núñez Farfán y de Daniel Piñero. Gran parte del enorme gusto e interés que tengo por el estudio de la evolución se los debo a ellos dos, a sus artículos y a sus clases en la Facultad.

Tengo otra deuda importante con Edna Suárez, que me apoyó durante todo el proceso con la parte histórica, filosófica y metodológica de la investigación. Ha sido maravilloso poder trabajar con Edna y aprender de ella. Espero poder hacerlo de nuevo en el futuro.

Cuando inicié este trabajo no sabía si, en el transcurso del mismo, lograría discutir sobre la controversia directamente con alguno de sus protagonistas más importantes. Sin embargo, gracias a la amable intervención de Juan Núñez logré entrevistarme con el profesor Douglas J. Futuyma, a quien agradezco que me haya ayudado a aclarar dudas y a comprender mejor su propia posición en el debate y los alcances de su propuesta teórica. Asimismo, gracias a Ana Barahona pude entrevistarme con el profesor Francisco J. Ayala y obtener su aceptación para participar en mi examen de grado. En medio de todas sus ocupaciones en la Universidad de California, en Irvine, y sin importar la distancia, el Dr. Ayala no sólo revisó minuciosamente mi trabajo, sino que me ayudó con importantes sugerencias y comentarios. Le debo toda mi gratitud y admiración por su excelente disposición y su muy valiosa ayuda.

Otra persona que sin importar la distancia dedicó muchas horas a revisar mi trabajo fue Carlos López Beltrán, quien aceptó revisar mi tesis a pesar de hallarse en ese momento en medio de una estancia de investigación en el Instituto Max Planck, en Berlín. Agradezco enormemente a Carlos el esfuerzo y la atención que puso en mi trabajo a pesar de hallarse tan lejos y tan ocupado.

Además de los investigadores a quienes he mencionado, también he aprendido y disfrutado mucho al hablar y discutir sobre los temas que abarca esta tesis —y otros muchos— con mis compañeros de la Facultad, particularmente con Susana Vivar, Layla Michán, Martín Bonfil (quien me proporcionó amablemente varios artículos que luego me resultaron muy útiles), Gisela Mateos y Vivette García. A todos ellos les agradezco las muchas y muy agradables horas que hemos pasado platicando sobre la ciencia.

Por último, le debo mi gratitud a Euge, que me apoyó incondicionalmente durante toda la elaboración de esta tesis. Sin su comprensión, su compañerismo y su cariño nunca la habría terminado.

Contenido

Resumen	xi
Abstract	xii
Introducción	xiii

Parte I: Los antecedentes

1 Antecedentes históricos del gradualismo en la evolución	2
1.1 Las ideas de Darwin sobre el ritmo de la evolución y el gradualismo	2
1.2 Las críticas hechas a Darwin sobre su idea de gradualismo	5
1.3 La polémica entre biometristas y mendelianos	9
2 El problema de la interpretación del registro fósil	12
2.1 Las ideas de Darwin sobre el registro fósil	12
2.2 Las críticas hechas a Darwin sobre su interpretación del registro fósil	15
2.3 ¿El registro fósil es inadecuado, o incompleto?	18
2.3.1 ¿Qué tan completo?	19
2.3.2 ¿Qué tan adecuado?	21
3 El gradualismo y el adaptacionismo en la elaboración y endurecimiento de la nueva síntesis evolutiva	25
3.1 Las dos fases de la síntesis evolutiva	26
3.2 La genética evolutiva de Theodosius Dobzhansky y la colección <i>Columbia Biological Series</i>	27
3.3 Las ideas de George Gaylord Simpson sobre el tiempo y modo en la evolución	30
3.4 El núcleo firme de la síntesis moderna	35
3.5 El <i>endurecimiento</i> de la nueva síntesis evolutiva	37
4 Las teorías de especiación peripátrica y de cohesión del genotipo de Ernst Mayr como antecedente directo de las ideas sobre especiación del equilibrio puntuado	50
4.1 La especiación peripátrica	51
4.2 La cohesión del genotipo	54
4.2.1 Evidencia a favor de la cohesión del genotipo	55
4.2.2 Los mecanismos teóricos para la cohesión del genotipo	56

Parte II: La controversia en torno a la teoría del equilibrio puntuado

5 El surgimiento de la teoría del equilibrio puntuado	59
5.1 El artículo de 1972	59
5.2 La evolución de <i>Phacops rana</i>	72

5.3	Comienza la polémica dentro del ámbito de la paleontología	73
5.3.1	Primeros artículos dirigidos a reivindicar el gradualismo	74
5.3.2	Primeros artículos que apoyaron la teoría del equilibrio puntuado	78
6	El desarrollo de la teoría del equilibrio puntuado	80
6.1	Gould y Eldredge aplican el equilibrio puntuado a los homínidos	80
6.2	El surgimiento del término <i>selección de especies</i>	81
6.3	El artículo de 1977	83
6.3.1	La teoría especiacional de la macroevolución	87
6.3.2	La reivindicación del papel de la paleontología en la producción de teorías evolutivas propias	92
6.3.3	Hacia una filosofía general del cambio	94
6.3.4	Sugerencias para un programa de investigación	96
6.4	La radicalización de la teoría	98
6.5	Las diferentes fases de la teoría del equilibrio puntuado	109
6.5.1	Las dos versiones de la teoría, según Ernst Mayr	110
6.5.2	Las versiones contrastantes que identifica Antoni Hoffman	110
6.5.3	Las diferentes fases de la teoría, según Michael Ruse	113
7	El desarrollo de la controversia	116
7.1	El contexto histórico de la polémica	116
7.2	La polémica en <i>Nature</i>	122
7.2.1	El equilibrio puntuado irrumpe en <i>Nature</i>	123
7.2.2	El capítulo de la polémica en torno a los moluscos del lago Turkana	127
7.2.3	Sean bienvenidos los paleontólogos a la <i>mesa alta</i> de la evolución	137
7.3	La polémica en el <i>New York Review of Books</i>	152
7.4	La controversia con Daniel Dennett	154
7.5	Las posiciones del neodarwinismo ortodoxo: John Mynard Smith, George C. Williams y Richard Dawkins	166
7.6	La intervención de Ledyard Stebbins y Francisco J. Ayala	179
7.7	Los puntos de acercamiento y de discrepancia con Sewall Wright	183
7.8	Las coincidencias y discrepancias con Ernst Mayr	184
7.9	La propuesta de Douglas J. Futuyma	186
7.10	Sobre los protagonistas de la controversia	188
8	Pruebas y dificultades empíricas del equilibrio puntuado	190
8.1	Algunos ejemplos adicionales de evidencia empírica a favor	190
8.2	Las dificultades empíricas para poder validar o descartar la teoría	197
9	¿Sigue vigente la teoría del equilibrio puntuado?	201
9.1	La teoría dentro de las páginas de <i>Paleobiology</i> y <i>Evolution</i>	201
9.2	La vigencia del equilibrio puntuado en otras publicaciones científicas	207
9.3	La teoría del equilibrio puntuado en los libros de divulgación científica	210

Parte III: La teoría del equilibrio puntuado desde la perspectiva de la filosofía de la ciencia

10 La importancia de los valores epistémicos y de la retórica en la controversia 212

- 10.1 Valores epistémicos y culturales de los principales protagonistas 212
- 10.2 Las herramientas retóricas empleadas en la controversia 219
 - 10.2.1 Los recursos retóricos de Eldredge y Gould 220
 - 10.2.2 Los recursos retóricos de los neodarwinistas 226

11 ¿Ha constituido la teoría del equilibrio puntuado un nuevo paradigma? 230

- 11.1 El caso del nuevo paradigma en los niveles sociológico y ontológico 231
- 11.2 ¿Cuáles han sido los atractivos del equilibrio puntuado? 232
- 11.3 El caso del nuevo paradigma en los niveles psicológico y epistemológico 237

12 La transición de la teoría del equilibrio puntuado hacia una teoría de rango medio 239

- 12.1 Primer factor 241
- 12.2 Segundo factor 241
- 12.3 Tercer y cuarto factores 245

Conclusiones 250

Anexo1 258

Anexo 2 259

Referencias bibliográficas 264

RESUMEN

La teoría del equilibrio puntuado y la polémica en torno suyo han cumplido ya treinta años de vida. El objeto de esta tesis es mostrar cómo surgió y de qué manera se desarrolló esta controversia, así como analizar las principales ideas —y sus implicaciones— que han sido debatidas. Pero no sólo eso: esta tesis también pretende analizar las implicaciones para la filosofía de la ciencia de esta controversia, así como la situación actual de la misma y lo que puede preverse para un futuro próximo.

En la primera parte se analizan los antecedentes históricos de las posiciones que entraron en polémica con la teoría del equilibrio puntuado (gradualismo vs. cambios discontinuos), así como los orígenes de las ideas sobre especiación que adoptaron Gould y Eldredge. En la segunda parte se analiza el contenido de la teoría del equilibrio puntuado, cómo ha ido cambiando esta teoría a lo largo del tiempo, y cómo se dio la controversia con los autores neodarwinistas. Por último, en la tercera parte de la tesis se analiza el tema desde la perspectiva de la filosofía de la ciencia: cuáles han sido los valores epistémicos y las herramientas retóricas empleadas en la controversia, en qué medida puede decirse que el equilibrio puntuado ha constituido un nuevo paradigma y, finalmente, en qué se ha convertido esta teoría a treinta años de su formulación inicial.

En el capítulo 7 se analiza la polémica en la revista *Nature* y se concluye, al final del mismo, que la controversia parece haberse diluido a principios de los años noventa, lo cual no impidió algunos enfrentamientos posteriores en el *New York Review of Books*. Sin embargo, y dado que este último sitio no es una publicación científica, se busca responder a la siguiente pregunta: ¿Sigue vigente la teoría del equilibrio puntuado y la controversia en torno suyo dentro de las revistas científicas?

Para poder responder a esta interrogante, en el capítulo 9 se analiza la cantidad de ocasiones en que esta teoría ha sido empleada en el texto de artículos publicados por las revistas especializadas *Evolution* y *Paleobiology*, desde 1975 y hasta el año 2000. El resultado de este análisis es que el promedio de artículos con citas a la teoría, visto de manera conjunta, ha sido de 38 cada cinco años y que este promedio se ha mantenido a todo lo largo del período estudiado, si bien el carácter de las referencias sí ha cambiado.

A partir de estos datos se concluye que: (1) La teoría del equilibrio puntuado ha permanecido viva, desde su surgimiento y hasta ahora, a través de referencias en las páginas de –por lo menos– estas dos revistas especializadas; (2) sin embargo, el interés por la misma ha declinado, ya que la gran mayoría de las citas no se refieren a artículos que traten directamente sobre el tema, ya sea respaldando o rechazando el modelo puntuado. En otras palabras, aunque la teoría ha permanecido, la polémica entre ésta y el neodarwinismo ha perdido tanto intensidad como presencia en ambas publicaciones.

Esta segunda conclusión exige una explicación. Si continúa viva la teoría, ¿por qué la controversia ha disminuido? En el capítulo 12 se presenta una hipótesis que busca explicar el porqué de esta situación. En este capítulo final se concluye que el equilibrio puntuado ha derivado en la actualidad en una *teoría de rango medio*, en parte porque sus autores se fueron replegando con el tiempo hacia posiciones menos extremas, en parte también porque sus principales propuestas teóricas fueron asimiladas en el *cinturón protector* de ideas auxiliares de la teoría sintética de la evolución, y en parte debido a las dificultades empíricas con que se han topado los paleontólogos para poder validar la teoría a partir de la evidencia del registro fósil.

En las conclusiones finales se presentan los beneficios que esta controversia ha aportado a la biología evolutiva y se exploran posibles soluciones teóricas a las diversas interpretaciones del registro fósil aún bajo polémica.

ABSTRACT

The punctuated equilibrium theory is analysed as well as the controversy that has surrounded it. In Part I it is shown the origin of the ideas that later would enter the controversy. Part II is dedicated to explain the punctuated equilibrium theory and its later development, as well as the controversy itself, mainly in the scientific magazines. Part III is dedicated to explore the punctuated equilibrium debate under the view of the philosophy of science. In the last chapter it is analysed the causes of why at the present time the punctuated equilibrium theory has become a middle-range theory although it was originally presented as a wide range evolution theory. The facts responsible for this transformation are studied. This paper concludes with the benefits the debate has brought to evolutionary biology, and with a vision of what is to be expected in the near future.

KEY WORDS: Punctuated equilibrium, Neodarwinism, fossil record, speciation, phyletic gradualism, middle-range theories.

Introducción

Una parte importante de la historia de la ciencia está formada por las historias de controversias científicas. Esto es particularmente cierto en el caso de la biología evolutiva. Desde que Jean-Baptiste Lamarck postuló la primera teoría de la evolución coherente y plausible, hasta nuestros días, la historia de las teorías evolutivas ha estado marcada por controversias. Lamarck sostuvo una larga polémica con Georges Cuvier en torno a los temas de la evolución y de las extinciones, éste último también se enfrentó con Etienne Geoffroy Saint-Hilaire porque discrepaban en torno al número de arquetipos corporales; Darwin debió enfrentar un sinfín de críticas por su teoría, aunque las controversias personales las asumió, en su lugar, Thomas Henry Huxley, en particular contra Richard Owen; tras la muerte de Darwin los biometristas se enfrentaron con los mendelianos porque sostenían diferentes concepciones sobre las variaciones y su herencia, y durante la conformación de la nueva síntesis evolutiva Ernst Mayr se enfrentó con Richard Goldschmidt en torno al ritmo y el modo en que surgen las nuevas especies.

En algunas ocasiones, las dos teorías en disputa terminaron siendo superadas por una tercer teoría, que lograba emerger a partir de los aciertos y contradicciones de las dos primeras, y como consecuencia directa de los intentos de los protagonistas por apoyar las ideas propias o falsar las del contrario. En otras ocasiones, una de las teorías debatidas lograba salir claramente victoriosa. Finalmente, han existido polémicas en donde no emerge claramente un ganador. No siempre hay suficiente evidencia empírica a la mano, ni predicciones teóricas confirmadas para lograr definir, claramente, la superioridad de una teoría sobre otra. En esos casos las confirmaciones suelen llegar tiempo después de que la controversia ha concluido.

La mayoría de las veces las controversias han sido positivas para el avance de la ciencia. Suelen proveer un impulso extraordinario a los protagonistas del debate, y sirven

para incentivar la búsqueda de evidencias empíricas y diseñar mecanismos para poner a prueba las teorías, o para desarrollar nuevas y mejores hipótesis explicativas.

Pero no siempre una idea triunfa sobre otra sólo por su mayor contenido empírico o por otras ventajas epistémicas. La ciencia no es sólo un asunto de evidencias y teorías, es también, en buena medida, un asunto de persuasión. Y en algunas controversias la persuasión ha desempeñado un papel casi tan importante como el contenido empírico que servía para apoyar o rebatir una teoría, al grado de que, en ocasiones, ha sido el mejor empleo de herramientas retóricas lo que ha definido el desenlace. Un ejemplo de esto último lo tenemos en la controversia que tuvo lugar en el siglo XVII entre Thomas Hobbes y Robert Boyle, y que se debió a la concepción que cada uno de ellos tenía sobre la manera en que debía generarse el conocimiento. Para Boyle, la filosofía natural debía avanzar a través de la experimentación y, por tanto, los cimientos de dicho conocimiento debían estar basados en hechos experimentales. Hobbes, en cambio, pensaba que los procedimientos experimentales no podrían tener nunca el grado de certeza necesario para un conocimiento digno de ser llamado filosofía natural.

Steven Shapin y Simon Schaffer (1985) han mostrado que el éxito de Boyle en esta controversia estuvo basado, sobre todo, en sus estrategias material, social y literaria, sin las cuales no hubiera podido fundarse la ciencia experimental. Se puede decir que Boyle *construyó* sus hechos experimentales, más allá del laboratorio, a través de una práctica retórica en lo discursivo, en lo tecnológico y en lo social que le permitió persuadir a una gran audiencia sobre la veracidad de sus resultados.

De esta manera, el estudio de las controversias científicas no sólo nos permite obtener una mejor comprensión de las ideas debatidas y las circunstancias en que fueron discutidas, sino que, además, nos permite evidenciar importantes aspectos de la dinámica científica, como la manera en que se presentan las nuevas ideas, cómo se enfrentan a las teorías competidoras, de qué forma se establecen bandos o alianzas en torno a una postura unificadora, y qué factores o qué circunstancias son los que permiten, en un momento dado, que se supere una controversia.

Esas son las razones por las que he elegido como tema de este trabajo una controversia científica. Ahora bien, ¿por qué en particular la controversia en torno al equilibrio puntuado, y no cualquier otra?

En primer lugar, porque considero que el estudio de esta polémica —que, hasta donde sé, no se había emprendido antes— contribuirá a comprender mejor algunos

aspectos relevantes de la práctica científica reciente entre un sector de los paleontólogos y los biólogos evolutivos. Durante las tres últimas décadas este debate nos ha mostrado cómo, en una polémica científica, pueden tener mucho peso algunos valores no epistémicos (como, por ejemplo, el interés de los autores de la teoría para reposicionar a su propia disciplina científica), y de qué manera estos factores van entrelazándose en un discurso que contiene tanto herramientas retóricas como argumentaciones teóricas.

En segundo lugar, he elegido esta controversia —que tiene que ver tanto con la manera en que se puede reinterpretar el registro fósil como con el modo en que evolucionan las especies— porque, a través de su estudio, espero contribuir a la mejor comprensión de importantes fenómenos macroevolutivos, algunos de los cuales todavía hoy son objeto de diferentes interpretaciones. En particular, me interesa profundizar en la cuestión de los modos de especiación y en la discusión teórica que el equilibrio puntuado propició alrededor de este tema.

Este debate, además, me parece doblemente interesante porque, en este caso, dilucidar quién tiene la razón ha resultado más difícil que en otras polémicas, en parte debido a las limitaciones empíricas que imponen las características del registro fósil. Y, como buscaré mostrar en el desarrollo de este trabajo, porque a los problemas inherentes a las evidencias fósiles, se han sumado diferencias conceptuales y teóricas, complicadas por aspectos sociológicos, psicológicos y epistemológicos. Todos estos problemas forman parte de la controversia entre equilibrio puntuado y el neodarwinismo, una controversia vigente, aún no resuelta y que, por tanto, es importante que sea adecuadamente comprendida por quienes nos dedicamos a la biología evolutiva.

Para llevar adecuadamente a cabo este estudio me he propuesto los siguientes objetivos: (a) mostrar cuáles fueron los planteamientos iniciales de la teoría del equilibrio puntuado y cuáles son sus antecedentes históricos y teóricos; (b) qué cambios ha experimentado esta teoría a lo largo de su existencia; (c) analizar cómo se ha desarrollado la controversia entre sus partidarios y los neodarwinistas: qué ideas se han debatido, dónde, quiénes han sostenido qué argumentos y qué ha sucedido con esta polémica, en qué terminó o en qué ha devenido; y (d) analizar cómo han influido en la controversia los valores epistémicos y culturales de sus protagonistas, y qué uso de herramientas retóricas han hecho para defender sus posiciones y articular su discurso.

Buscando cubrir estos objetivos y desarrollar mi argumentación de una manera ordenada, he organizado este trabajo en tres partes: en la primera, analizaré los

antecedentes históricos y teóricos tanto de la teoría del equilibrio puntuado como de la noción de gradualismo en la evolución, y el problema de la adecuación del registro fósil.

En la segunda parte mostraré en qué consiste la teoría del equilibrio puntuado, cómo se ha desarrollado, y de qué forma se ha llevado a cabo la polémica entre esta teoría y el neodarwinismo. En esta segunda parte también buscaré determinar si el puntuacionismo sigue vigente.

En la tercera parte revisaré algunos aspectos de la teoría del equilibrio puntuado y de la controversia con el neodarwinismo bajo el enfoque de la filosofía de la ciencia, particularmente la manera en que han influido los valores epistémicos y culturales de sus protagonistas en el desarrollo de la controversia, así como el empleo que han hecho de diferentes herramientas retóricas en sus respectivos discursos —tal como hizo Robert Boyle en su tiempo—; además, expondré mis conclusiones sobre qué ha pasado con la teoría del equilibrio puntuado y cuáles han sido las razones de ello.

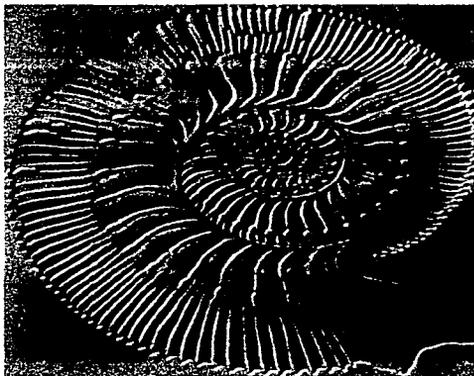
Ahora debo hacer una aclaración que me parece pertinente: a lo largo de esta tesis emplearé los términos "neodarwinismo", "síntesis moderna", "nueva síntesis evolutiva" y "teoría sintética de la evolución" como perfectamente equivalentes. Todos ellos se refieren a la teoría actual de la evolución que fue consolidada hacia el final de la primera mitad del siglo veinte. Probablemente sería mejor tener un solo nombre para esta teoría, pero la costumbre ha permitido que esos cuatro términos se empleen de manera indistinta; también es cierto que algunos autores, siguiendo lo que propuso George Romanes (1894), prefieren reservar el término "neodarwinismo" para la teoría de Darwin tras las correcciones incorporadas por August Weismann (concretamente, tras probarse la inexistencia de caracteres adquiridos). Sin embargo, la gran mayoría de los autores examinados en esta tesis emplean el término "neodarwinismo" en un sentido más amplio, que abarca también a los militantes de la teoría sintética de la evolución, a quienes definen, simplemente, como neodarwinistas (de otro modo, ¿cómo les llamaríamos?).

Me encontraba a la mitad de la redacción final de esta tesis cuando sobrevino la muerte de Gould. En una ocasión, durante una de sus visitas a México, asistí a una de sus conferencias y pude platicar muy brevemente con él. Lamento no haber tenido ya la oportunidad de presentarle este trabajo y conocer su opinión.

Sin embargo, hoy espero que también sirva como un pequeño homenaje a ese gran naturalista, historiador de la ciencia y hombre polémico, que fue Stephen Jay Gould.

Parte I
Los antecedentes

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Antecedentes históricos del gradualismo en la evolución

La teoría del equilibrio puntuado fue presentada como una crítica al "gradualismo filético" de la síntesis moderna y, desde el primer artículo conjunto de Eldredge y Gould (1972), se afirma que el concepto de gradualismo en Darwin y en la teoría evolutiva moderna implica un proceso de cambio "lento y constante". En publicaciones posteriores han insistido en lo insatisfactorio de este "dogma gradualista" (Gould y Eldredge 1977, p.119) y en lo restrictivo que resulta para el estudio de la evolución. Sin embargo, Dawkins (1986) afirma que Gould y Eldredge han caricaturizado el concepto darwinista del gradualismo hasta convertirlo en otra cosa. Lo cierto es que los autores de ambos lados de la controversia parecen manejar significados distintos de un mismo término que, además, es clave para la explicación de los procesos evolutivos. Conviene, entonces, revisar cuál fue el sentido que Darwin atribuyó realmente a este término y cómo fue posteriormente integrado al marco conceptual de la síntesis moderna.

1.1 Las ideas de Darwin sobre el ritmo de la evolución y el gradualismo

Darwin expresó su concepción acerca del gradualismo en la evolución en diferentes pasajes de *El origen de las especies*, particularmente en el capítulo VI, donde sostiene que las especies han descendido de otras mediante *suaves gradaciones*.

El hecho de que sólo mediante pasos graduales hayan podido desarrollarse nuevas estructuras o nuevos órganos, queda particularmente subrayado en la sección donde Darwin analiza la manera probable en que se formaron órganos complejos. En el pasaje sobre la perfección de los ojos, escribe:

Aunque la creencia de que un órgano tan perfecto como el ojo pudo haberse formado por selección natural es para hacer vacilar a cualquiera, sin embargo, en el caso de un órgano determinado, si tenemos noticia de una larga serie de gradaciones de complejidad, cada una de ellas buena para su poseedor, entonces, en condiciones variables de vida, no hay ninguna imposibilidad lógica en la adquisición, por selección natural, de cualquier grado de perfección concebible (1859, p.204).

El gradualismo así concebido es para Darwin no sólo la manera en que normalmente se dan los cambios de estructuras y las innovaciones evolutivas sino, de hecho, la única manera. No aceptar el gradualismo en la concepción darwinista era admitir saltos en la herencia de la variación, o apariciones repentinas de órganos totalmente formados, lo cual haría innecesaria cualquier teoría de evolución por selección natural. Es por eso que dice:

Si pudiera demostrarse que existió algún órgano complejo que tal vez no pudo formarse por modificaciones ligeras, sucesivas y numerosas, mi teoría se vendría abajo por completo. Pero no logro descubrir ningún caso semejante (1859, p.189).

Aquí es importante señalar que cuando Darwin menciona que las modificaciones deben ser *ligeras, sucesivas y numerosas*, no implica que éstas deben darse a una tasa constante, ni que deban ser imperceptiblemente pequeñas sino, simplemente, que deben proceder mediante pasos intermedios. Esto es nuevamente subrayado un poco más adelante:

¿Por qué todas las partes y órganos de muchos seres independientes ... han de estar tan invariablemente ligados entre sí por pasos graduales? ¿Por qué la naturaleza no ha dado un salto brusco de conformación a conformación? Según la teoría de la selección natural, podemos comprender claramente por qué no lo hace, pues la selección natural puede actuar solamente aprovechando pequeñas variaciones sucesivas; no puede dar nunca un salto repentino, sino que ha de avanzar mediante pasos cortos y lentos (1859, p.194).

La frase atribuida a Linneo, *Natura non facit saltum*, era una expresión de uso común entre los naturalistas de la época para ejemplificar numerosos procesos de la naturaleza que aparecían como graduales. Lo que Darwin hizo fue darle un carácter de "ley" en la evolución:

Según la teoría de la selección natural, podemos comprender claramente todo el sentido de aquella antigua regla de la historia natural: "Natura non facit saltum." Esta ley, si consideramos únicamente a los actuales habitantes del mundo, no es estrictamente correcta; pero si incluimos a todos los de los tiempos pasados, conocidos o desconocidos, tiene que ser, según mi teoría, rigurosamente verdadera (1859, p.206).

Pero esta idea del gradualismo y de que siempre, entre dos formas o dos estructuras claramente distintas debía haber *innumerables variedades intermedias*, responde no sólo a la observación de que las variaciones que se presentan en la naturaleza –y sobre las que puede trabajar la selección natural– suelen ser pequeñas, sino también a la concepción que Darwin tenía acerca de que la herencia era mezclada: a una herencia de caracteres mezclados debía corresponder necesariamente un patrón de cambios continuos, es decir, graduales. Este segundo tipo de argumento había convencido a Darwin de que, aunque en la naturaleza llegara a presentarse repentinamente una gran variación –un *sport*, en el lenguaje de la época– ésta no perduraría en las siguientes generaciones, puesto que se diluiría en cada crucea gracias al efecto de la herencia mezclada (como bien le había hecho notar Fleeming Jenkin¹ en la crítica que escribió después de la primera edición de *El origen de las especies*). Quizá un mecanismo de herencia distinto, particulado, habría permitido un patrón de cambios discontinuo, pero esta alternativa no fue contemplada por Darwin.

Sin embargo –y a pesar de haber interpretaciones inadecuadas al respecto por parte de algunos representantes del equilibrio puntuado, como veremos más adelante–, lo que ciertamente no puede hallarse en *El origen de las especies* es alguna afirmación acerca de que el gradualismo en la evolución significa que los cambios deben proceder *durante todo el tiempo*, o que deben ser *de la misma magnitud*, o a una tasa constante. No hay pasaje alguno que afirme tal cosa. En cambio, desde la cuarta edición y hasta la sexta de *El origen de las especies*, publicada en 1872 (la última que Darwin revisó personalmente y que incluyó una gran cantidad de correcciones), podemos leer en el capítulo dedicado al registro geológico –el IX en la primera edición, pero que en ediciones posteriores fue

¹ Según el ejemplo que manejó Jenkin, un hombre blanco que por azar quedara en una isla poblada sólo por hombres negros, no tendría más opción que cruzarse con una negra y su descendencia iría perdiendo en cada generación los caracteres de la raza blanca, al irse cruzando en cada ocasión con parejas de raza negra.

recorrido al X porque se intercaló un capítulo especial para responder a algunas objeciones recibidas—, la siguiente frase:

Hay una consideración más importante... como ha insistido recientemente el doctor Falconer, y es que el período durante el cual cada especie experimentó modificaciones, aunque sea muy largo si se mide en años, fue probablemente corto en comparación con el período durante el cual permaneció sin experimentar cambio alguno (Darwin 1872, p.414).

De manera que, como puede verse, podía haber evolución gradual y también períodos en que no se produjeran cambios en la vida de una especie. El sentido de la palabra "gradual", para Darwin, quería decir simplemente que tenía que haber formas intermedias entre una especie y otra. No debe confundirse el término *cambio continuo* —en el sentido de gradual, de no permitir saltos— con *continuamente*. La evolución, al avanzar, lo hacía de manera gradual —lo que producía un cambio de tipo continuo— pero no tenía por qué avanzar *continuamente*, pues muy bien podía ser que las variaciones que se presentaran a lo largo de cierto tiempo no resultaran favorecidas por la selección natural.

1.2 Las críticas hechas a Darwin sobre su idea de gradualismo

La teoría de la evolución por selección natural de Darwin fue objeto de muchas críticas en su época. Desde aquellos creacionistas que no aceptaban siquiera el hecho de que había evolución orgánica, hasta aquellos miembros de la comunidad científica convencidos del fenómeno de la evolución pero que no podían aceptar la idea de la selección natural como su mecanismo, principalmente por el carácter no teleológico de un proceso que dependía en su primera fase de una producción al azar de variaciones. Esta idea se oponía frontalmente a la visión prevaleciente —sobre todo en la Gran Bretaña— de un "diseño" deliberado en la naturaleza (como, por ejemplo, en el libro de William Paley de 1802).

Sin embargo, además de las críticas que provenían de opositores naturales a su teoría, Darwin debió enfrentar otro tipo de crítica que provino, paradójicamente, de dos de sus más fuertes aliados en la defensa de su teoría: Thomas H. Huxley y Francis Galton. Ambos, si bien aceptaron y defendieron la teoría de la selección natural en casi todos sus aspectos, discrepaban sobre la idea que Darwin tenía del necesario gradualismo en el

proceso evolutivo. Darwin creía firmemente que las diferencias individuales² eran la fuente de la variación con la que trabajaba la selección natural y que, debido a esto, la evolución era esencialmente gradual y continua. Por el contrario, tanto Huxley como Galton pensaban que la selección natural trabajaba, principalmente, con variaciones discontinuas —o *sports*— y que, en consecuencia, la evolución podía avanzar rápidamente y mediante saltos discontinuos (Provine 1971).

Inmediatamente después de haber terminado de leer la primera edición de *El origen de las especies* que Darwin le había enviado, Huxley le respondió por carta, el 23 de noviembre de 1859:

...En cuanto a su teoría, estoy dispuesto a ir a la hoguera, si fuera necesario, defendiendo el capítulo IX, y la mayoría de los puntos de los capítulos X, XI y XII...

En cuanto a los cuatro primeros capítulos, estoy totalmente de acuerdo con los principios en ellos expuestos. Creo que ha descubierto usted una causa cierta de producción de las especies...

Las únicas objeciones que se me ocurren son: primera, que se ha impuesto a sí mismo una dificultad innecesaria adoptando de manera tan incondicional que *Natura non facit saltum*... Y segunda, no veo claro por qué ha de darse variación alguna si las variaciones físicas continuas tienen tan poca importancia como usted supone (Darwin 1984).

Significativamente, en la carta de respuesta que Darwin le envía a Huxley el 25 de noviembre, no le parece relevante discutir la primera objeción, y sólo hace comentarios a la segunda:

...En un punto ha puesto usted el dedo en la llaga, muy inteligentemente, y eso me ha preocupado; si, como debo creer, las condiciones externas producen limitados efectos directos, ¿qué diablos determina cada variación particular? (Darwin 1984).

Darwin estaba tan convencido de que la evolución era gradual, que no parece haber sentido que la primer objeción de Huxley mereciera ser discutida (a diferencia de la segunda objeción, sobre el origen de las variaciones individuales, que siempre lo preocupó). Sin embargo, cuando Huxley le decía a Darwin que se había impuesto una dificultad innecesaria, pensaba entre otras cosas que el registro fósil no podría ser

² En este trabajo emplearé el término “diferencias individuales” como equivalente al término de “variaciones continuas”. La distinción entre ambos no es de significado, sino de contexto histórico, ya que Darwin empleó el primer término en *El origen de las especies*, mientras que el segundo era el término empleado por los biometristas en su polémica con los mendelianos.

fácilmente explicado si la selección natural operaba sobre diferencias individuales, ya que entonces cabría esperar que se encontraran fósiles para las formas intermedias. En cambio, los saltos que el registro fósil muestra entre una especie y otra resultarían consistentes si se adoptase la idea de que la selección natural trabajaba, más bien, con variaciones discontinuas.

Cinco meses antes de la publicación de *El origen de las especies*, cuando Lyell le comentó a Huxley que la teoría de la transmutación no podía explicar las diferentes distancias morfológicas entre las especies, tanto vivas como fósiles, Huxley le respondió, en una carta fechada el 25 de junio de 1859, que:

...yo creo que la *transmutación* puede darse sin transiciones.

Supongamos que las condiciones externas actuando sobre una especie A den origen a una nueva especie, B; la diferencia entre ambas especies es de cierta magnitud definida que podemos llamar A-B. Ahora bien, no conozco evidencia alguna que indique que el intervalo entre dos especies deba necesariamente ser cubierto por una serie de formas intermedias; cada una de las cuales ocuparía una fracción de la distancia entre A y B...

Puedo ilustrar lo que quiero decir con un ejemplo químico: en un compuesto orgánico, que tiene una composición precisa y definitiva, uno puede efectuar toda una serie de transmutaciones si sustituye un átomo de un elemento por un átomo de otro elemento. De esta manera se puede efectuar una gran serie de modificaciones, sin embargo, cada modificación tendrá una composición definida, y no habrá ninguna transición ni paso intermedio entre un compuesto definido y el siguiente. Tengo la impresión de que hay leyes similares sobre reglas de combinación definidas para la modificación de los cuerpos de los organismos, y de que para pasar de una especie a otra "Natura facit saltum" (Provine 1971).³

Esta carta expresa con mejor claridad que la dirigida después a Darwin por qué Huxley no podía estar de acuerdo con una visión estrictamente gradual y continua de la evolución de las especies, como la que el propio Darwin defendía. Podemos afirmar, por tanto, que Huxley fue el primer defensor de la teoría de la evolución por selección natural que, sin embargo, rechazó comprometerse con el gradualismo de Darwin.

³ Como señala Provine, este último párrafo de Huxley resultó ser una anticipación extraordinaria al pensamiento genético moderno. Sin embargo, no debemos perder de vista que aunque la lógica de Huxley nos resulte hoy en día correcta en términos moleculares, él no se refería a saltos de una conformación alélica a otra —puesto que los trabajos de Mendel aún no eran conocidos en Gran Bretaña— sino de saltos morfológicos entre una especie y otra.

Francis Galton, admirador y seguidor convencido de la teoría de selección natural, también discrepó sobre la concepción del gradualismo de su primo Darwin. Galton pensaba que la evolución procedía a través de pasos discontinuos y que, por lo tanto, no debía esperarse encontrar todas las formas intermedias entre una especie y otra. En *El genio hereditario*, publicado en 1869, explica su concepción de la evolución mediante saltos de una forma de equilibrio estable a la siguiente:

Ahora explicaré lo que presumo que debe ser entendido cuando hablamos de la estabilidad de los tipos, y cuál es la naturaleza de los cambios a través de los cuales un tipo deriva en otro... Mr. Darwin ha mostrado, en su gran teoría de *El origen de las especies*, que todas las formas de vida orgánica son, en algún sentido, convertibles unas en otras, ya que todas provienen, desde su punto de vista, de un mismo ancestro común... Sin embargo, los cambios no son por gradaciones insensibles; hay muchas formas intermedias, mas no infinitas... Una representación mecánica sería una roca irregular que tuviera, como consecuencia de su forma irregular, múltiples caras, en cualquiera de las cuales ésta podría mantenerse en un equilibrio "estable". Es decir, cuando se la empujara ésta cedería de algún modo, y al empujarla más fuerte cedería un poco más; pero, en ambos casos, en cuanto cesara la presión la roca retornaría a su posición original. Sin embargo, si mediante un poderoso esfuerzo la roca fuera empujada más allá de los límites de la cara sobre la que descansara, entonces rodaría hasta una nueva posición estable, en la cual sería necesario recorrer el mismo procedimiento antes de que fuera posible hacerla rodar un paso adelante. Éstas varias posiciones de equilibrio estable pueden ser vistas como otras tantas posturas típicas de la roca, siendo cada tipo más durable en la medida en que los límites de su estabilidad sean más amplios. También vemos claramente que aquí no hay violación alguna de la ley de continuidad en el movimiento de la roca, a pesar de que ésta puede reposar ciertamente sólo en posiciones claramente separadas (Galton 1869, p.421).

En 1894, después de discutir algunos ejemplos de *sports* mencionados por Darwin en *La variación de los animales y las plantas bajo domesticación*, Galton alegó que "muchas, si no es que todas las nuevas especies, han tenido su origen en *sports*" (Provine 1971). Y, más adelante, en su libro *Natural Inheritance*, bajo una sección titulada "Evolución no sólo por pasos pequeños", Galton escribió:

La teoría de la selección natural podría prescindir de una restricción, para la cual es difícil ver su necesidad o su justificación, me refiero a aquella según la cual el curso de la

evolución siempre procede mediante pasos pequeños y cortos, y que se vuelven efectivos sólo a través de su acumulación (Galton 1889, p.32).

Dos de las razones por las cuales Galton discrepó tan profundamente con Darwin sobre el gradualismo fueron las creencias del primero en el principio de la regresión y en la estabilidad de los *sports*. Según el principio de regresión de Galton, en una población cuyos caracteres permanecen constantes a lo largo de un número de generaciones, cada carácter exhibe, sin embargo, cierta variación en cada generación. Pero el rango de esta variación no se altera de generación en generación. De esta forma, los individuos excepcionales de la población no pueden producir una descendencia todavía más excepcional que exceda el rango de variabilidad del carácter en cuestión. Dicho de otro modo: en cada generación la variación, representada en una curva normal, tiende a “regresar” a la media. Por tanto, la selección natural, según Galton, sólo podía acotar la variación dentro de la curva normal, pero no crear especies nuevas. La única manera de “brincar” el rango de variabilidad establecido y pasar a un nuevo rango era mediante un evento de *sport*. Asimismo, como Galton no pensaba que los *sports* se diluyeran en sucesivas generaciones⁴, lo que se hubiera alcanzado mediante este salto —y que fuera fijado por la selección natural de acuerdo a su utilidad— ya no se perdería en el futuro.

1.3 La polémica entre biometristas y mendelianos

El siguiente antecedente en torno a la interrogante de si el gradualismo es o no el modo que necesariamente adopta la evolución lo encontramos en la polémica entre los biometristas y los mendelianos. Esta polémica puso sobre la mesa de discusión las alternativas entre herencia mezclada o herencia particulada, entre variaciones continuas o discontinuas⁵, y entre un patrón de evolución gradual o uno por saltos.

Después de la muerte de Darwin, y a partir de la introducción del mendelismo en Inglaterra, surgió una fuerte polémica entre algunos fervientes admiradores de Galton, como Karl Pearson y Walter F. R. Weldon, y el mismo Galton. Los primeros pensaban que

⁴ Esta creencia de Galton lo alejaba de una concepción de herencia mezclada y preparó el camino para su posterior apoyo a la herencia mendeliana.

⁵ El término continuo se refiere al hecho de que si las variaciones individuales de que hablaba Darwin —y que eran las responsables de una evolución gradual— se graficaban, se obtenía una curva continua; y por el contrario, si se pensaba en variaciones inusuales y grandes, o *sports*, ya que éstas sólo aparecían muy raramente y producían cambios no graduales, la gráfica de tales eventos resultaría en una línea discontinua.

la variación en las poblaciones seguían leyes estadísticas, pero, a diferencia de Galton, apoyaban la idea darwinista de que la evolución se basaba en la selección natural de pequeñas variaciones individuales, o continuas (Barahona 2001). A raíz de los trabajos de Galton, la mayoría de los darwinistas en Inglaterra se habían agrupado bajo la metodología de la biometría para estudiar estadísticamente la herencia de las variaciones. Su premisa fundamental seguía siendo que las variaciones sobre las que actuaba la selección natural eran variaciones continuas, pues asumían que ése era el resultado natural de una herencia que seguían considerando mezclada (Provine 1971). Además, Weldon, Pearson y los demás biometristas razonaban que si la evolución era gradual, o continua, entonces las variaciones sobre las que se basaba necesariamente debían ser también continuas.

Por el contrario, William Bateson y los mendelianos que le apoyaban estaban convencidos de que la herencia era particulada —y por lo tanto los caracteres no se mezclaban nunca, sino que mendelizaban—, que las variaciones eran producto de estos caracteres particulados y, por consiguiente, eran discontinuas, y que la aparición repentina de nuevas variaciones discontinuas en las poblaciones era la base de la evolución. La evolución, entonces, no era gradual, sino que avanzaba por saltos cada vez que surgía una nueva variación discontinua que resultara ventajosa.

La polémica entre ambas escuelas fue alimentada desde las páginas de la revista *Biometrika (A Journal for the Statistical Study of Biological Problems)* —que se convirtió en el portavoz de la escuela biométrica—, fundada en 1901 en Inglaterra por Galton, Pearson, Weldon y Davenport, así como con las réplicas que escribía Bateson defendiendo el mendelismo.

En cuanto a Galton, que como hemos visto creía desde un inicio que la selección natural sólo podía llevar a la evolución cuando actuaba sobre variaciones discontinuas, terminó coincidiendo con los mendelianos y se separó de los biometristas.

Sin embargo, y como ha señalado Ana Barahona (2001), las diferencias entre ambas escuelas no sólo obedecían a diferentes concepciones sobre las variaciones, su herencia y la evolución. Por debajo de estas discrepancias obvias subyacían, también, diferencias en las tradiciones filosóficas de los participantes, en las metodologías que empleaban (la estadística en los biometristas; la hibridación en los mendelianos) y en los diferentes intereses sociales de los protagonistas.

Finalmente, durante la década de los 30's del siglo veinte, la polémica entre biometristas y mendelianos fue superada con el desarrollo de la genética de poblaciones y

con los descubrimientos del grupo *Drosophila* de Thomas H. Morgan, que demostraron que un carácter particular podía estar influenciado por muchos factores mendelianos. Por fin fue explorada la hipótesis de que a un patrón discontinuo de herencia no correspondía, necesariamente, un modelo discontinuo de evolución. A partir de entonces se aceptó que la herencia particulada podía dar cuenta de las diferencias individuales, sobre las que actuaba la selección natural para producir cambios graduales al interior de una población.

Con esta fusión del darwinismo, la biometría y la herencia mendeliana, el principio del gradualismo resultó fortalecido, si bien su consolidación definitiva se alcanzaría unos años más tarde, durante la síntesis de la teoría evolutiva moderna.

2

El problema de la interpretación del registro fósil

2.1 Las ideas de Darwin sobre el registro fósil

Darwin opinaba que, si el registro fósil fuera perfecto, contendría la prueba irrefutable del gradualismo del cambio evolutivo. Sin embargo:

...la respuesta estriba principalmente en que el registro [fósil] es incomparablemente menos perfecto de lo que generalmente se supone... La corteza terrestre es un vasto museo; pero las colecciones naturales se han hecho sólo a inmensos intervalos de tiempo (1859 p.172).

Es por esta razón que:

...una clase de hechos —a saber, la aparición súbita de formas orgánicas nuevas y distintas en las formaciones geológicas— apoya, a primera vista, la creencia en el desarrollo brusco. Pero el valor de esta prueba depende enteramente de la perfección del archivo geológico en relación con los períodos remotos de la historia del mundo. Si el archivo es tan fragmentario como enérgicamente lo afirman tantos geólogos, no hay nada de extraño en que aparezcan formas nuevas como si se hubiesen desarrollados súbitamente (1872, p.311. Esta frase no existe en la 1ª. edición, pero aparece añadida en la 6ª. edición).

Pero, además de la imperfección del registro fósil, Darwin infiere una segunda causa por la cual no es probable hallar restos de todas las formas de transición entre dos especies, sin que esto signifique que no se presentaron de manera gradual los estadios intermedios:

...podemos sacar la conclusión de que los estados de transición entre estructuras adecuadas para hábitos de vida muy diferentes raras veces se habrán desarrollado, en un

período primitivo, en gran número ni bajo muchas formas subordinadas... De aquí que las probabilidades de descubrir especies con transiciones graduales de estructura en estado fósil serán siempre menores, por haber existido en menor número, que en el caso de especies con estructuras completamente desarrolladas (1859, p.183).

Darwin consideraba tan importante el tema del imperfecto registro fósil –pues se daba cuenta que podría ser utilizado como argumento contra su teoría– que le dedicó todo un capítulo en *El origen de las especies*, el número IX, en el cual, desde el título, expresaba sus reservas: "Sobre la imperfección del registro geológico."

En este capítulo, al referirse a la manera en que la selección natural va causando la desaparición de las variedades ancestrales, que son desplazadas y suplantadas constantemente por variedades mejor adaptadas, señala:

Pero justamente en proporción a la enorme escala en que ha obrado este proceso de exterminio, así el número de variedades intermedias, que existieron antiguamente, tiene que ser verdaderamente enorme. ¿Por qué, entonces, cada formación geológica y cada estrato no están llenos de tales formas intermedias? La geología, ciertamente, no revela la existencia de tal cadena orgánica insensiblemente gradual; y ésta, acaso, es la objeción más clara y más grave que es posible presentar contra mi teoría. La explicación estriba, a mi parecer, en la extrema imperfección del archivo geológico (1859, p.280).

Refiriéndose a la improbable conjunción de circunstancias geológicas necesarias para la preservación de fósiles, la cual hace tan improbable su existencia, escribió:

...las formaciones ricas en fósiles y suficientemente gruesas y extensas para resistir la subsiguiente erosión, se habrán formado sobre vastos espacios durante períodos de subsidencia, pero solamente allí donde el acarreo de sedimentos fue suficiente para que el mar se mantuviese poco profundo y para enterrar y conservar los restos orgánicos antes de que tuviesen tiempo de descomponerse. Por el contrario, mientras el lecho del mar permaneciese estacionario, no podían haberse acumulado depósitos espesos en las partes poco profundas, que son las más favorables para la vida (1859, p.291).

Sin embargo, y a pesar de comprender perfectamente las razones de la imperfección del registro fósil *en su conjunto*, había un hecho que preocupaba a Darwin:

De estas diversas consideraciones resulta indudable que el archivo geológico, considerado en conjunto, es extremadamente imperfecto; pero si fijamos nuestra atención en una sola formación cualquiera, es más difícil comprender por qué no encontramos en ella variedades de transición muy graduales entre las especies afines que vivieron al comienzo y al final de la formación (1859, p.292).

Un poco más adelante, buscando resolver este problema, llega a las siguientes conclusiones sobre lo difícil que sería que se reunieran todas las condiciones necesarias para que pudieran preservarse las formas intermedias *incluso* dentro de una única formación geológica:

Para lograr una gradación perfecta entre dos formas, una de la parte superior y otra de la inferior de una misma formación, el depósito tiene que haber ido acumulándose continuamente durante un largo período, suficiente para que se diera el lento proceso de modificación; por consiguiente, el depósito tendría que ser muy grueso y la especie que experimentase el cambio tendría que haber vivido en la misma área a lo largo de todo este tiempo. Pero hemos visto que una formación fosilífera gruesa sólo puede acumularse durante un período de subsidencia y, para que se conserve aproximadamente igual la profundidad necesaria para que una misma especie marina pueda vivir en el mismo espacio, la cantidad de sedimento tiene que compensar aproximadamente la intensidad del hundimiento... Se diría que cada formación separada, lo mismo que la serie entera de formaciones de un país cualquiera, ha sido por lo general intermitente en su acumulación (1859, p.295).

Y una vez más, sobre la imperfección del registro fósil:

...exageramos de continuo la perfección del archivo geológico, y deducimos erróneamente que, porque ciertos géneros o familias no se han encontrado por debajo de un estrato determinado, estos géneros o familias no existieron antes de ese estrato... olvidamos que grupos de especies pueden haber existido en otra parte durante mucho tiempo y haberse multiplicado lentamente antes de invadir los archipiélagos de Europa y de los Estados Unidos. No nos hacemos el debido cargo de los enormes intervalos de tiempo que probablemente transcurrieron entre nuestras formaciones consecutivas, más largos quizá, en algunos casos, que el tiempo requerido para la acumulación de cada formación. Estos intervalos habrán dado tiempo para la multiplicación de las especies a partir de una o unas pocas formas ancestrales y, en la formación siguiente, tales especies aparecerán como si de pronto hubiesen sido creadas (1859, p.302).

Dentro de las correcciones que realizó en la sexta edición de *El Origen de las especies*, Darwin añadió a este párrafo la siguiente oración:

Siempre se puede dar crédito a las pruebas paleontológicas positivas; las pruebas negativas no tienen valor alguno, como tantas veces ha demostrado la experiencia (1872, p.418).⁶

Darwin termina el capítulo IX admitiendo que las diversas dificultades que ahí ha analizado, particularmente el hecho de que no se encuentren muchas formas intermedias en el registro fósil que demuestren una evolución gradual, así como la manera súbita en que aparecen por primera vez varias especies ...son todas ellas indudablemente dificultades de naturaleza gravísima... Aquellos que creen que el archivo geológico es en cualquier grado perfecto, y que no concedan mucho peso a los hechos y argumentos de otro tipo expuestos en este volumen, sin duda rechazarán inmediatamente mi teoría. Por mi parte, siguiendo la metáfora de Lyell, considero el archivo geológico como una historia del mundo imperfectamente conservada y escrita en un dialecto cambiante; de esta historia sólo poseemos el último volumen... De este volumen, sólo se ha conservado aquí y allá un breve capítulo, y de cada página sólo unas pocas líneas sueltas (1859, p.310).

Esta metáfora resume perfectamente la concepción de Darwin sobre del registro fósil y sobre su utilidad limitada para comprender la evolución.

2.2 Las críticas hechas a Darwin sobre su interpretación del registro fósil

Desde la aparición de *El origen de las especies* hubo varios científicos de la época que le cuestionaban a Darwin no haber tomado en cuenta que, una vez que las especies aparecían en el registro fósil, dicho registro mostraba que tendían a permanecer –durante largos períodos de tiempo y hasta su extinción– con muy pocos cambios perceptibles. Su

⁶ Es decir: el no encontrar fósiles de una especie dada en los estratos de un determinado período geológico no probaba que dicha especie no hubiera existido en ese período, pues las pruebas negativas no cuentan. Curiosamente, éste es exactamente uno de los argumentos que empleó Cuvier contra Lamarek para defender el fijismo de las especies. Darwin lo sabía, ciertamente, y por eso no le gustaba el archivo geológico como prueba a favor de la evolución, pues comprendía con qué facilidad podía también ser empleado como prueba en contra.

antiguo profesor de geología, Adam Sedgwick, y los paleontólogos y expertos en anatomía comparada Richard Owen, Louis Agassiz y Francois Jules Pictet le hicieron notar que los cambios evolutivos importantes parecían ocurrir en forma muy brusca, sin conexión mediante formas intermedias con las formas fósiles precedentes (Hull 1973). Éstas fueron las primeras críticas que, desde el ámbito de la paleontología, parecen haberse hecho al darwinismo por el hecho de ignorar el fenómeno al que posteriormente Eldredge y Gould denominaron *estasis*, uno de los pilares conceptuales de la teoría del equilibrio puntuado.

En la carta que Adam Sedgwick le envía a Darwin, en diciembre de 1859, agradeciéndole por el envío de un ejemplar de *El origen de las especies*, ya le anuncia su desacuerdo con su teoría evolutiva y, sobre su análisis del registro fósil, le advierte:

I think, in speculating on organic descent, you *over-state* the evidence of geology; and that you *under-state* it while you are talking of the broken links of your natural pedigree (Hull 1973, p.158).

Asimismo, en la crítica a la teoría de Darwin que Sedgwick publicó —bajo seudónimo— en *The Spectator*, el 24 de marzo de 1860, le reclama que:

As we ascend in the great stages of the Palaeozoic series (through Cambrian, Silurian, Devonian, and Carboniferous rocks) we have in each a *characteristic* fauna; we have no wavering of species,—we have the noblest cephalopods and brachiopods that ever existed; and they preserve their typical forms till they disappear. And a few of the types have endured, with specific modifications, through all succeeding ages of the earth (Hull 1973, p.162).

Y más adelante, sobre los hiatos estratigráficos, añade:

And now for a few words upon Darwin's long *interpolated periods* of geological ages. He has an eternity of past time to draw upon; and I am willing to give him ample measure; only let him use it logically, and in some probable accordance with facts and phenomena. 1st. I place the theory against facts viewed collectively. I see no proofs of enormous *gaps* of geological time, (I say nothing of years or centuries,) in those cases where there is a sudden change in the ancient fauna and flora (Hull 1973, p.163).

En lo que respecta a la no observancia en el registro fósil de cambios graduales en las especies, Darwin recibió todavía más críticas, si bien casi todas ellas expresadas por defensores de la visión tipológica de las especies. Pero, a pesar de que estas críticas iban dirigidas a defender la inmutabilidad de las especies (o la conservación de los tipos), también sirven para ilustrar las evidencias de estasis morfológica que los naturalistas ya observaban, desde entonces, en el registro fósil. Así, por ejemplo, en la extensa crítica a *El origen de las especies* que Richard Owen publicó en abril de 1860 en el *Edinburgh Review*, podemos leer:

When we see the intervals that divide most species from their nearest congeners, in the recent and specially the fossil series, we either doubt the fact of progressive conversion, or, as Mr. Darwin remarks in his letter to Dr. Asa Gray, one's "imagination must fill up very wide blanks."

The last ichthyosaurus, by which the genus disappears in the chalk, is hardly distinguishable specifically from the first ichthyosaurus, which abruptly introduces that strange form of sea-lizard... The oldest Pterodactyle is as thorough and complete a one as the latest (Hull 1973, p.211).

Por su parte, Louis Agassiz afirmaba, en su *Essay on Classification*, que:

Between two successive geological periods, changes have taken place among plants and animals. But none of those primordial forms of life which naturalists call species, are known to have changed during any of these periods.

...some, at least, of the species of animals now existing, have been in existence over thirty thousand years, and have not undergone the slightest change during the whole of that period (Hull 1973, p.212).

Además, en la crítica a la teoría de Darwin que publicó en el *Atlantic Monthly* de enero de 1874, Agassiz discrepa también del argumento de Darwin acerca de que el registro fósil es fundamentalmente incompleto y que, por ello, frecuentemente no es posible hallar las formas intermedias:

I hope in future articles to show, first, that, however broken the geological record may be, there is a complete sequence in many parts of it, from which the character of the succession may be ascertained... (Hull 1973, p.445)

El paleontólogo francés Francois Jules Pictet escribió una de las pocas críticas a su teoría que Darwin calificó como justas. En esta crítica, Pictet presenta cinco objeciones principales a la teoría de la evolución por selección natural. La segunda de ellas tiene que ver, precisamente, con la dificultad de hallar en el registro fósil las formas intermedias que deberían encontrarse de haber una evolución gradual de una especie a otra:

Second objection. The theory of Mr. Darwin supposes that species were modified during thousands of generations by very minimal changes in their characters. Thus, all species must be connected with their common ancestors and, in consequence, with each other in all possible degrees. Why don't we find these gradations in the fossil record, and why, instead of collecting thousands of identical individuals, do we not find more intermediary forms? To this, Mr. Darwin replies that we have knowledge of such a small proportion of fossils that one cannot construct proofs and that contiguous geological deposits are often separated by long periods of time because each sea has not always been able to form layers of sediment. Consequently, according to him, we have only a few incomplete pages in the great book of nature and the transitions have been in the pages which we lack. But why then and by what peculiar rules of probability does it happen that the species which we find most frequently and most abundantly in all the newly discovered beds are in the immense majority of the cases species which we already have in our collections? (Hull 1973, p.149).

Pero Darwin consideraba que, incluso esta crítica de Pictet cuyos argumentos le parecían válidos, no era un peligro a su teoría, pues dependía de qué valor relativo se le confiriera a la información aportada por el registro fósil, información que para él era decididamente muy imperfecta.

2.3 ¿El registro fósil es inadecuado, o incompleto?

Desde que Darwin argumentó, en *El origen de las especies*, que el registro fósil debía ser muy incompleto (e implícitamente muy inadecuado), ya que no proporcionaba la evidencia suficiente para poder probar su teoría, ésta ha sido la percepción generalizada sobre el registro fósil, incluso hasta el momento de la consolidación de la moderna síntesis evolutiva.

Sin embargo, y con lo que hemos aprendido desde entonces, ¿sigue siendo válido afirmar que el registro fósil es esencialmente incompleto? ¿Y si es incompleto, puede ser considerado como un registro adecuado?

Este tema es especialmente importante con relación a la teoría del equilibrio puntuado, pues desde la publicación inicial de Eldredge y Gould (1972) estos autores han sostenido que el registro fósil es, en términos generales, suficientemente completo y adecuado para determinar qué tipo de procesos macroevolutivos ocurrieron realmente en el pasado.

Pero los conceptos "completo" y "adecuado" son diferentes y no deben confundirse, pues el registro fósil puede ser incompleto y aún así resultar adecuado para muchos estudios paleontológicos, geológicos o biológicos. De hecho, lo primero que debemos hacer es reformular las preguntas anteriores: en primer término, ¿en qué sentido podemos hablar de que el registro fósil es completo o incompleto? Y, en segundo lugar, ¿es adecuado con relación a qué?

2.3.1 ¿Qué tan completo?

El parámetro principal con respecto al cual podemos juzgar lo completo o no del registro fósil es su relación con la biodiversidad total del pasado.

Los paleontólogos aceptan (Paul 1998) que el registro fósil está fuertemente sesgado hacia aquellos organismos que poseen esqueleto. Tomando en cuenta que la gran mayoría de los organismos no poseen un esqueleto, Nicol (1977) realizó una serie de estimaciones y llegó a la conclusión de que sólo entre el 5 y el 10% de las especies existentes en un momento dado a lo largo de todo el Fanerozoico han sido proclives a procesos de fosilización. Christopher Paul (1998) coincide con Nicol pero estima que este porcentaje se sitúa más bien cerca del 10%. Adicionalmente, y bajo circunstancias muy especiales, hay veces en que se producen procesos de fosilización —conocidos como *konservat Lagerstätten*— en los cuales se preservan todas o casi todas las especies de una localidad, incluidas aquellas de cuerpo blando. Por lo tanto, cuando en una localidad tenemos un evento de *konservat Lagerstätten* es posible realizar una comparación entre las especies de dicha localidad y el número de especies preservadas en diferentes sedimentos de la misma época, lo cual nos dará una idea de la cantidad de especies que en esa época fueron preservadas mediante procesos normales de fosilización. Conway

Morris (1986) llevó a cabo este tipo de comparación con la fauna de Burgess Shale y otros *konservat Lagerstätten* del Cámbrico Medio, llegando a la conclusión de que, para ese período, alrededor del 14% de los géneros y el 5% de los especímenes eran esqueletizados y, por tanto, fosilizables.

Meehl (1983) ha desarrollado un método de estimación cuantitativa de las especies que pueden ser descubiertas mediante el registro fósil, denominado *asíntota de descubrimientos*, basado en el fenómeno bien conocido de que, cuando uno colecta fósiles, las especies comunes son encontradas rápidamente, pero a medida que la lista de especies colectadas va creciendo, toma progresivamente más esfuerzo añadir una especie adicional. Esto puede ser expresado como una curva de especies-área, o de nuevas especies vs. tiempo. Meehl derivó la siguiente ecuación general:

$$y = N(1 - e^{-st})$$

Donde y es el número de especies que se conocen en un momento t , N es el número total de especies que han existido, s es la tasa de descubrimiento (asumiendo un esfuerzo constante de búsqueda) y e es la base de los logaritmos naturales. En la siguiente figura se puede apreciar que la gráfica de la ecuación de Meehl nos arroja una curva asíntótica, en la que el número de taxones que es posible conocer en un momento dado mediante el registro fósil, por más que se amplie el tiempo de búsqueda o que se extiendan las áreas de exploración, difícilmente excederá de un 12 o 15% de los taxones que han existido.

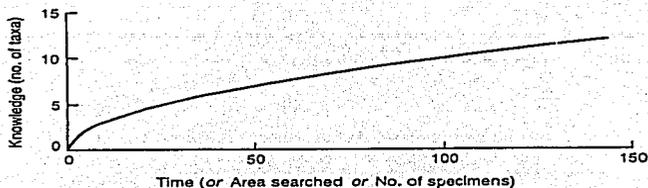


Figura 2.1 Una curva de descubrimiento. La curva tiende a volverse horizontal conforme se extiende el período de descubrimiento (tomada de Paul 1998).

Para Paul (1998) nuestro conocimiento actual del registro fósil, es decir, el grado de avance que llevamos en el proceso de descubrimiento —antes de que nuestra curva se vuelva horizontal— es aproximadamente el siguiente (por lo menos para los equinodermos, trilobites, moluscos y mamíferos): ya han sido descubiertos > 60% de las especies fósiles, > 80% de los géneros fosilizados y > 90% de las familias con especímenes fósiles.

Por consiguiente podemos sacar las siguientes conclusiones:

a) Ciertamente, el registro fósil no es completo y sólo proporciona una muestra de las especies que alguna vez han existido.

b) A pesar de lo anterior, el grado en que el registro fósil es incompleto parece haber sido sobredimensionado desde tiempos de Darwin. Más de una estimación sitúa en alrededor del 10% la proporción de especies que probablemente hayan dejado especímenes fosilizados. Visto así, el registro fósil provee una valiosa muestra estadística de la biodiversidad del pasado.

c) Las estimaciones sobre qué tan completo o qué tan adecuado es el registro fósil requieren de un objetivo predeterminado. Un mismo grupo de datos puede resultar completo y adecuado para un estudio, pero incompleto e inadecuado para otro tipo de análisis.

2.3.2 ¿Qué tan adecuado?

Para ilustrar la tercera conclusión, tomemos por ejemplo el caso del estudio llevado a cabo por Alan Cheetham —un partidario del equilibrio puntuado— y Jeremy Jackson sobre la adecuación para reconstruir filogenias y deducir procesos evolutivos a partir del registro fósil (Cheetham y Jackson 1998).

Empleando nuevos métodos que se han desarrollado para medir la adecuación del registro fósil, como por ejemplo el de la probabilidad de conservación de taxones (Foote y Raup 1996), Cheetham y Jackson decidieron analizar el registro de un importante grupo marino de invertebrados, los ectoproctos (bryozoos) del orden Cheilostomata, a partir del Neógeno y a lo largo del Cuaternario, en las regiones tropicales de América, con relación a su potencial para reconstruir filogenias y probar hipótesis evolutivas. Para ello, llevaron a cabo estimaciones cuantitativas de la diversidad así como de la distribución espacial y temporal a través de muestras obtenidas de secuencias estratigráficas que abarcaron

desde el Mioceno tardío hasta el Pleistoceno, en Panamá y Costa Rica, y desde el Mioceno temprano al Plioceno temprano en República Dominicana.

Cheetham y Jackson adoptan las siguientes definiciones de Foote y Raup (1996), las cuales son las mismas que emplearemos en lo sucesivo en esta tesis: el calificativo *completo* se refiere a la proporción de especies que han dejado un registro preservado (algún fósil); *preservado* se refiere a las especies que han dejado fósiles y los cuales han sido recuperados cuando menos en una ocasión; *duración* se refiere al tiempo (desconocido) transcurrido entre el origen y extinción de una especie, de la cual su *rango* es la porción representada por el material preservado. De esta manera, la calidad o *adecuación* del registro fósil con relación a un determinado grupo taxonómico se resuelve como el resultado de la estimación sobre qué tan completa es la representación taxonómica del grupo, y de estimaciones sobre su duración en función de la extensión de los rangos observados.

Para su estudio, Cheetham y Jackson tomaron en cuenta las 200 colecciones que se han reunido de fauna de ectoproctos del orden Cheilostomata en Panamá y Costa Rica, así como las 124 colecciones reunidas sobre este tipo de fauna en República Dominicana, las que, en conjunto, totalizan 268 especies. A continuación analizaron en tres géneros representativos de los Cheilostomata (*Parasmittina*, *Steginoporella* y *Stylopoma*) las distinciones entre especies que podían llevarse a cabo —tanto en especies vivas como en las ya extintas— basándose primero únicamente en caracteres morfológicos (sobre todo del esqueleto), y después en las distinciones que resultaban basándose en diferencias genéticas (de electroforesis de proteínas), llegando a la conclusión de que, al menos en esos tres géneros, la correspondencia entre la diferenciación de especies basada en caracteres morfológicos del esqueleto y en electroforesis de proteínas era muy alta. Finalmente, y para maximizar la precisión estratigráfica, limitaron su análisis sólo a aquellas especies cuya primera ocurrencia era en los estratos bien controlados de las colecciones de Panamá, Costa Rica y República Dominicana.

Cheetham y Jackson encontraron que la duración media de las especies extintas era de 3.23 millones de años, y para las especies aún vivas de 4.31 millones. Además hallaron que, para estos grupos taxonómicos, el registro fósil era completo en un alto grado (superior al 70% en la zona de estudio), y por tanto la probabilidad de que una especie recuperada pudiera resultar el ancestro de otra especie también recuperada era excelente. De acuerdo a la relación que ha derivado Foote (1996) entre la probabilidad de hallar pares de ancestro-descendiente (PA) y la proporción de especies preservadas al

menos en una ocasión (P_P), y si los patrones encontrados por Cheetham y Jackson para *Metrarabdotos* y *Stylopoma* son indicativos para todo el grupo taxonómico, entonces —sin importar qué modelo de especiación se asuma, es decir, de especies incipientes, cladogénesis o anagénesis— los ectoproctos están muy cerca del valor máximo de 0.5 (pues el modelo de Foote está basado en la asunción de que las tasas de originación y de extinción de especies son iguales y estocásticamente constantes, de manera que cuando todas las especies son preservadas, $P_P=1$, la tasa máxima que puede alcanzar $P_A=0.5$).

En opinión de Cheetham y Jackson, estos resultados deben ser aceptados como fuerte evidencia del importante grado de adecuación del registro fósil de los ectoproctos del orden Cheilostomata, del trópico americano, para llevar a cabo estudios de filogenias.

Con relación a otro importante grupo taxonómico, el de los moluscos bivalvos, Elizabeth Harper (1998) opina que su registro fósil es suficientemente bueno para ser usado en estudios de microevolución y de radiación adaptativa. Además, el hecho de que la clase bivalva todavía exista y que sea altamente diversa, permite a los paleomalacólogos efectuar comparaciones de formas extintas con taxones vivientes y les facilita poner a prueba hipótesis evolutivas con faunas modernas.

En cuanto a la adecuación de su registro, ésta variará dependiendo del problema que quiera estudiarse; los datos que podrían ser adecuados para un problema pueden resultar inadecuados para otro. En el caso específico de las reconstrucciones filogenéticas, Harper considera que el buen registro fósil de los bivalvos (completo en un grado superior al 70% en muchas familias) puede ser muy útil para el reconocimiento de ancestros y de caracteres primitivos.⁷

Sin embargo, es sobre todo en estudios de tendencias microevolutivas donde algunos bivalvos fósiles han resultado especialmente útiles. Una familia, la de los gryphaeidos durante el Jurásico, ha sido particularmente estudiada. Gould (1972) equipara a los *Gryphaea* con la *Drosophila* para efectuar estudios microevolutivos en paleontología.⁸ Pero, no obstante esta afirmación de Gould y la gran cantidad de

⁷ De hecho, cuando se intenta reconstruir árboles filogenéticos completos de un grupo que incluye taxones extintos, el carácter de estos últimos debe necesariamente ser derivado a partir de materiales fósiles. Además, el registro fósil también resulta una herramienta muy útil para discriminar entre la multitud de posibles reconstrucciones filogenéticas que suelen producir los análisis cladísticos, así como para proporcionar una escala de tiempo para los eventos de especiación.

⁸ Hay dos razones principales para esto: por un lado, los gryphaeidos eran abundantes en las aguas someras durante el Mesozoico y tenían un excelente potencial de preservación debido a su conchas gruesas, robustas y compuestas casi enteramente por calcita —lo que no sucede con otros bivalvos, cuyas conchas de aragonita tienen menos probabilidad de ser preservadas—, todo lo cual los hace relativamente fáciles de ser colectados en las grandes cantidades necesarias para este tipo de estudios; en segundo lugar, los gryphaeidos experimentaron una serie de cambios morfológicos durante el Jurásico, desde formas aplanadas hacia formas mucho más enroscadas, cuya secuencia es posible seguir detalladamente.

especímenes disponibles para su estudio, diferentes investigadores (Stanley y Yang 1987; Kelley 1989) que han analizado grupos de bivalvos fósiles llegan a conclusiones contradictorias sobre qué patrón evolutivo siguieron, si gradual o puntuado, aunque en opinión de Harper (1998) esto no obedece al grado de adecuación del registro fósil de los bivalvos, sino al hecho de que, con frecuencia, los taxones estudiados no poseen caracteres fáciles de definir o de ser medidos.

Como puede verse, a diferencia de la calidad de "completo" —que puede ser estimada en función de algún taxón pero independientemente del objeto de análisis—, la "adecuación" del registro fósil depende estrictamente no sólo del grupo taxonómico que se considere, sino también del tipo de estudio que quiera llevarse a cabo. No es posible calificar, en abstracto, a todo el registro fósil de incompleto o de inadecuado. En algunos casos, como los estudiados por Harper o por Cheetham y Jackson, puede incluso ser razonablemente completo y suficientemente adecuado. Además, y como opina Harper, muchas de las aparentes imperfecciones se deben más a nuestro conocimiento inadecuado del registro fósil que a la inadecuación del registro en sí mismo.

este tipo de estudios; en segundo lugar, los gryphaeidos experimentaron una serie de cambios morfológicos durante el Jurásico, desde formas aplanadas hacia formas mucho más enroscadas, cuya secuencia es posible seguir detalladamente.

El gradualismo y el adaptacionismo en la elaboración y endurecimiento de la nueva síntesis evolutiva

En la introducción de este trabajo mencionamos que el término neodarwinismo será usado en esta tesis como sinónimo de la síntesis moderna, o de la nueva síntesis evolutiva. Y este trabajo trata de la controversia entre esta escuela de pensamiento y la teoría del equilibrio puntuado. Es importante, entonces, antes de entrar de lleno a la teoría del equilibrio puntuado, dejar claramente definido qué se entiende por la síntesis moderna y qué define a esta escuela de pensamiento. Sólo teniendo claramente definido el *núcleo firme*⁹ de la nueva síntesis evolutiva podremos comprender qué postulados del equilibrio puntuado contradicen aspectos esenciales de la síntesis moderna, y que otros postulados implican tan sólo ajustes menores.

Sin embargo, no es sencillo caracterizar de manera inequívoca a la síntesis moderna, ya que la manera en que se ven a sí mismos los neodarwinistas difiere de la forma en que son vistos por sus contricantes. Podría pensarse que bastaría con enlistar los postulados que defienden los integrantes de la nueva síntesis evolutiva, pero una parte importante de la controversia con los puntuacionistas está basada en una cuestión del grado de importancia que se confiere a algunos de estos postulados.

Debido a lo anterior, en este capítulo explicaré qué es la síntesis moderna basándome, primero, en las reconstrucciones históricas que se han hecho al respecto, y posteriormente complementaré el análisis con las visiones que de ella tienen tanto uno de sus propios arquitectos, como sus principales críticos: los autores del equilibrio puntuado. Mi intención es que, al final de este capítulo, quede un esbozo lo más completo y crítico posible de una de las teorías que forman parte de la controversia que estudia esta tesis.

⁹ Empleo el término acuñado por Imre Lakatos (1982) para describir el núcleo irrenunciable de un programa de investigación científica. Estos términos serán definidos con más precisión un poco más adelante, en la sección 3.4.

3.1 Las dos fases de la síntesis evolutiva

Entre los historiadores de la biología existe un consenso general acerca de que la nueva síntesis evolutiva se dio en dos fases. El peso relativo de cada fase, así como la relevancia del papel que jugaron cada uno de los protagonistas, o la importancia relativa de sus aportaciones en el producto final de la síntesis, son temas sobre los que existen opiniones diversas y que aún requerirán de un mayor estudio de parte de los historiadores de la ciencia. Sin embargo, la breve descripción que presentaré sobre la consolidación de la síntesis mediante dos fases y el recuento de las publicaciones que produjeron cada una de estas fases son hechos aceptados por todos ellos.¹⁰

Como se mencionó en la sección 1.3, la polémica entre biometristas y mendelianos se resolvió con el desarrollo de la genética de poblaciones. Ésta fue la *primera fase* del proceso: la síntesis de Mendel y Darwin, que Provine (1986) ha definido como un proceso de restricción teórica —o de *síntesis por restricción*, en la terminología de Gould (2002)— que implicó no sólo el desarrollo de la genética de poblaciones, sino también el abandono de teorías competidoras, como la teoría saltacionista de De Vries o la teoría de la ortogénesis. La síntesis de Mendel y Darwin significó el reconocimiento de que la herencia mendeliana operaba en todos los organismos¹¹, de que las variaciones continuas —las pequeñas *diferencias individuales* de Darwin— también se heredaban de forma mendeliana, y la demostración matemática de que presiones de selección muy pequeñas, operando sobre pequeñas diferencias alélicas, podían explicar los cambios evolutivos.

Podemos afirmar que, lo que caracterizó a la síntesis en esta primera fase, fue un esfuerzo teórico por interpretar a la evolución en términos de los mecanismos genéticos conocidos hasta el momento. Y no hay discusión sobre el hecho de que sus principales arquitectos fueron Ronald A. Fisher, John B. S. Haldane y Sewall Wright.

Aunque el primer artículo de Fisher que sentó las bases de la genética de poblaciones en Inglaterra, "The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance", fue publicado en 1918, suele considerarse la fecha de publicación de su libro principal, *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930), como el momento

¹⁰ Para la historia de la primera fase mi referencia principal ha sido Provine (1971); para la segunda fase Smocovitis (1996) ha hecho un amplio estudio, que complementa al elaborado por Mayr y Provine (1980) y Mayr (1982); Gould (1983a, 2002) también ha hecho un recuento de ambas fases desde otro punto de vista, y sobre todo del posterior *endurecimiento* de la síntesis, tema sobre el que también vale la pena consultar a Eldredge (1985a, 1995) y a la misma Smocovitis.

¹¹ Por supuesto, hoy haríamos la precisión de que *con la excepción los organismos haploides*.

culminante de la primera fase de la síntesis. A este libro siguió poco después el de Haldane, *The Causes of Evolution* (1932). Pero, mientras esto sucedía en Inglaterra, Wright había estado publicando trabajos al respecto en los Estados Unidos desde 1916. Sin embargo, fue el libro de Fisher de 1930 el que logró marcar, de manera definitiva, el punto de encuentro entre el darwinismo y el mendelismo.

La *segunda fase* en la consolidación de la nueva síntesis darwinista comenzaría pocos años después, con la publicación de *Genetics and the Origin of Species* (Dobzhansky 1937), y se caracterizaría por el esfuerzo de varios autores por vincular las subdisciplinas tradicionales de la biología con la teoría genética central alcanzada durante la primera fase.

3.2 La genética evolutiva de Theodosius Dobzhansky y la colección *Columbia Biological Series*

Durante la década de los treinta del siglo veinte, había un grupo de biólogos que estaban en estrecho contacto con Theodosius Dobzhansky, de la Universidad de Columbia, en Nueva York, que comenzaban a vincular y legitimar sus propias áreas de interés mediante el marco conceptual de la genética evolutiva desarrollada por éste. Cuando Dobzhansky reunió y publicó sus conferencias en *Genetics and the Origin of Species* (1937), este libro sirvió para llevar la práctica de la genética evolutiva desde su red local de seguidores hacia una audiencia mucho mayor. *Genetics and the Origin of Species* se convirtió en el primer libro de texto sobre evolución y sentó las bases de una genética evolutiva que se convertiría en el denominador común para poder estabilizar y unificar las diferentes prácticas de las diversas disciplinas biológicas (Smocovitis 1996).

Sin embargo, el libro de Dobzhansky se centraba primordialmente en el cálculo de frecuencias génicas y definía el proceso evolutivo en términos de los cambios de dichas frecuencias al interior de las poblaciones. Por consiguiente, no abarcaba otros aspectos evolutivos para los que otras disciplinas biológicas sentían que también tenían cosas que aportar.

Como Vassiliki Betty Smocovitis (1996) ha señalado, la publicación de *Genetics and the Origin of Species* sirvió como catalizador para la publicación de una serie de libros –agrupados bajo la colección *Columbia Biological Series*, de la Universidad de Columbia–, donde otros especialistas aplicaban el marco conceptual provisto por esta primer obra y,

la genética evolutiva de Dobzhansky¹². De esta manera fueron publicados *Systematics and the Origin of Species* (Mayr 1942), *Tempo and Mode in Evolution* (Simpson 1944) y *Variation and Evolution in Plants* (Stebbins 1950). Así, estos autores comenzaron a unificar las heterogéneas prácticas de sus trabajos evolutivos dentro de una sola red evolutiva unificada, basada en la genética y en la teoría de la selección natural.

Pero, mientras que el libro de Dobzhansky había tenido el mérito de enfatizar las características poblacionales de la evolución, no había logrado explicar suficientemente lo que su propio título proponía: el origen de las especies. Su esquema presentaba a los genes como el blanco de la selección y perdía de vista la selección al nivel de los organismos individuales. Y es en este nivel del individuo donde el libro de Mayr, gracias a su perspectiva de sistemático y naturalista, amplió la síntesis iniciada por Dobzhansky.

Para Ernst Mayr, el mérito del libro de Dobzhansky residía en su enfoque poblacional y en la utilidad de su concepto de *mecanismos de aislamiento* para comprender las bases genéticas del origen de las especies. Sin embargo, Dobzhansky no explicaba cómo es que podían alcanzarse dichos mecanismos de aislamiento y eso fue, principalmente, lo que Mayr se propuso explicar en su *Systematics and the Origin of Species* (1942).

Y es que —como el propio Mayr (1980) mencionaría varios años después al reconstruir la historia de síntesis moderna—, el explicar los mecanismos genéticos de especiación no era suficiente para explicar el origen de la variación, o de los cambios evolutivos al interior de una población. En los años de la síntesis lo que era urgente explicar era el origen del aislamiento reproductivo entre las poblaciones, ya que la especiación no se trata tanto del origen de nuevos tipos como de la aparición de mecanismos de protección contra la entrada de genes externos en una población.

Por consiguiente, Mayr se dedicó a analizar el papel de las variaciones geográficas y qué procesos debían ocurrir en las poblaciones naturales para que, eventualmente, se llegara a constituir un mecanismo de aislamiento. Mayr concluyó que, en la gran mayoría de los casos, sólo el aislamiento geográfico entre las poblaciones permite que lleguen a acumularse las diferencias genéticas necesarias para formar los mecanismos de aislamiento de que hablaba Dobzhansky.

¹² Smocovitis hace notar que antes de que aparecieran estos libros, todos los autores habían publicado ya una serie de artículos sobre temas relacionados, los cuales habían sido leídos por cada uno. De tal suerte que el marco conceptual de Dobzhansky había madurado como resultado de un tráfico multidireccional de influencias, negociadas y renegociadas con colegas que se encontraban tanto al interior como al exterior de su grupo local en la Universidad de Columbia.

Mayr también subrayó en *Systematics and the Origin of Species* que los procesos de especiación, que se presentaban gracias a las variaciones geográficas, se daban a tasas lentas y graduales de cambio. Su insistencia en este aspecto tenía como objetivo no sólo rescatar el gradualismo de Darwin, sino también contrarrestar los argumentos saltacionistas que había presentado Richard Goldschmidt en su libro *The Material Basis of Evolution* (1940), publicado sólo dos años antes del propio libro de Mayr.

Para George Gaylord Simpson, que estaba convencido del criterio de la cuantificación en la evolución, la conmensurabilidad de la selección natural —como había sido propuesta por Dobzhansky—, permitiría rescatar a la paleontología de los horrores metafísicos de la evolución dirigida (Smocovitis 1996). El libro de Simpson, *Tempo and Mode in Evolution* (1944), tuvo un poderoso efecto, a su vez, en la validación del marco teórico de Dobzhansky, al proveer a la genética evolutiva de evidencias paleontológicas donde podía observarse históricamente el proceso evolutivo.

Por su parte, el libro de G. Ledyard Stebbins, *Variation and Evolution in Plants* (1950), logró por vez primera colocar la caótica profusión de conocimientos sobre las plantas, acumulada a lo largo de los años, bajo un mismo esquema evolutivo, coherente y compatible con la genética evolutiva de Dobzhansky.

De este modo, y con la excepción de disciplinas como la embriología y la fisiología —para las que los conocimientos genéticos de la época y el nuevo enfoque poblacional no ofrecían aún una alternativa sólida a su tradición mecanicista—, la colección de obras de la *Columbia Biological Series* logró articular las diversas prácticas biológicas en una sola red de conocimientos evolutivos que constituyó el inicio de la nueva síntesis darwinista. Sin embargo, estos libros sobre genética, sistemática, paleontología y botánica de la Universidad de Columbia representaron sólo un microcosmos, y la verdadera síntesis se logró con la incorporación de otras importantes obras, editadas fuera de los Estados Unidos, como el libro de Bernhard Rensch, *Neure Probleme der Abstammungslehre* (1947), y el de Julian Huxley, *Evolution: The Modern Synthesis* (1942), de donde la síntesis moderna tomó su nombre.

Mayr (1982a, p.569) propone tomar como la fecha definitiva de consolidación de la síntesis evolutiva la del simposio internacional celebrado en Princeton, New Jersey, entre el 2 y el 4 de enero de 1947. En sus propias palabras, al terminar el simposio hubo entre todos los participantes un acuerdo unánime con las conclusiones de la síntesis y con los

principios básicos de: 1) el gradualismo de la evolución; 2) la preeminente importancia de la selección natural, y 3) el aspecto poblacional del origen de la diversidad.

Desde el punto de vista de Mayr, la constitución de la nueva síntesis ha sido el evento más decisivo en la historia de la biología evolutiva desde la publicación en 1859 de *El origen de las especies*, aunque no por ello debe ser tomada como un cambio revolucionario, ya que se trató sólo de la maduración final de la teoría darwinista de la evolución. No se trató, por tanto, de un nuevo paradigma, en el sentido de Thomas Kuhn (1962) sino, más bien, de la fusión de dos diferentes tradiciones de investigación (la genética experimental y la historia natural con su enfoque poblacional), en el sentido propuesto por Larry Laudan (1977): un evento en que dos tradiciones de investigación distintas, en lugar de socavarse mutuamente, llegan a amalgamarse, produciendo una síntesis que resulta progresiva respecto a cualquiera de las dos tradiciones anteriores.

3.3 Las ideas de George Gaylord Simpson sobre el tiempo y modo en la evolución

George Gaylord Simpson escribió *Tempo and Mode in Evolution* (1944) inspirado por el libro de Dobzhansky. Antes de su publicación, la mayoría de los paleontólogos sostenían ideas saltacionistas (donde simplemente aplicaban la teoría mutacionista de De Vries a su campo de estudio), según las cuales la ausencia de formas intermedias en el registro fósil probaba la aparición súbita de nuevas especies, o bien ideas ortogenetistas, según las cuales el registro fósil ofrecía amplia evidencia de evolución mediante adaptaciones progresivas y dirigidas, por lo que, en ambos casos, la evolución darwinista mediante selección natural de mutaciones accidentales era considerada como irreconciliable con el registro fósil (Mayr 1980).

Sin embargo, Simpson se propuso aplicar la genética de poblaciones a la interpretación del registro fósil y mostrar la congruencia de la teoría darwinista con las pruebas paleontológicas. A lo largo del libro, Simpson busca mostrar, una y otra vez, la consistencia del cambio evolutivo que muestra la paleontología con los principios de la genética moderna, ligando de esta manera a su propia disciplina en el cuerpo teórico de la nueva síntesis.

En el capítulo III, dedicado a los *Tipos de evolución*, Simpson distingue entre "macro evolución" y "mega evolución", reservando el primer término para la aparición de

grupos taxonómicos "en o cerca del nivel mínimo de discontinuidad genética", es decir, especies y géneros, y deja el segundo término para las categorías taxonómicas arriba del nivel de género. A lo largo de este capítulo argumenta que el gradualismo es una mejor explicación que la interpretación saltacionista para cada uno de los casos que muestra el registro fósil, así como que la selección natural es el principal mecanismo responsable de los cambios evolutivos. Sin embargo, el mayor reto que enfrentó a la unidad y consistencia de su argumento provino de los hiatos estratigráficos ("gaps"), es decir, de las discontinuidades del registro fósil, particularmente en la escala de aparición de nuevos *Baupläne* sin formas intermedias. Simpson hace recaer parte de la explicación en el clásico argumento de la imperfección del registro fósil, pero también admite que un patrón tan marcado no puede ser enteramente producto de la imperfección del registro.

One school of thought maintains that the gaps have no meaning for evolution and are entirely a phenomenon of record. Another school maintains that transitional forms never existed. As so often happens, examination will show that neither extreme view is likely to be correct and that the most probable interpretation lies between these two theories, although nearer to the first (Simpson 1944, p.115).

En seguida propone que parte de la explicación para los gaps reside en que los cambios evolutivos pueden haberse acelerado de pronto, y sostiene que la tasa de evolución variará de acuerdo al tamaño de las poblaciones, siendo, en términos generales, muy lenta para las grandes poblaciones y más rápida a medida que el tamaño de la población disminuye. Por ello, critica los intentos simplistas de extrapolar las tasas de evolución conocidas para cierto período a otros períodos, o a los gaps estratigráficos, como si las tasas tuvieran que ser siempre constantes o lentas:

Attempts to fill the gaps of record by simple extrapolation have frequently been made. In the case of these major gaps extrapolation on the postulate of uniform rates leads to absurdities... The morphological difference between modern opossums and some Cretaceous opossums is slight, but some 60'000,000 years of evolution occurred between them. If the missing pre-Cretaceous sequence changed at a comparable rate, transition from a reptile to an opossum can hardly have taken less than 600'000,000 years... in short it must have occurred in the pre-Cambrian, which is certainly absurd (p.119).

Poco después, volviendo al tema de las tasas cambiantes, probablemente en función al tamaño de las poblaciones, escribe:

The change, for instance, from a carnivore or insectivore to an early cetacean is much more profound than the recorded change from early to late cetaceans; but that from a phenacodont or other condylarth to *Eohippus* is less than from *Eohippus* to a late perissodactyl. It follows that the basic differentiation must have proceeded, on the average, more rapidly than the later recorded evolution. almost surely twice as fast and probably more, quite possibly ten or fifteen times as rapidly in some cases.

According to the theories of population genetics previously summarized, such unusually high rate of evolution are very improbable in large populations and are most consistent with the postulate that the transitional populations were small. This is the hypothesis already shown to be most likely as a primary cause of the systematic deficiency of record... (p.121).

Más adelante en esta tesis volveremos al tema de las tasas de cambio evolutivo dentro del cuerpo teórico de la síntesis moderna. En este momento, sin embargo, baste con dejar sentado que Simpson no sólo no propuso que las tasas deben ser lentas y uniformes, sino que rechazó esta idea por absurda.

Finalmente, y con respecto a los diversos *tipos* de evolución, Simpson adopta la visión de Dobzhansky de que los procesos microevolutivos son los mismos que explican la macroevolución cuando son llevados a escalas geológicas de tiempo:

This is believed to be the typical and, with variations, the general process of mega-evolution, but it is not believed to be confined to that level. Qualitatively similar processes, less only in duration in the degree of ecological change involved, seem certainly to occur in macro-evolution and even in micro-evolution. The materials for evolution and the factors inducing and directing it are also believed to be the same at all levels and to differ in mega-evolution only in combination and in intensity (p.124).

En el capítulo VII, dedicado a los *Modos de evolución*, Simpson establece tres diferentes *modos*: especiación, evolución filética y evolución cuántica.

En la *especiación* hay una diferenciación de dos o más grupos a partir de una población original, los cuales se dividen inicialmente en diferentes subzonas adaptativas. Para Simpson, la especiación podía darse de manera muy rápida, pero esta tasa no era

sostenible por mucho tiempo; de modo que si se daba a través de largos períodos de tiempo, entonces tendría que ocurrir a tasas moderadas de evolución.

En la *evolución filética* ocurre un cambio sostenido y direccional (pero no necesariamente rectilíneo) de los caracteres promedio de una población. En contraste con el modo de especiación, en el que se da la subdivisión de una población, en la evolución filética va cambiando la población completa¹³. Obviamente, este cambio da origen a nuevas especies, sólo que en este caso se trata de especies sucesionales (cronoespecies), y no de especies contemporáneas, como sucede en el modo anterior. La evolución filética sucede básicamente dentro de una misma zona adaptativa, en contraste con la manera subzonal de la especiación (ver Figura 3:1).

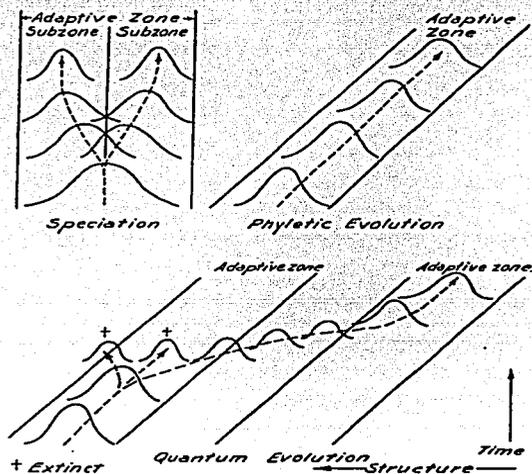


Figura 3.1 Diagrama con ejemplos característicos de los tres principales modos de evolución. Las líneas punteadas representan la filogenia y las curvas de frecuencia representan a las poblaciones en sus estadios sucesivos (tomado de Simpson 1944).

En opinión de Simpson (p.203), nueve décimas partes de los datos que se han podido extraer del registro fósil caen en el patrón de la evolución filética, lo que ha

¹³ Actualmente es más común nombrar como *cladogénesis* al modo que Simpson llamó especiación, y llamar *anagénesis* al proceso que definió como evolución filética. En esta tesis emplearemos ambos pares de términos, dependiendo de la preferencia del autor que se esté analizando en cada sección.

que si no es el modo dominante, sí es uno de los modos de evolución más comunes y, además, es el modo en que la evolución tiende a ser más estrictamente adaptacionista. Por último, y dado que a diferencia de la naturaleza episódica de la especiación, la evolución filética actúa sobre largos períodos de tiempo, ésta es capaz de producir cambios considerablemente mayores.

Sin embargo, Simpson se daba cuenta de que la evolución filética no podía proporcionar una explicación suficiente para las discontinuidades del registro fósil. De modo que propuso un mecanismo distinto para estos casos: la *evolución cuántica*.

Este término lo definió como "el cambio relativamente rápido de una población biótica en desequilibrio hacia una equilibrio marcadamente distinto al de la condición ancestral" (p.206). Siguiendo con la metáfora –tomada de Wright– del paisaje de zonas adaptativas, la evolución cuántica es interzonal, en contraste con la evolución filética (zonal) y la especiación (subzonal). Por lo tanto, implica una forma de discontinuidad: la población debe pasar de una zona adaptativa a otra, atravesando entre ambas por una fase de desequilibrio, es decir, por una fase no-adaptativa:

In quantum evolution equilibrium is lost, and a new equilibrium is reached. There is an interval between the two equilibria, the biological analogue of quantum, in which the system is unstable and cannot long persist without either falling back to its previous state (rarely or never accomplished in fact), becoming extinct (the usual outcome), or shifting the whole distance to the new equilibrium (quantum evolution, strictly speaking). (p.207)

Simpson sostiene que éste debe haber sido el modo dominante a través del cual se originaron las unidades taxonómicas de rango elevado, como las familias, órdenes y clases, y que debido a la peculiaridad de este modo evolutivo lo más probable es que ocurriera al interior de pequeñas poblaciones (donde la deriva génica propuesta por Wright podría operar, y donde la probabilidad de conservación de restos fósiles disminuiría casi a cero). Propone que la evolución cuántica puede ser dividida en tres fases: 1) una fase inadaptativa, en la que la población en cuestión pierde su equilibrio ancestral; 2) una fase pre adaptativa, en la que hay una fuerte presión de selección que impulsa a la población hacia un nuevo equilibrio, y 3) una fase adaptativa, en la que se ha alcanzado el nuevo equilibrio (ver Figura 3.1).

Al respecto, un poco más adelante, Simpson vuelve a recalcar:

A necessary condition for quantum evolution is the appearance of preadaptation, which in the typical case, although not in all cases, means the fixation of characters that are inadaptive or at most non-adaptive in the circumstances under which they first appear (p.210).

Por lo tanto, es un proceso básicamente no-adaptativo que se inicia, en la mayor parte de los casos, por la fijación aleatoria de mutaciones no-adaptativas en poblaciones pequeñas (p.211), aunque también puede ser iniciado como resultado de un cambio brusco en el medio ambiente, cuya brusquedad resulte más rápida que el tiempo que requeriría la población para adaptarse y que provoca, por tanto, un desequilibrio adaptativo inicial.

Finalmente, Simpson hace notar que no pretende que el proceso sea saltacionista. Se trata de un proceso de cambio gradual, pero a una velocidad tan alta que geológicamente aparecerá como instantáneo, provocando la apariencia de discontinuidades en el registro fósil.

3.4 El núcleo firme de la síntesis moderna

Para Imre Lakatos (1982) la unidad descriptiva típica del quehacer científico no es una teoría aislada, ni un conjunto de teorías, sino un *programa de investigación*. Cada programa de investigación cuenta con un *núcleo firme*, "tenazmente protegido contra las refutaciones mediante un gran *cinturón protector* de hipótesis auxiliares. Y, lo que es más importante, el programa de investigación tiene también una heurística, esto es, una poderosa maquinaria para la solución de problemas que... asimila las anomalías e incluso las convierte en evidencia positiva" (Lakatos 1982, p.13). Éste es el caso de la síntesis moderna; no se trata de una teoría aislada, inmóvil desde la década de los cuarenta del siglo pasado, sino de un verdadero programa de investigación, en torno al cual hay una activa comunidad científica que continúa investigando y aportando nuevos conocimientos.

Lakatos sostiene que los programas de investigación también pueden ser caracterizados por medio de su heurística, tanto positiva como negativa. "La heurística negativa especifica el núcleo firme del programa, que es *irrefutable* por decisión metodológica de sus defensores; la heurística positiva consiste de un conjunto,

parcialmente estructurado, de sugerencias o pistas sobre cómo cambiar y desarrollar las *versiones refutables* del programa de investigación, sobre cómo modificar y complicar el cinturón protector *refutable*" (p.68).

Según este esquema, "...las anomalías no se aceptan como refutaciones del núcleo firme sino como refutaciones de algunas hipótesis del cinturón protector. En parte, debido a la presión empírica (pero, en parte también, según el *diseño* de su heurística) el cinturón protector es modificado constantemente, expandido, complicado, mientras que el núcleo firme permanece intacto" (p.230). Con el objeto de que el cinturón protector sea el que reciba los impactos de las refutaciones, podrá ser ajustado continuamente e incluso completamente sustituido.

En este momento de nuestra exposición necesitamos aclarar, entonces, qué entendemos por el núcleo firme de la síntesis moderna (y así, por exclusión, poder considerar a todas las demás hipótesis de la teoría sintética de la evolución como parte de su cinturón protector).

Como hemos visto en la sección 3.2, en el simposio internacional de Princeton, en enero de 1947, se llegó a las siguientes conclusiones sobre la síntesis moderna: (1) la evolución es gradual; (2) la selección natural es el principal mecanismo evolutivo; (3) la diversidad tiene un origen poblacional (Mayr 1982).

Dieciséis años después de este simposio, en *Animal Species and Evolution*, Mayr ofrece esta otra definición del núcleo firme de la síntesis moderna:

The proponents of the synthetic theory maintain that all evolution is due to the accumulation of small genetic changes, guided by natural selection, and that transpecific evolution is nothing but an extrapolation and magnification of the events that take place within populations and species (Mayr 1963, p.586).

En realidad, aunque ambas definiciones no son idénticas, no se contradicen, sino que resaltan aspectos diferentes de un mismo consenso. Desde mi punto de vista, y de acuerdo a lo expresado por los autores cuyas obras se citan en este capítulo y más adelante, este consenso entre los neodarwinistas sobre lo que constituye el núcleo firme de la síntesis moderna implica los siguientes tres principios:

a) Que la selección natural es el *principal* mecanismo evolutivo y el *único* que produce adaptación. No se pretende, en ningún momento, que la selección natural sea el único agente evolutivo, pero sí que desempeña un papel preeminente, en tanto que la

evolución es concebida –desde Darwin y hasta la síntesis moderna– como un proceso esencialmente adaptativo.

b) Que la evolución es necesariamente gradual. Pero gradual no en el sentido de que deba darse continuamente o a una tasa uniforme; sí, en cambio, en otros dos sentidos: los cambios deben ser graduales en su magnitud, para que el cambio fenotípico producido no resulte inadaptativo, y deben ser graduales en el tiempo, ya que antes que cualquier mutación individual ventajosa prevalezca en una especie, deberá extenderse en la población mediante la herencia a las progenies en sucesivas generaciones.

c) Cualquier mecanismo evolutivo debe ser consistente con lo que sabemos de genética y de microevolución (esto implica que cualquier proceso macroevolutivo deberá ser consistente –es decir, no podrá estar reñido– con la microevolución; nótese, sin embargo, que decir esto es distinto que afirmar que *los procesos macroevolutivos se deben poder reducir a explicaciones microevolutivas*, lo cual sería incorrecto por varios motivos, como veremos en detalle en las secciones 7.6 y 7.8).

Sin embargo, en opinión de Eldredge (1985a, 1995) y de Gould (1983a, 2002), esta caracterización de la síntesis no refleja su espíritu inicial, sino aquello en lo que se convirtió una vez que sufrió un proceso de endurecimiento, proceso que dejó fuera de su esfera de estudio a cualquier proceso evolutivo que no estuviera basado en la primacía de la selección natural y, consiguientemente, de los caracteres adaptativos. A continuación analizaremos esta otra visión de la síntesis moderna: la concepción de la síntesis evolutiva desde la mirada de los autores del equilibrio puntuado.

3.5 El endurecimiento de la nueva síntesis evolutiva

En opinión de Gould (1983a y en 2002, cap.VII) mientras que la primera fase de la síntesis –la fase del desarrollo de la genética de poblaciones– se caracterizó por ser *restrictiva* (en el sentido ya señalado de restringir las teorías evolutivas de la época a sólo aquellos modelos congruentes con los mecanismos genéticos conocidos), también se caracterizó por ser *plural* respecto a las posibles causas del cambio evolutivo. La segunda fase, sin embargo, se habría caracterizado por un valioso esfuerzo inicial de síntesis seguido por un lamentable proceso de endurecimiento, contrario a toda pluralidad, dentro

de un grupo reducido de investigadores, dando por resultado una síntesis por *consenso limitado*.

La pluralidad de la primera fase estaría representada por las ideas de Sewall Wright y, sobre todo, de John B. S. Haldane. En el caso de este último, la pluralidad de su pensamiento se reflejaba, incluso, desde el título de su libro: *The Causes of Evolution* (1932). Desde el punto de vista de Gould, Haldane –en contraste con la actitud de Fisher de hacer generalizaciones abstractas– se esforzó por tratar de buscar respuestas, bajo su esquema teórico, para los casos particulares de la historia natural que ofrecían mayores retos explicativos. De esta manera, habría permitido un rango substancial de excepciones al darwinismo –si bien supeditadas, una vez ocurridas, al filtro de la selección natural–, entre las que estarían mecanismos de tipo *cuasi* saltacionista para la aparición de nuevas especies:

But, if we come to the conclusion that natural selection is probably the main cause of change in a population, we certainly need not go back completely to Darwin's point of view. In the first place, we have every reason to believe that new species may arise quite suddenly, sometimes by hybridization, sometimes perhaps by other means. Such species do not arise, as Darwin thought, by natural selection. When they have arisen they must justify their existence before the tribunal of natural selection, but that is a different matter... Secondly, natural selection can only act on the variations available, and these are not, as Darwin thought, in every direction... Mutations only seem to occur along certain lines (Haldane 1932, p.138).

Pero había otros modos de cambio no-darwinista que intrigaban a Haldane. En primer lugar, dejaba abierta la posibilidad de que hubiera un pequeño espacio para una tendencia interna degenerativa, en cierto modo al estilo de la ortogénesis que defendían algunos paleontólogos, que podría explicar el hecho de que las mutaciones deletéreas fueran mucho más comunes que las progresistas, haciendo más probable que la evolución fuera degenerativa que hacia formas progresivas:

Degeneration is far commoner phenomenon than progress. It is less striking because a progressive type, such as the first bird, has left many different species as progeny, while degeneration often leads to extinction, and rarely to a wide-spread production of new forms... But if we consider any given evolutionary level we generally find one or two lines leading up to it, and dozens leading down (1932, p.152).

En segundo lugar, Haldane pensaba —como muchos taxonomistas— que la mayoría de los caracteres que servían para diferenciar a las especies no solían tener un significado adaptativo:

But when we have pushed our analysis as far as possible, there is no doubt that innumerable characters show no sign of possessing selective value, and, moreover, these are exactly the characters which enable a taxonomist to distinguish one species from another. This had led many able zoologist and botanist to give up Darwinism (1932, p.113).

Finalmente, Haldane ponía en duda que la mayoría de los cambios evolutivos se hubieran dado en la manera en que Fisher (1930) sostenía, es decir, a través de cambios muy graduales en las frecuencias génicas de grandes poblaciones, regulados por pequeñas presiones de selección. Por el contrario, pensaba que ese tipo de cambios podrían ser la excepción, y que la evolución avanzaba más frecuentemente en poblaciones muy pequeñas, tal vez impulsada por procesos de deriva génica al estilo de Wright:

But Wright theory certainly supports the view taken in this book that the evolution in large random-mating populations, which is recorded by paleontology, is not representative of evolution in general, and perhaps gives a false impression of the events occurring in less numerous species. It is a striking fact that none of the extinct species, which, from the abundance of their fossil remains, are well known to us, appear to have been in our own ancestral line. Our ancestors were mostly rather rare creatures (1932, p.213).

Esta apertura de ideas hacia la existencia de otros mecanismos evolutivos, no necesariamente adaptacionistas, es lo que lleva a Gould (2002) a afirmar que la primera fase de la síntesis fue plural. Sin embargo, tanto él como Eldredge (1995) aseguran que, en la segunda fase, esta pluralidad inicial no se respetó y que, al final, fue sólo la genética de poblaciones de Fisher, la más ortodoxa y estrictamente adaptacionista de las tres, la que sirvió de núcleo unificador para la conclusión del proceso de síntesis.

Según esta interpretación, los mismos arquitectos de la segunda fase fueron endureciendo sus modelos teóricos en las sucesivas ediciones de sus obras, hasta llegar, a finales de los cuarenta y durante los años cincuenta del siglo veinte, a una síntesis

estrictamente adaptacionista y restringida a la genética de poblaciones de Fisher (Gould 1983a,b). Veamos, a continuación, en qué se fundamenta esta afirmación.

Genetics and the Origin of Species tuvo tres ediciones (1937, 1941 y 1951), y las diferencias y correcciones entre estas ediciones no fueron menores. En estas diferencias en el texto se apoya Gould (1983a, 2002) para sostener que, entre la primera y la última edición, Dobzhansky transitó desde una visión plural a un enfoque fuertemente adaptacionista.

En la primera edición de su libro, Dobzhansky sostiene que toda la evolución puede explicarse en función de los fenómenos genéticos observables. Sin embargo, en lo relativo a las fuerzas que moldean y preservan las variaciones en la naturaleza, Dobzhansky es más plural: afirma que la selección natural es una fuerza importante, pero no le asigna un papel predominante (p.120). Considera que la deriva génica es una importante fuente de cambios evolutivos en la naturaleza, argumenta que algunas razas locales pueden llegar a formarse sin influencia de la selección natural y sostiene que la dinámica evolutiva depende, en gran medida, del tamaño de las poblaciones, ya que la selección no siempre determina el resultado final, el cual puede estar influido por efecto de la deriva génica, la migración y el aislamiento.

Dobzhansky acepta el éxito de Darwin para explicar las adaptaciones como producto de la selección natural, pero una vez asentado este hecho, opina que sería equivocado extrapolar el mecanismo y argumentar que la selección controla la dirección de todos los cambios evolutivos (p.150). Para Dobzhansky no es posible hacer una generalización tan grande del poder de la selección natural, y por ello mismo critica el estricto seleccionismo de Fisher (p.151). Y, en una sección en que retoma el "modelo insular" de Wright (pp. 185-191), sugiere que este modelo podría validar la impresión generalizada entre los naturalistas de que las diferencias morfológicas entre las razas y especies con frecuencia no tienen un significado adaptativo.

Sin embargo, para la edición de 1951 los cambios introducidos al texto reflejan un endurecimiento en relación a la importancia de las adaptaciones mediante selección natural en la dinámica evolutiva. Dobzhansky suprime dos capítulos que contenían la mayor parte del material sobre cambios no debidos a la selección natural, como la poliploidía y los arreglos cromosómicos (si bien son incluidos, de forma más reducida, dentro de otros capítulos). A cambio, añade un nuevo capítulo sobre "polimorfismo

adaptativo" (pp.108-134), en el que ahora resta importancia a la deriva génica y subraya el papel de la selección en el mantenimiento del polimorfismo.¹⁴

Pero la adición más emblemática del nuevo papel dominante que se le estaba asignando al modelo adaptacionista está justo al principio de la tercera edición (pp.9-10). En estas páginas Dobzhansky enfrenta la clásica pregunta de taxonomía sobre por qué los organismos parecen formar conjuntos discretos dentro de la totalidad del espacio morfológico, ¿por qué, por ejemplo, dentro del dominio de los mamíferos carnívoros tenemos un grupo de felinos, otro de cánidos, otro de úrsidos y otro de mustélidos, dejando tanto espacio morfológico disponible entre cada uno de estos grupos? Para responder a este hecho, Dobzhansky utiliza el modelo de los paisajes adaptativos de Sewall Wright, pero lo hace en un nivel inapropiado. Dobzhansky cambia sutilmente el significado de este modelo desde una explicación para situaciones no-óptimas (que implican caracteres no adaptativos), a un argumento adaptacionista que muestra puras soluciones óptimas. Gould hace notar —y me parece que con toda razón— que Wright desarrolló este modelo para explicar la existencia de diferencias entre los demos *al interior* de una misma especie, proponiendo la metáfora del paisaje con valles y montañas de diferente altitud para justificar un situación básicamente no adaptacionista: si existe un "solución óptima" para el fenotipo de una especie (el pico más alto en el paisaje), ¿por qué entonces no todos los demos se encuentran ahí? Pero, como dice Gould, si tomamos este modelo y lo llevamos a un nivel distinto, comparando a las especies de un clado, la metáfora del paisaje con diferentes niveles de adaptación se convierte en un marco para justificar un estricto adaptacionismo. Cada pico —bajo esta nueva interpretación—, se convierte ahora en la forma óptima para cada especie (en lugar de las formas no óptimas para los demos dentro de una misma especie), y así el paisaje representa un conjunto de soluciones óptimas ocupadas por las diferentes especies de un clado.

Dobzhansky intenta solucionar el problema de la discontinuidad morfológica con un argumento adaptacionista que sugiere la existencia de un espacio ecológico, organizado en nichos óptimos pre-existentes, donde los diseños morfológicos buenos encontrarán su sitio ideal:

¹⁴ Ruse (1999, p.103) ofrece una explicación para este cambio de Dobzhansky en relación a la deriva génica entre la primera y la tercera edición, que Gould sólo menciona de pasada en su artículo de 1983a y que ha omitido en el libro de 2002: en los años inmediatamente posteriores a la primera edición, el trabajo de campo de Dobzhansky (respaldado con experimentos) le convenció de que la deriva era mucho menos importante de lo que había pensado Wright —y él mismo en 1937—, cuando descubrió que las poblaciones naturales de *Drosophila* que estudiaba presentaban cambios cíclicos sistemáticos en patrones cromosómicos específicos, asociado cada uno a las diferentes estaciones del año, y que se repetían año con año. Tal regularidad excluía la posibilidad de que un mecanismo aleatorio y no dirigido, como la deriva génica, fuera el responsable de la variación. Sólo la selección natural podría sostener un patrón de ese tipo.

The enormous diversity of organisms may be envisaged as correlated with the immense variety of environments and ecological niches which exist on earth. But the variety of ecological niches is not only immense, it is also discontinuous... The adaptive peaks and valleys are not interspersed at random. "Adjacent" adaptive peaks are arranged in groups, which may be likened to mountain ranges in which the separate pinnacles are divided by shallow notches. Thus, the ecological niche occupied by the species "lion" is relatively much closer to those occupied by tiger, puma, and leopard than to those occupied by wolf, coyote, and jackal. The feline adaptive peaks form a group different from the group of the canine "peaks". But the feline, canine, ursine, musteline, and certain other groups of peaks form together the adaptive "range" of carnivores, which is separated by deep adaptive valleys from the "ranges" of rodents, bats, ungulates, primates, and others... The hierarchic nature of the biological classification reflects the objectively ascertainable discontinuity of adaptive niches, in other words the discontinuity of ways and means by which organisms that inhabit the world derive their livelihood from the environment (1951, p.9).

De este modo, pareciera que Dobzhansky transforma la estructura jerárquica de la taxonomía en un proceso por el que los clados van encajando en espacios ecológicos pre-existentes. Las discontinuidades aparecen, entonces, no tanto en función de la historia evolutiva sino como reflejo de una topografía adaptativa.

Para Gould, este esfuerzo por presentar las discontinuidades morfológicas bajo un esquema adaptacionista, emblemático del *endurecimiento* teórico de la síntesis moderna, lleva a Dobzhansky a dar semejante explicación, en lugar de simplemente apelar a las consecuencias de las homologías y de las constricciones genéticas, ya que si todos los felinos comparten un mismo tipo morfológico es porque todos tienen un mismo antepasado común, del cual han heredado su *Bauplan* de felinos. El adaptacionismo de Dobzhansky le hace olvidar, según Gould, que es la genealogía, y no las adaptaciones actuales, la que explica la distribución de formas en el espacio morfológico.

George Gaylord Simpson, por su parte, transformó radicalmente su propio concepto de evolución cuántica entre la primera edición de *Tempo and Mode in Evolution* (1944) y lo que podría considerarse la siguiente edición, si bien ya bajo un título distinto (Simpson 1953).

La evolución cuántica, que en su versión original hemos expuesto ya en la sección 3.3, era para Simpson "quizá el resultado más importante de mi investigación, aunque también el más controversial e hipotético" (1944, p.206). Si, a pesar de su preferencia por

emplear argumentos seleccionistas, Simpson formuló como su propuesta más importante un proceso evolutivo que implicaba la fijación aleatoria de mutaciones no-adaptativas, era porque sólo así —gracias a la postulación de la evolución cuántica—, quedaban explicados *todas* los eventos del registro fósil, incluidas las discontinuidades o *gaps*, dentro del marco de los modelos genéticos conocidos. Ya no había razón, por tanto, para poner en duda que el material y los procesos genéticos responsables de los cambios microevolutivos eran los mismos para la macro y la mega evolución, variando sólo en su combinación e intensidad.

En opinión de Gould (1983a, 2002), el énfasis de Simpson en la evolución cuántica en la edición de 1944 también demuestra la visión plural que éste tenía sobre los mecanismos evolutivos en ese entonces: su meta era demostrar que todos los eventos de macroevolución podían ser explicados como las consecuencias potenciales de los procesos microevolutivos, pero hasta ahí. No pretendía privilegiar ningún proceso sobre los demás. Si bien favorecía el tema de la selección natural como el mecanismo para la adaptación, también negaba explícitamente que toda la evolución fuera adaptativa o que estuviera bajo el control de la selección natural. Y concluía:

The aspects of tempo and mode that have now been discussed give little support to the extreme dictum that all evolution is primarily adaptive. Selection is a truly creative force and not solely negative in action. It is one of the crucial determinants of evolution, although under special circumstances it may be ineffective, and the rise of characters indifferent or even opposed to selection is explicable and does not contradict this usually decisive influence (1944, p.180).

Pero, cuando casi diez años después se le pidió a Simpson que preparara una nueva edición, éste consideró que la teoría evolutiva se había desarrollado demasiado en esos años como para simplemente hacer una segunda edición de su libro original. De modo que, si bien siguió la estructura y las ideas delineadas en *Tempo and Mode in Evolution*, preparó un texto nuevo, el doble de extenso que el primero: *The Major Features of Evolution*, que se publicó en 1953.

Pero, aunque este libro de 1953 fue planeado como la actualización del texto de 1944, ambos difieren en varios aspectos. Para Gould hay, sobre todo, dos cambios que revisten especial importancia: en primer lugar, la nueva confianza de Simpson en que la selección natural actuando sobre los linajes filéticos es la única causa importante de cambios substanciales. En segundo lugar, el papel disminuido que ahora le atribuye a lo

que diez años antes había anunciado como su contribución más importante: la evolución cuántica.

Como hemos visto en la sección 3.3, la evolución cuántica (en el libro de 1944) puede surgir cuando una pequeña población ha perdido su equilibrio ancestral y entra en una fase inadaptativa, en la que una gama de mecanismos genéticos, entre ellos la deriva génica, pueden llevarla a través de un valle no adaptativo hasta encontrar un nuevo pico adaptativo. En este sentido, la evolución cuántica resulta cualitativamente diferente de los demás modos de evolución: la especiación y la evolución filética, en tanto que es el único modo que incluye procesos no adaptativos. Sin embargo, esta definición cambió radicalmente en 1953. En primer lugar, Simpson dice ahora que la deriva génica no puede iniciar ningún evento evolutivo importante:

Genetic drift is certainly not involved in all or in most origins of higher categories, even of very high categories such as classes or phyla (1953, p.355).

En el texto de 1953 la evolución cuántica sólo ocupa cuatro páginas del capítulo ampliado sobre los modos de evolución y, lo que es más importante, el concepto ha mutado su significado a ser sólo el nombre que se le da a la evolución filética cuando el proceso opera a una tasa máxima; es decir, ya no se trata de un *modo* distinto, sino tan sólo de un *tiempo* distinto de evolución, que difiere sólo en cuestión de grado de la transformación gradual de una población que se da en la evolución filética. Dice ahora Simpson que:

[quantum evolution] is not a different sort of evolution from phyletic evolution, or even a distinctly different element of the total phylogenetic pattern. It is a special, more or less extreme and limiting case of phyletic evolution (p.385).

La hipótesis central de 1944 sobre una fase inicial absolutamente inadaptativa ha desaparecido en el texto de 1953, y ha sido reemplazada por el concepto de una fase "relativamente inadaptativa". Para Gould (2002), esta noción de una *relativa* inadaptación le viene bien a la teoría sintética endurecida porque ya no pone en peligro su compromiso con el adaptacionismo. Simpson, vuelto ahora él mismo un adaptacionista, llega a afirmar en 1953 que la evolución cuántica, de hecho, está más rígidamente controlada por la selección natural que cualquier otro modo de evolución:

Indeed the relatively rapid change in such a shift is more rigidly adaptive than are slower phases of phyletic change, for the direction and the rate of change result from strong selection pressure once the threshold is crossed (p.391).

De este modo, el concepto que tanto para Gould (1983a, 2002) como para Eldredge (1985a,b) era la aportación más importante de Simpson en 1944, es suavizado y convertido en algo completamente distinto durante el endurecimiento de la síntesis moderna, en lo que para Gould representa un inexplicable caso de claudicación.¹⁵

En cuanto a Julian Huxley, es considerado por Gould y Eldredge como activamente pluralista en las páginas del libro que dio a la síntesis su nombre (Huxley 1942). Aunque enfatizaba las adaptaciones y el resurgimiento del darwinismo, también consideraba que las distinciones entre taxones de rango bajo eran, en su mayor parte, de caracteres sin valor adaptativo y que la deriva génica de Wright podría explicarlas. En un análisis efectuado por William Provine (1982), en el que contó las referencias tanto a la deriva génica de Wright como a los puntos de vista de Fisher, resultó que el libro de Huxley otorga el mismo tiempo a ambos puntos de vista, lo que en opinión de Gould (1983a) es una muestra del deliberado pluralismo de Huxley en 1942.

Sin embargo, para 1950 Huxley ya había adoptado la versión dura del adaptacionismo. Gould señala que, en el simposio celebrado en 1959 con motivo del centenario de la publicación del *El origen de las especies*, Huxley (1960) defendió el seleccionismo estricto y renunció explícitamente a su concepción anterior acerca de que variaciones no adaptativas podían regular la diversificación en los taxones de bajo rango.

Por último, Ernst Mayr también es acusado de haber transitado desde una posición plural durante el inicio de la segunda fase de la síntesis, a una totalmente adaptacionista para 1963, cuando publicó *Animal Species and Evolution*.¹⁶

¹⁵ Eldredge (1995, p.25) da una pista sobre lo que puede ser parte de la explicación del cambio de Simpson, más allá de su motivación profesional para alinearse con un programa de investigación más adaptacionista: en 1945 Wright publicó en *Ecology* una reseña de *Tempo and Mode in Evolution*, en la cual ridiculizaba a Simpson por un error de notación matemática que había cometido, así como por la mala interpretación que hacía de sus propios conceptos de los equilibrios cambiantes y de la deriva génica. En opinión de Eldredge, esta crítica de Wright tuvo un gran impacto en Simpson y lo influyó para transformar el significado de la evolución cuántica hacia un nuevo sentido más convencional y que prescindiera de las ideas de Wright.

¹⁶ La crítica a Mayr no aparece en el artículo inicial de Gould (1983a) sobre el endurecimiento de la nueva síntesis, pero es ampliamente tratada veinte años después (Gould 2002). Me parece probable que la inicial renuencia a criticar a Mayr se haya debido a que, para ese entonces, Mayr era el único neodarwinista de renombre que no había lanzado ataques frontales contra la teoría del equilibrio puntuado.

En *Systematics and the Origin of Species* (1942), uno de los objetivos principales de Mayr era explicar todos los mecanismos conocidos de origen de nuevas especies de una manera consistente con los mecanismos genéticos conocidos. Su enfoque es darwinista, pero no excluyente. La selección natural es reconocida como la principal fuerza evolutiva, pero no la única, y la adaptación cumple un papel importante pero no exclusivo en la formación de nuevas especies:

...selection, random gene loss, and similar factors, together with isolation, make it possible to explain species formation on the basis of mutability, without any recourse to Lamarckian forces (1942, p.70).

Para el Mayr de este momento, la inclusión de todos los fenómenos macroevolutivos dentro de la síntesis es perfectamente posible y sólo implica que sean explicados mediante los principios de la genética moderna, mas no expresa ningún compromiso con algún modo particular de cambio genético (Gould 2002). De hecho, admite que los factores que determinan los procesos de especiación pueden ser tanto adaptativos como no adaptativos, y dentro de esta segunda categoría menciona a los polimorfismos neutrales y a algunas variaciones geográficas:

There is, however, considerable indirect evidence that most of the characters that are involved in polymorphism are completely neutral, as far as survival value is concerned. There is, for example, no reason to believe that the presence or absence of a band on a snail shell would be a noticeable selective advantage or disadvantage. Among the many species of birds which occur in several clear-cut color phases, there is, with one or two exceptions, no evidence for selective mating or any other advantage of any of the phases (p.75).

Y más adelante, al tratar sobre las variaciones adaptativas, aclara que:

However, it should not be assumed that all the differences between populations and species are purely adaptational and that they owe their existence to their superior selective qualities... Many combinations of color patterns, spots, and bands, as well as extra bristles and wing veins, are probably largely accidental. This is particularly true in regions with many stationary, small, and well-isolated populations, such as we find commonly in tropical and insular species... we must stress the point that not all geographic variation is adaptive (p.86).

Desde el punto de vista de Gould (2002, p.536), el hecho de que el libro de Mayr de 1942 incluyera poco material que tratara directamente sobre adaptaciones se debe no sólo a que el objeto principal de estudio de este libro era el origen y desarrollo de las discontinuidades entre especies, sino también a que la visión de la evolución de Mayr en ese entonces era pluralista y no estaba comprometida aún con el adaptacionismo estricto. Sin embargo en 1963, cuando publicó *Animal Species and Evolution*, la posición de Mayr ya había transitado hacia un "panadaptacionismo" incluso más extremo que en cualquier otro de los libros principales de la síntesis moderna.

En el texto de 1963 Mayr admite la presencia ocasional de algunos caracteres no adaptativos (1963, p.156), pero les resta toda importancia en la lógica de su argumentación, en la que la selección natural mantiene la primacía como la fuerza rectora de la evolución:

Every species is the product of a long history of selection and is thus well adapted to the environment in which it lives. There is no doubt that the phenotype as a whole, including its physiological properties, is adaptive and is produced by a genotype that is the result of natural selection. This is not contradicted by the fact that an occasional component of the phenotype is adaptively irrelevant (1963, p. 60).

Bajo esta nueva posición, en *Animal Species and Evolution* Mayr refuta los principales ejemplos de caracteres no adaptativos que él mismo había ofrecido en su libro de 1942: el polimorfismo neutral y muchas de las variaciones geográficas. Sobre el polimorfismo, ahora escribe que:

Such neutral polymorphism, it was claimed, was maintained by 'accident'. Now that the cryptic physiological effects of 'neutral' genes have been discovered, it is evident that such genes are anything but selectively neutral. It is altogether unlikely that two genes would have identical selective values under all the conditions in which they may coexist in a population (p.162).

En cuanto a las variaciones geográficas, una parte de las cuales había descrito en 1942 como selectivamente neutrales, ahora escribe:

The geographic variations of species is the inevitable consequence of the geographic variation of the environment. A species must adapt itself in different parts of its range to the demands of the local environment. Every local population is under continuous selection pressure for maximal fitness in the particular area where it occurs... Each local environment exerts a continuous selection pressure on the localized demes of every species and models them thereby into adaptedness (p.311).

Pero la transición de Mayr hacia el endurecimiento no se manifiesta tanto, en opinión de Gould, en sus afirmaciones explícitas sobre la casi ubicuidad de las adaptaciones, como en la sutil redefinición que hace de todos los problemas evolutivos como diferentes problemas de adaptación. El verdadero significado de los términos, preguntas y categorías de fenómenos entran ahora al discurso evolutivo bajo presunciones adaptativas. No sólo las explicaciones alternas a la explicación adaptacionista han sido relegadas y casi ignoradas, sino que todo el espacio conceptual de la investigación evolutiva ha sido reconfigurado de tal modo que muy difícilmente es posible considerar, o siquiera formular, un camino potencial para hallar respuestas fuera de la rígida estructura adaptacionista.

Gould (1983a, 2002) dice no saber por qué la síntesis comenzó a endurecerse, pero explica que, una vez endurecidos los principales artifices de la misma, y dada la tendencia natural de los investigadores a admirar y a seguir a los líderes de opinión y a los fundadores de una teoría, fue inevitable que prácticamente todos los neodarwinistas posteriores encuadraran sus propios esquemas teóricos y sus trabajos dentro del programa de investigación adaptacionista establecido tras el endurecimiento de la síntesis moderna.

Smocovitis (1996) coincide en que la síntesis se volvió, para finales de los años cuarenta del siglo veinte, mucho más fuertemente seleccionista (o "adaptacionista", como prefiere decir Gould) que en sus inicios. Pero ella sí ofrece una interpretación de las razones de este endurecimiento:

El abandono del apoyo inicial que Wright, Dobzhansky y Huxley habían dado a la deriva génica y su transición hacia una versión más fuertemente seleccionista de la evolución se debió a la combinación de varios factores: la creencia que los tres compartían en el mejoramiento continuo de la humanidad, así como la creciente necesidad de una evolución progresiva que fuera compatible con una teoría positivista del conocimiento. En este marco filosófico-conceptual, un modelo más fuertemente

seleccionista sería favorecido por aquellos biólogos que, al mismo tiempo que quisieran tener los altos estándares de ciencias como la física desearan, también, contar con un camino que llevara al mejoramiento de la humanidad y que ofreciera una visión optimista y progresiva del mundo. Pero también hubo un importante factor externo: los modelos evolutivos que favorecieran procesos aleatorios como la deriva génica, que reforzaba una visión estocástica de la evolución —y, por extensión, de la cultura—, no serían apoyados en la sociedad de la posguerra, empeñada en la reconstrucción y el mejoramiento de su mundo.

Personalmente no estoy muy seguro de que la segunda parte de la explicación de Smocovitis sea correcta, ya que de todos modos una visión "seleccionista" implica un importante componente aleatorio (en la aparición de las mutaciones con las que deberá trabajar la selección natural), aunque considero que las creencias personales de Wright, Dobzhansky y Huxley (respecto al mejoramiento continuo de la humanidad) sí pueden haber influido en su preferencia por una visión más "adaptacionista".

En cuanto a la interpretación que hace Gould, me llama la atención que su principal argumento en contra del mayor peso que se le dio a la selección natural en la fase final de la síntesis sea la pérdida de pluralidad. Nótese que las críticas no son porque la síntesis moderna haya bajado sus estándares epistémicos, o porque haya ignorado evidencia empírica, o despreciado predicciones inesperadas que se confirmaron. Cuando se nos dice que la síntesis se *endureció* porque privilegió las explicaciones adaptativas, no se nos dice si otros procesos habían probado ser igualmente válidos. Tan sólo se argumenta que se empobreció y perdió objetividad al perder su inicial pluralismo para otros posibles mecanismos evolutivos.

Pero, ¿qué sucede si una teoría pierde su pluralidad de causas potenciales a cambio de ganar precisión? ¿Por qué criticar a la síntesis moderna empleando el argumento de la pluralidad, que tiene una connotación cultural y social, pero no científica? No creo, sin embargo, que Gould haya querido evaluar con criterios sociológicos a la síntesis moderna. Me parece, más bien, que el principio de pluralismo explicativo juega un papel importante en los valores epistémicos de los autores del equilibrio puntuado.

Dejaremos este análisis, de momento, hasta aquí. Pero volveremos al tema en la sección 10.1, al tratar sobre los valores epistémicos de los protagonistas de la controversia.

Las teorías de especiación peripátrica y de cohesión del genotipo de Ernst Mayr como antecedente directo de las ideas sobre especiación del equilibrio puntuado

A pesar del *endurecimiento* teórico de Ernst Mayr y de su *adaptacionismo* –según la perspectiva de Gould y Eldredge– lo cierto es que fueron dos aportaciones suyas, más que ninguna otra idea, las precursoras directas de la teoría del equilibrio puntuado: sus teorías sobre la especiación peripátrica y sobre la cohesión del genotipo.

Al iniciar los años setenta, Niles Eldredge, un joven paleontólogo del Departamento de Invertebrados Fósiles del Museo Americano de Historia Natural, en Nueva York, publicó en *Evolution* (Eldredge 1971) un artículo con sus conclusiones sobre la evolución de los trilobites *Phacops rana* del Paleozoico. En este artículo Eldredge menciona, por vez primera, que el mecanismo de anagénesis que se aplicaba habitualmente a la reconstrucción de filogenias en paleontología no era consistente con la evidencia fósil que él había estudiado, y la cual le llevaba a creer que la especiación realmente ocurría de manera alopátrica, gracias a subpoblaciones que habían quedado aisladas geográficamente y que se situaban en la periferia del área principal de distribución de la especie. Es decir, según el modelo de Mayr. Un año después, este artículo de Eldredge serviría de base para formular, junto con otro paleontólogo, Stephen Jay Gould, del Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard, la teoría del equilibrio puntuado. En la parte final de su artículo conjunto, al explorar una posible base genética para explicar el modelo puntuacionista, Gould y Eldredge volvieron a acudir a Mayr, en este caso a su teoría de la cohesión del genotipo.

Veamos, entonces, qué fue lo que propuso Mayr en cada una de esas dos teorías.

4.1 La especiación peripátrica

Mayr (1982a) ha rastreado los primeros pasos en la idea de la especiación geográfica hasta 1825, con von Buch. Posteriormente, cuando Darwin regresó del viaje del *Beagle*, y debido principalmente a sus observaciones en las islas Galápagos, surgió en él la idea de que el aislamiento geográfico jugaba un papel importante en la generación de las nuevas especies. Esta convicción está registrada en sus cuadernos de notas del periodo 1837-38. El concepto todavía seguía siendo importante para él en sus ensayos de 1842 y 1844. Sin embargo, para cuando publicó el *Origen de las especies* en 1859 ya había abandonado su idea sobre la necesidad del aislamiento geográfico por la opción de una especiación simpátrica, sobre todo para poder explicar la generación de nuevas especies en el interior de los continentes (Sulloway 1979).

Sobre este tema en particular, una de las críticas que recibió la teoría de Darwin provino de Moritz Wagner, quien —durante sus viajes por Algeria— había confirmado que en los escarabajos terrestres (*Pigmelia* y *Melasoma*) la presencia de un río determinaba la formación de distintas variedades en ambas márgenes. Posteriormente Wagner observó fenómenos similares en las especies que viven en montañas, donde los valles se convierten en barreras geográficas (Mayr 1982a). Esto lo llevó a la siguiente conclusión:

The formation of a genuine variety which Mr. Darwin considers to be an incipient species, will succeed in nature only where a few individuals transgress the limiting borders of their range and segregate themselves spatially for a long period from the other members of their species... the formation of a new race will never succeed in my opinion without a long continued separation of the colonists from the other members of their species... Unlimited crossing, the uninhibited cross fertilization of all individuals of a species will always result in uniformity and will turn back to the original condition any variety the characters of which have not been fixed through a series of generations (Wagner 1889).

Darwin, quien con razón insistía en que la selección natural y el cambio evolutivo podían tener lugar aun sin haber ningún tipo de aislamiento, pensaba también que el aislamiento no era necesario para la formación de nuevas especies. Así que le respondió a Wagner: "Mi objeción más fuerte a su teoría [de la especiación geográfica] es que ésta no explica las adaptaciones desplegadas en la estructura de cada ser vivo", como si la adaptación y la especiación fueran fenómenos mutuamente excluyentes (Mayr 1982a). Parece ser que, una vez que Darwin hubo adoptado su concepto de la especiación

simpátrica, nunca volvió a necesitar considerar el componente geográfico en su teorización. Y cuando sostiene que una nueva especie se puede originar a partir de una variedad local, nunca dice que esto ocurra en una población aislada. Aparentemente, para Darwin la evolución avanzaba como un fenómeno estrictamente vertical, es decir, desplegada a lo largo del tiempo, pero sin considerar su componente horizontal: el espacio geográfico (Mayr 1992).

Al iniciar el siglo veinte, los genetistas tampoco mostraron interés en la especiación (con excepción de quienes habían sido educados inicialmente como taxónomos, como Dobzhansky y Stebbins). Los genetistas se referían a la evolución simplemente como el cambio de frecuencias génicas en una población, olvidando así que la evolución consiste en dos fenómenos simultáneos pero distintos: la adaptación y la diversificación. Sólo el segundo de ellos da como resultado la multiplicación de especies, pero este fenómeno fue casi totalmente ignorado en los escritos de Fisher, Haldane y Wright (Mayr 1992). Durante la formación de la nueva síntesis evolutiva —como hemos visto en el capítulo 3— la idea de la multiplicación de especies en el plano horizontal —geográfico— no estaba incluida en las obras de la genética de poblaciones, ni en las de la paleontología; Simpson (1944) no hace ninguna referencia al respecto. De modo que el problema de relacionar la especiación con la macroevolución durante la conformación de la síntesis darwinista recayó, principalmente, en los zoólogos del grupo: Huxley (1942), Mayr (1942, 1954) y Rensch (1947). Pero, entre los tres, fue Mayr quien articuló mejor la idea de que la evolución no sólo se da en el plano vertical —el tiempo— sino también en el plano horizontal —el espacio—, y que para este último plano el aislamiento geográfico de poblaciones jugaba un papel central.

Debido a que Mayr observó que las poblaciones que solían dar inicio a nuevas especies eran, sobre todo, aquellas que quedaban geográficamente aisladas en la periferia del área central de distribución de la especie, él le llamó a este proceso *especiación peripátrica*.¹⁷

Durante la síntesis evolutiva, si bien Dobzhansky (1937) reconocía la importancia de las barreras geográficas, para él sólo eran un mecanismo extrínseco de aislamiento

¹⁷ Aunque en sus escritos Eldredge y Gould han preferido emplear el término de *especiación alopátrica* en lugar de *especiación peripátrica*, el sentido es exactamente el mismo tanto en Mayr como en ellos, y los tres aceptan explícitamente que se refieren a "poblaciones aisladas, situadas al margen del área principal de distribución de la especie." Por lo tanto, en esta tesis emplearé ambos términos como equivalentes, usando el adjetivo *peripátrica* cuando me refiera a escritos de Mayr, y el adjetivo *alopátrica* cuando esté hablando de artículos del equilibrio puntuado (sin que eso quite que otros autores prefieran manejarlos de forma tal que no se traslapen sus significados, ya que no todos los eventos de especiación alopátrica poseen las características de la peripátrica, es decir, no todas las poblaciones aisladas se sitúan en las márgenes del área de distribución principal de su especie).

reproductivo, equivalente al mecanismo intrínseco que representa el aislamiento genético. Fue Mayr (1942) quien hizo notar que, en realidad, había una diferencia fundamental entre los dos factores de aislamiento reproductivo, y que el aislamiento geográfico es un prerrequisito para poder desarrollar el aislamiento genético.

Mayr propuso que las "poblaciones periféricas aisladas, evolucionando rápidamente, podrían ser el lugar de origen de muchas novedades evolutivas. Su aislamiento y su tamaño comparativamente menor podrían explicar fenómenos de rápida evolución y la ausencia de su documentación en el registro fósil" (1954, p.179).

Y así, la teoría del equilibrio puntuado tomaría de Mayr no sólo la idea de que la especiación se da de manera peripátrica, sino también la de que estos eventos de especiación pueden ocurrir en poblaciones tan pequeñas y a tasas de cambio tan rápidas que no quedarían capturados en el registro fósil.

Respecto al papel que su propia teoría de la especiación peripátrica jugó en la formulación de la teoría del equilibrio puntuado, Mayr ha escrito:

The first to pick up my theory was Eldredge (1971), who found in his study of Paleozoic trilobites that the majority of species showed no change in species-specific characters throughout the interval of their stratigraphic occurrence, whereas new species appear quite suddenly in the strata. He therefore proposed that the allopatric model be substituted in the minds of paleontologists for phyletic transformation as the dominant mechanism of the origin of new species in the fossil record. This was followed in 1972 by the Eldredge and Gould paper, in which the term "punctuated equilibrium" was proposed. The Eldredge-Gould proposal was essentially my 1954 theory, except for a far stronger emphasis on stasis, indeed a belief that no further evolutionary change would occur after the speciation process was completed (Mayr 1992, p.26).

Para explicar cómo podía darse este proceso de rápida especiación en las poblaciones periféricas, Mayr (1954) propuso el *principio del fundador*, según el cual el establecimiento de una nueva población por unos cuantos fundadores —que llevarían consigo sólo una pequeña fracción de la variación genética de la población parental— provocaría un cambio tal en el entorno genético de los fundadores, que el valor de selección de algunos de sus genes variaría considerablemente, lo que a su vez alteraría el valor selectivo de muchos otros loci, hasta provocar, finalmente, un nuevo estado de equilibrio genético:

Isolating a few individuals (the "founders") from a variable population that is situated in the midst of the stream of genes that flows ceaselessly through every widespread species will produce a sudden change of the genetic environment of most loci. This change, in fact, is the most drastic genetic change (except for polyploidy and hybridization) that may occur in a natural population, since it may affect all loci at once. Indeed, it may have the character of a veritable "genetic revolution". Furthermore, this "genetic revolution", released by the isolation of the founder population, may well have the character of a chain reaction. Changes in any locus will in turn affect the selective values at many other loci, until finally the system has reached a new state of equilibrium (Mayr 1954, p.171).

Ruse (1999) sostiene que este *principio del fundador* no le debe más a Darwin que al principio de deriva génica de Wright. Sin embargo, la idea de Mayr va más allá de la deriva génica, pues las "revoluciones genéticas" a las que hace alusión no suceden sólo porque las pequeñas poblaciones aisladas tengan una muestra atípica de frecuencias génicas —que sería el principio de la deriva actuando sobre genes con valores *independientes* de selección—, sino porque el tamaño reducido de la población permitirá romper la cohesión del genotipo; de un genotipo donde muchos genes están coadaptados y tienen un valor *conjunto* de selección (idea que no existe en Wright). Ésta es la segunda teoría de Mayr que sirvió como fundamento teórico para la teoría del equilibrio puntuado, y la que a continuación describiremos.

4.2 La cohesión del genotipo

La idea del conservadurismo genético, o de la unidad del genotipo, fue inicialmente expresada por Chetverikov (1926) bajo el concepto de *entorno genética*. En este artículo se habla por primera vez de que los genes pueden interactuar entre sí. De manera independiente, Mayr (1954) y Lerner (1954) llegaron a conclusiones similares. Para ambos autores, la variación libre de ser sujeta a la selección natural se encontraba sólo en porciones limitadas del genotipo. La mayoría de los genes estarían "atados" dentro de complejos balanceados que resistirían el cambio. La adecuación de los genes en estos complejos estaría determinada mucho más por la adecuación del complejo como un todo que por cualquier cualidad funcional de los genes en lo individual (Mayr 1954, 1975). Lerner llamó a este fenómeno *homeostasis genética*; Mayr lo denominó *cohesión del genotipo*.

Según Mayr, es debido a esta cohesión del genotipo que se da el *efecto fundador*, ya que sólo en poblaciones de tamaño reducido y sujetas a fuertes presiones de selección pueden ocurrir las "revoluciones genéticas" necesarias para la especiación, es decir, el rompimiento de las interacciones epistáticas entre los genes que normalmente producen una gran cohesión del genotipo:

If one adopts a more holistic (integrative) view of the genotype and assumes that the genes perform as teams and that large numbers of other genes form the "genetic milieu" (Chetverikov 1926) of any given gene, one can suggest an explanation. It is that epistatic interactions form a powerful constraint on the response of the genotype to selection...

Holists claim therefore that much of macroevolution cannot be explained by atomistic gene replacements or by selection pressures on single genes, but only by a more drastic reorganization, made possible by loosening the tight genetic cohesion of the genotype found throughout widespread populous species. Mayr, H. L. Carson (1975), Eldredge and Gould, and Stanley ascribe the stability of the phenotype, as observed in static species, to such an internal cohesion of the genotype, or parts of it. Significant evolutionary advance can take place only after a breaking up of previously existing epistatic balance (Mayr 1992, p.35).

4.2.1 Evidencia a favor de la cohesión del genotipo

En opinión de Mayr (1975), la selección artificial ofrece numerosos ejemplos sobre la interacción entre genes. Los criadores de perros y los de caballos han podido constatar que siempre aparecen efectos colaterales indeseables cuando han tratado de concentrar la selección sobre un carácter en particular. En *Drosophila* ha sucedido lo mismo cuando ha querido maximizarse algún carácter específico: al final de una selección intensa, los linajes resultantes murieron debido a una esterilidad adquirida durante el proceso de selección artificial.

Lerner (1954) menciona que, en experimentos con *Drosophila* en los que la selección fue dirigida a la maximización de un carácter particular durante una serie de generaciones, una vez que se terminó la presión de selección y que se le permitió a la población alcanzar su propio equilibrio genético, se observó que el carácter que había sido seleccionado con mucha frecuencia perdía parte —si no es que todo— el cambio fenotípico que ya se había logrado. Había, aparentemente, un balance interno de

presiones de selección que tendía a restablecer el balance previo del sistema coadaptado de genes.

Mayr (1975) infiere que los genes que están fuertemente unidos en estos sistemas coadaptados de genes tal vez participen en varias operaciones metabólicas (o procesos ontogenéticos) independientes, y que se necesite una frecuencia específica de los genes que interactúan para obtener un desempeño óptimo del proceso fisiológico. De manera que, si esta frecuencia es alterada por presiones unidireccionales de selección, las presiones internas de selección tenderán a restablecer la frecuencia original. De esta forma, la adecuación inicial será restablecida mediante el regreso al balance genético original.

Mayr admite que, tal vez, mucho de lo que él ha atribuido a *balances epistáticos* se deba a la actividad de genes reguladores. Pero, ya sea por medio de genes reguladores o de otros mecanismos, en su opinión la evidencia tanto experimental como en poblaciones naturales muestra que sí existe una cohesión del genotipo.

4.2.2 Los mecanismo teóricos para la cohesión del genotipo

¿Qué mecanismos podrían explicar la cohesión del genotipo? ¿Por qué no todos los genes se comportan de manera independiente durante la recombinación? ¿Qué los mantiene unidos? Aunque todavía no hay una respuesta definitiva a estas preguntas, Mayr (1975) propone la siguiente explicación: la interacción de macromoléculas al nivel celular produce fenotipos individuales con diferente valor de adecuación y, por tanto, la selección natural tenderá a mantener unidos aquellos alelos en diferentes loci que produzcan individuos con el mayor valor de adecuación.

La interacción de las macromoléculas podría deberse a su "morfología" (su estructura terciaria), o a la acción reguladora de genes inductores y represores. En todo caso, habría dos estrategias posibles para mantener inalterados, a lo largo de las generaciones, los complejos de genes coadaptados:

La estrategia selectiva. Supongamos que el alelo 1, en el locus A, provee una adecuación superior cuando se halla en conjunto con el alelo 2 del locus B. Asumamos también que hay una ventaja selectiva para la heterocigosis en ambos loci. La libre recombinación producirá, como es obvio, un gran número de combinaciones con valores inferiores de adecuación. Sin embargo, sólo se necesita que dos crías hereden la

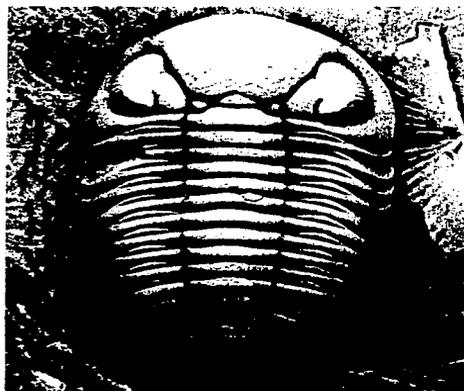
combinación ideal. No importará que el 99% de las cigotas producidas no la tengan, siempre que haya un 1% que, por tenerla, esté provisto de un mayor valor de supervivencia. Por lo tanto, el mecanismo común de producir un gran número de descendientes sería una estrategia posible.

· *La estrategia de ligamientos.* Una estrategia alternativa es prevenir la libre recombinación. Evidentemente, ofrecerá una gran ventaja que las combinaciones favorables de genes logren permanecer unidas, a través de grupos de ligamiento, a lo largo de la meiosis de cada generación. Y, en efecto, Franklin y Lewontin (1970) han demostrado que hay grupos de ligamiento que logran pasar intactos de generación en generación. Webster (1973) demostró que en la salamandra *Plethodon cinereus* hay ciertos alelos, en diferentes loci, que siempre –o preferentemente– se heredan juntos.

Pero, independientemente de las evidencias empíricas y de los mecanismos teóricos que se han propuesto para justificar la existencia de una cohesión del genotipo, lo cierto es que esta idea ha pasado a formar parte de la fundamentación teórica de la teoría del equilibrio puntuado entre algunos de sus principales exponentes, como veremos en el siguiente capítulo.

Parte II

**La controversia en torno a
la teoría del equilibrio puntuado**



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

El surgimiento de la teoría del equilibrio puntuado

La teoría del equilibrio puntuado fue presentada en 1972 en el primer artículo escrito de manera conjunta por Niles Eldredge y Stephen Jay Gould, titulado "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism" que formaba parte del libro *Models in Paleobiology*, editado por Thomas Schopf¹⁸. El artículo suscitó, casi inmediatamente, una gran controversia que no ha terminado hasta nuestros días. Una parte de esta controversia ha adoptado una forma retórica, pero otra parte importante ha girado en torno a aspectos enteramente científicos. Al artículo de 1972 siguieron varios más, a favor y en contra. Pero, quizá lo más importante, fue el interés que la teoría despertó para llevar a cabo estudios de campo que buscaban validar o falsar el modelo propuesto por la teoría del equilibrio puntuado. Para poder comprender cómo esta teoría pudo levantar una polémica que ya ha durado treinta años, debemos revisar no sólo lo que sostenía el artículo inicial, sino cómo fue interpretado por algunos neodarwinistas, el contexto en que se dio su publicación y el posterior desarrollo de la controversia.

5.1 El artículo de 1972

Eldredge y Gould sostienen, como primer punto de su artículo, que nuestras expectativas teóricas colorean nuestra percepción a tal grado que difícilmente podemos llegar a nuevas concepciones a partir, exclusivamente, de los hechos colectados bajo la influencia de nuestra vieja imagen del mundo. Al no darnos cuenta de que nuestras percepciones y descripciones se llevan a cabo bajo la influencia de alguna teoría, caemos en un círculo vicioso: la teoría a la que nos adherimos nos permite enfocar el mundo bajo su luz, sin

¹⁸ También es posible consultar este artículo en Eldredge (1985b), donde aparece incluido íntegramente, como apéndice.

embargo, creemos que observamos de manera objetiva y, por lo tanto, interpretamos los datos como confirmaciones independientes de nuestra teoría. Entonces, a pesar de que nuestra teoría esté equivocada, no podemos refutarla. Para sustraernos de este dilema, primero debemos poseer una mejor teoría, pero ésta no podrá surgir de los datos colectados bajo la luz de la teoría anterior. Por esta misma razón, por ejemplo, la paleontología sirvió de prueba para los creacionistas, hasta que la nueva teoría de Darwin permitió observar los mismos datos bajo una óptica diferente.

Este hecho —continúan diciendo Eldredge y Gould— es crucial para el estudio de la especiación en la paleontología. Desde que Darwin estableció que el objetivo de la nueva ciencia de la paleontología evolutiva debía ser buscar y extraer del registro fósil aquellos raros ejemplares que validaran el proceso que proponía, es decir, el de secuencias fósiles que mostraran cambios insensiblemente graduados entre las especies, los paleontólogos han creído que sus concepciones sobre la especiación estaban guiadas por una imagen adecuada de la realidad, y en consecuencia establecieron sus propias investigaciones guiados por este supuesto. Sin embargo, Eldredge y Gould proponen que es otra imagen¹⁹, concretamente la que se deriva de la teoría de especiación alopátrica, la que mejor serviría para analizar adecuadamente los datos que ofrece la paleontología.

A continuación recuerdan que, en *El origen de las especies*, Darwin no hace una distinción clara entre la evolución filética, responsable de que con el tiempo una especie se transforme en otra, y la especiación, que implica la división de un linaje en dos o más ramas y que, por consiguiente, es responsable del aumento del número de especies en el tiempo. En realidad, cuando Darwin habla de especiación la concibe, esencialmente, como un proceso simpátrico que procede de manera lenta y gradual, provocando con el tiempo una divergencia de formas. En otras palabras, para Darwin la especiación transcurre de la misma manera que la evolución filética: una larga secuencia de formas intermedias, a través de cambios lentos e insensibles.

Es bajo esta perspectiva darwinista que los paleontólogos formularon su imagen para el origen de nuevos taxones. Y esta imagen, aunque raramente articulada, se generalizó en todos los estudios paleontológicos y es la que muestran los libros de texto (ver Figura 5.1). Eldredge y Gould decidieron en su artículo bautizar esta imagen con el nombre de "gradualismo filético", y la definen así:

¹⁹ Eldredge y Gould evitan explícitamente en su artículo emplear el término "paradigma" para no debatir sobre lo que constituye o no un paradigma, sin embargo, emplean el término *picture* —que traduciré como *imagen*— en un sentido muy similar al de los paradigmas de Kuhn.

1) Las nuevas especies surgen por la transformación de poblaciones ancestrales a través de su descendencia modificada.

2) Esta transformación es uniforme y lenta.

3) El proceso de transformación involucra a muchos individuos y, usualmente, a toda la población ancestral.

4) El proceso de transformación tiene lugar a lo largo de toda el área —o gran parte de ella— de distribución de la especie.

Esta concepción de la especiación tiene, a su vez, varias consecuencias, dos de las cuales son particularmente importantes para la paleontología:

a) Idealmente, el registro fósil para el origen de una especie debería consistir de una larga secuencia de formas continuas, donde las formas intermedias que ligaran los dos extremos estuvieran insensiblemente graduadas.

b) Las discontinuidades morfológicas dentro de una secuencia filética se deberán a la imperfección del registro geológico.

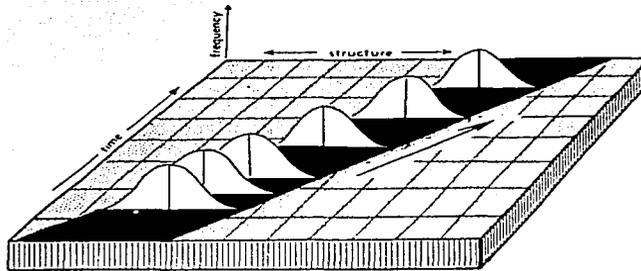


Figura 5.1 Una ilustración estándar del libro de texto de Moore, Lalicker y Fischer (1952) sobre un caso de evolución vía gradualismo filético (tomada de Eldredge y Gould 1972).

Según Eldredge y Gould, la noción del gradualismo filético se encuentra tan hondamente implantada en la paleontología, que incluso influencia sutilmente el lenguaje y la decisión sobre qué casos merecen ser estudiados:

Los paleontólogos se han acostumbrado a hablar de "discontinuidades morfológicas", sin embargo, el término en sí mismo no es neutral y presupone la validez del gradualismo filético, ya que una "discontinuidad" es una interrupción de algo que debería ser continuo.

Por otra parte, si las discontinuidades son artificiales, aquellas secuencias en que abunden las discontinuidades son consideradas automáticamente como pobres objetos de estudio para una investigación evolutiva... Lo irónico es que, si las discontinuidades son reales y servirían para falsar el gradualismo filético, entonces la propia noción del gradualismo filético excluye las posibles investigaciones, precisamente, de los casos que podrían refutarlo.

Por lo anterior, Eldredge y Gould concluyen que no quieren intentar refutar el gradualismo filético a partir de los datos del registro fósil, sino que primero deben proponer una nueva forma de ver estos datos. Y esta nueva imagen la provee la teoría de la especiación alopátrica.

Al hablar de las consecuencias de aplicar la teoría de la especiación alopátrica al registro fósil, Eldredge y Gould justifican el haber tomado una teoría generada en otro campo —la zoología— debido a que la especiación sólo puede ser estudiada de manera directa en organismos vivos, y porque "ninguna teoría sobre mecanismos evolutivos puede ser generada directamente a partir de datos paleontológicos":

...we must emphasize that mechanisms of speciation can be studied directly only with experimental and field techniques applied to living organisms. No theory of evolutionary mechanisms can be generated directly from paleontological data. Instead, theories developed by students of the modern biota generate predictions about the course of evolution in time. With these predictions, the paleontologist can approach the fossil record and ask the following question: Are observed patterns of geographic and stratigraphic distribution, and apparent rates and directions of morphological change, consistent with the consequences of a particular theory of speciation? We can apply and test, but we cannot generate new mechanisms. If discrepancies are found between paleontological data and expected patterns, we may be able to identify those aspects of a general theory that need improvement. But we cannot formulate these improvements ourselves (Eldredge y Gould 1972, p.93)

Ahora bien, no es que la teoría de especiación alopátrica fuera desconocida para el resto de los paleontólogos, sino que la influencia del gradualismo filético era tan enorme que, en la práctica, todas las reconstrucciones paleontológicas se hacían como si sólo existiera el gradualismo filético, incluso cuando se mostraban ejemplos de especiación (ver Figura 5.2).

Eldredge y Gould se dieron cuenta de que, si se aplicaba el modelo de especiación alopátrica de Mayr a las reconstrucciones paleontológicas, las implicaciones iban a ser muy distintas de las implicaciones del modelo del gradualismo filético.

La especiación alopátrica establece —como hemos visto en la sección 4.1— que las nuevas especies surgen en poblaciones pequeñas que han quedado geográficamente aisladas en la periferia del rango principal de distribución de la especie parental. Estas poblaciones periféricas se convertirán en una nueva especie si, mientras dura su aislamiento geográfico, logran desarrollar mecanismos de aislamiento que impidan que se reinicie el flujo de genes con la población parental, una vez que la barrera geográfica que las mantenía aisladas haya desaparecido.

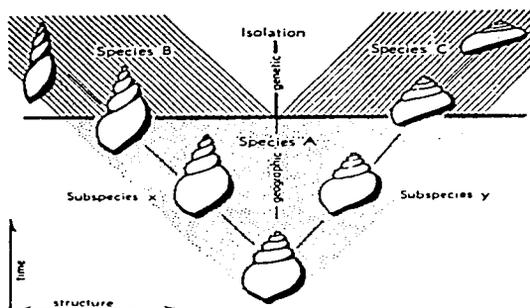


Figura 5.2 Un caso hipotético de especiación geográfica (del libro de Moore, Lalicker y Fischer) pero visto bajo la imagen del gradualismo filético: se nos presenta una transformación lenta y gradual en ambos linajes (tomada de Eldredge y Gould 1972).

La primera consecuencia directa que es posible derivar al aplicar la teoría de la especiación alopátrica a la paleontología, es que las nuevas especies fósiles no pudieron haberse originado en el mismo sitio en que vivían sus ancestros. Por lo tanto, es extremadamente improbable que pueda localizarse la secuencia de cambios graduales que derivaron en un evento de división de linajes (o cladogénesis) simplemente buscando registro arriba en la misma columna estratigráfica.

Una segunda consecuencia de la especiación alopátrica es que, ya que la selección natural tiende a mantener a una población en equilibrio con su medio ambiente, las nuevas características morfológicas que distinguen a la especie descendiente de la

especie ancestral, estarán ya presentes inmediatamente después (si no es que incluso antes) del momento de consecución del aislamiento genético. Esta divergencia morfológica de la especie descendiente ocurre cuando la población es todavía pequeña y aún se encuentra ajustándose a las condiciones locales. Pero, una vez que la especie se encuentre bien establecida, es muy improbable que muestre cambios graduales. Por lo tanto, el registro fósil no mostrará una divergencia gradual entre dos especies que guarden una relación de ancestro-descendiente, porque casi todos los cambios evolutivos habrán ocurrido en otra parte y durante un muy breve período de tiempo. Además, después de que la especie descendiente logra establecerse, se observarán muy pocos cambios evolutivos, excepto cuando ambas especies se vuelvan simpátricas por vez primera (momento en que será visible en el registro fósil una aparente discontinuidad morfológica).

Si se toman en cuenta estas consecuencias de la especiación alopátrica, entonces podremos establecer cuál será el patrón esperado en el registro fósil: al seguir el rastro de una especie cualquiera a lo largo de una formación local, y mientras que no haya ocurrido un cambio drástico en el medio ambiente, encontraremos que no se observa patrón alguno de cambio constante (más allá de oscilaciones alrededor de los valores medios), y que de pronto una especie cercanamente emparentada (quizá una especie descendiente) entra en la formación, sin que haya evidencia de intergradaciones entre ambas. Una vez que las dos especies se han encontrado, tampoco observaremos una divergencia gradual entre ambas mientras duren simpátricas a lo largo de los niveles estratigráficos superiores. Finalmente, y bajo circunstancias extraordinarias, será posible encontrar el área geográfica donde la nueva especie evolucionó.

La teoría alopátrica aún permite derivar otra consecuencia en relación a la distribución espacial y temporal de una especie: que la mayoría de las variaciones morfológicas se encontrarán en poblaciones situadas en diferentes áreas geográficas, y no en los diferentes niveles estratigráficos de una misma formación. El factor clave es una adaptación geográfica a una heterogeneidad de micro-ambientes, al mismo tiempo que un patrón de estasis a lo largo del tiempo.

En conclusión, y para contrastar con la definición dada más arriba del gradualismo filético, podemos resumir de la siguiente manera las implicaciones de la especiación alopátrica:

- 1) Las nuevas especies surgen por la división de linajes.
- 2) Las nuevas especies evolucionan rápidamente.

3) Quienes dan origen a las nuevas especies son subpoblaciones pequeñas, aisladas geográficamente de la forma ancestral.

4) Las nuevas especies se originan en un área muy reducida, situada en la periferia del rango de distribución de la especie ancestral.

Estas cuatro características, a su vez, tienen dos consecuencias importantes para la paleontología:

a) En cualquier sección local que contenga a una especie ancestral, el registro fósil para el origen de la especie descendiente consistirá de una marcada discontinuidad entre ambas formas. Esta discontinuidad indicará, en realidad, la inmigración de la forma descendiente al área de la especie ancestral, desde la zona periférica donde surgió. Los cambios morfológicos que había mostrado la especie ancestral —incluso si parecían direccionales a lo largo del tiempo— no guardarán relación con los cambios morfológicos que muestre la especie descendiente (ya que estos últimos respondieron a las condiciones locales del área aislada donde surgió). Además, y puesto que la especiación transcurre de manera muy rápida en pequeñas poblaciones separadas del rango de distribución de la especie ancestral, muy raramente podrá ser descubierto en el registro fósil el evento real de especiación.

b) Muchas discontinuidades del registro fósil son reales; muestran la manera en que realmente ocurre la evolución, y no fragmentos de un registro fósil incompleto. De modo que los saltos bruscos que a veces se observan en la columna estratigráfica de una localidad, reflejan de manera adecuada lo que en realidad sucedió en esa localidad a través del tiempo. La aceptación de este hecho liberará a la paleontología del estatus de inferioridad que se ha auto impuesto, al creer que tenía que tratar con un registro fósil muy imperfecto cuando, en realidad, este registro es mucho mejor de lo que se ha creído hasta ahora (Eldredge y Gould 1972, p.96).

Eldredge y Gould hacen notar que el mecanismo tan empleado en la paleontología de la *ortoselección*, es decir, el cambio gradual y uni-direccional de un linaje a través del tiempo, *no* es un mecanismo que haya emanado de la investigación experimental de los laboratorios ni de los trabajos de campo con especies vivas. Es, en cambio, una extrapolación hecha sobre la base de algunos cambios graduales observados bajo condiciones de selección artificial, y con la intención de oponer este nuevo término a la idea anterior de la *ortogénesis*, con sus implicaciones metafísicas. Pero al pretender llevar

esta extrapolación al origen de nuevas especies se está ignorando que el proceso de especiación es, ante todo, un proceso ecológico y geográfico. La selección natural, en la teoría de especiación alopátrica, implica la adaptación a condiciones locales y el desarrollo de mecanismos de aislamiento genético. El gradualismo filético no puede, por sí mismo, explicar satisfactoriamente el origen de la diversidad, ni en el presente ni en el pasado.

Por ello resulta extraño que el mecanismo de gradualismo filético siga siendo la noción estándar para el origen de las especies en la paleontología, sobre todo cuando se cuenta con tan pocos ejemplos que lo documenten, y todos ellos contruidos bajo la idea preconcebida del mecanismo que pretendían probar.

En cambio, opinan Eldredge y Gould, hay una gran cantidad de datos paleontológicos en sentido contrario y que resultan más consistentes con el modelo de especiación alopátrica. Entre ellos, citan los trabajos de Simpson (1951) sobre la filogenia de los caballos y de Hallam (1962) sobre la filogenia de *Gryphaea*, una ostra del Jurásico. Tanto Simpson como Hallam elaboraron reconstrucciones filogenéticas que no se adaptan al gradualismo filético, sino que proponen linajes ramificados en los que alguno de los descendientes emigra, posteriormente, a la zona donde vivía una de las especies ancestrales, dando como resultado la falsa apariencia de una transición directa entre la forma ancestral y la especie recién inmigrada.

Sin embargo, los únicos ejemplos que son presentados de manera amplia en este artículo son los que derivaron de las propias investigaciones de los autores: la evolución de *Poecilozonites bermudensis*, un caracol pulmonado de Bermudas, a lo largo de los últimos 300,000 años del Pleistoceno (Gould 1969), y la evolución de *Phacops rana*, un trilobite del Devónico medio en Norteamérica (Eldredge 1971, 1972). En ambos casos —el de *Phacops rana* lo trataremos en la siguiente sección—, Gould y Eldredge describen sus propias investigaciones y cómo lo que originalmente habían parecido ejemplos claros de ortoselección resultaron ser, en realidad, reconstrucciones filogenéticas equivocadas y encajadas a la fuerza en el modelo del gradualismo filético. Tanto en el caso de *Gryphaea* como en el de *Phacops rana*, una vez que se tomaban en cuenta los detalles geográficos sobre la distribución de cada especie, y si se efectuaba una lectura más literal del registro fósil, resultaba claro que lo que se tenía eran eventos de especiación alopátrica a través de subpoblaciones marginales, mientras que en el área principal de distribución de la especie ancestral no ocurría ningún cambio morfológico durante su rango de existencia.

En conclusión, tanto en *Gryphaea* como en *Phacops rana*, lo que se tenía era un modelo de *equilibrios puntuados*, es decir, una historia de estasis para cada especie, puntuada por eventos de rápida especiación durante los cuales ocurría la mayor parte de la evolución.

Sin embargo, y a pesar de la dura crítica que Eldredge y Gould expresan en contra de lo que ellos mismos denominaron el "gradualismo filético", no hay en ninguna parte de su artículo una intención de enfrentarse con los postulados de la síntesis moderna. Al contrario, en diferentes partes (pp.92, 94) mencionan que la mayoría de los biólogos evolutivos han adoptado ya el modelo de especiación alopátrica y que, lo paradójico, es que en la paleontología se siga empleando el gradualismo filético cuando esta imagen está ya superada en otras áreas. Mencionan, además, su certeza de que el modelo del equilibrio puntuado no es más que la aceptación de las consecuencias lógicas de la aplicación de la especiación alopátrica a la investigación paleontológica, la cual estará así más acorde con el pensamiento evolutivo moderno (p.108). Y, en un gesto más bien conciliador, admiten que su propia reconstrucción de los datos del registro fósil está influenciada, inevitablemente, por su preferencia hacia el modelo del equilibrio puntuado, por lo que invitan a los investigadores a tomar esto en cuenta, ya que los datos paleontológicos no pueden validar, por sí solos, qué modelo es más correcto, si el gradual o el puntuado:

The idea of *punctuated equilibria* is just as much a preconceived picture as that of phyletic gradualism. We readily admit our bias towards it and urge readers, in the ensuing discussion, to remember that our interpretations are as colored by our preconceptions as are the claims of the champions of phyletic gradualism by theirs. We merely reiterate: (1) that one must have some picture of speciation in mind, (2) that the data of paleontology cannot decide which picture is more adequate, and (3) that the picture of punctuated equilibria is more in accord with the process of speciation as understood by modern evolutionists (Eldredge y Gould 1972, p.98).

Hasta este momento he expuesto cómo Eldredge y Gould, en su artículo de 1972, aplicaron la teoría de especiación alopátrica a la interpretación del registro fósil, en un intento por obtener una interpretación más adecuada de los datos paleontológicos y de los eventos de especiación del pasado. Entonces, cabe preguntarse, ¿es la teoría del equilibrio puntuado lo mismo que la teoría de especiación geográfica de Mayr, sólo que

aplicada a la paleontología? La respuesta es no. La teoría del equilibrio puntuado ciertamente adopta la de especiación geográfica y la aplica al registro fósil, pero también es más que eso: añade al modelo de especiación la contrapartida de la estasis morfológica posterior y extrapola la teoría de Mayr —diseñada para el nivel de poblaciones y especies— a los demás eventos macroevolutivos, llevándola hasta sus últimas consecuencias, para así obtener una nueva teoría de la macroevolución.

Por estos motivos, cuando en su artículo inaugural Eldredge y Gould exploran algunas de las consecuencias que su teoría tiene a nivel macroevolutivo, lo primero que concluyen es que la metáfora del "árbol de la vida", tal como fue dibujado por Darwin (1859) y como todavía aparece en varios libros de texto sobre evolución (ver Figura 5.3) corresponde a una interpretación equivocada de la realidad: la de que la mayoría de los cambios ocurren de manera lenta y continua mediante una transformación filética; y que cuando se da un evento de cladogénesis éste produce una lenta y muy gradual divergencia de los tipos (es decir, de las ramas del árbol de la vida).

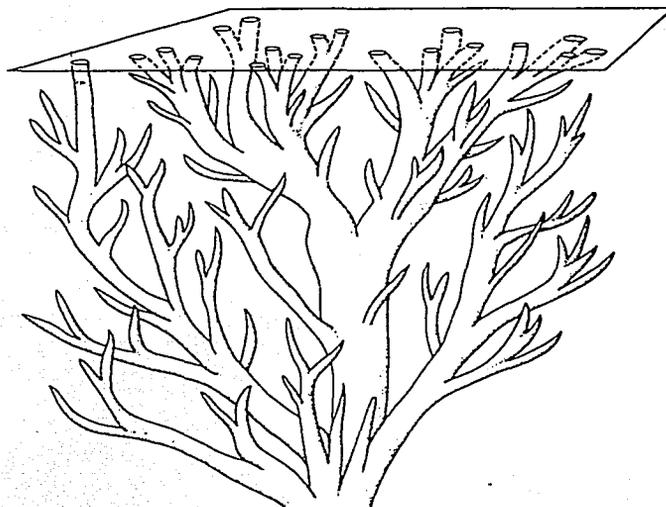


Figura 5.3 El "árbol de la vida", visto desde la perspectiva dominante del gradualismo filético, según el libro de Weller (1969). Las ramas van divergiendo gradualmente, y una tasa lenta y relativamente estable marca el ritmo evolutivo (tomada de Eldredge y Gould 1972).

Para ambos autores, esta representación de ramificaciones continuas y suaves no es más que la consecuencia teórica de concebir la historia de la vida bajo la noción del gradualismo filético. Sin embargo, bajo la noción alternativa de la especiación alopátrica, surge una imagen distinta: la historia de los linajes está formada por largos períodos de estabilidad morfológica, puntuada aquí y allá por rápidos eventos de especiación en poblaciones aisladas.

Para Eldredge y Gould, bajo la imagen del equilibrio puntuado también resultan mucho mejor explicadas las tendencias evolutivas²⁰. Según la explicación tradicional, estas tendencias aparecen en el registro fósil cuando un linaje sigue una misma dirección de cambios morfológicos a lo largo de su evolución, probablemente debido a un proceso de ortoselección.

Pero, si estas tendencias son reales y comunes —y ambos creen que lo son— entonces, ¿cómo pueden reconciliarse con la noción del equilibrio puntuado, según la cual la especiación ocurre en poblaciones periféricas y aisladas donde la adaptación que se da responde a ambientes locales? Después de todo, es más fácil reconciliar la idea de una tendencia evolutiva con la imagen de la ortoselección actuando dentro de un gradualismo filético, que con la idea de que puede aparecer una tendencia en todo un linaje cuando las nuevas especies se forman para adaptarse a ambientes locales y tal vez únicos.

Para resolver esta aparente contradicción Eldredge y Gould recurren a la idea de Sewall Wright (1967) acerca de que, *así como las mutaciones en una población son estocásticas con respecto a la selección, de la misma manera la especiación podría ser estocástica respecto al origen de los taxones de alto rango*. Agregando a esta idea el modelo de especiación alopátrica, Eldredge y Gould proclaman que *las adaptaciones que experimentan las poblaciones periféricas y aisladas a las condiciones locales en que viven, son estocásticas con respecto a los cambios direccionales de largo plazo (las tendencias evolutivas) del taxón superior al que pertenecen*.

De esta manera, para los autores del equilibrio puntuado lo que realmente sucede es que, cuando dentro de un mismo linaje ocurren eventos de especiación, cada uno de estos eventos equivale a una "exploración" o una "experimentación", en la que diferentes poblaciones invaden de manera estocástica una serie de nuevos ambientes periféricos y

²⁰ Eldredge y Gould emplean el término según la definición de MacGillivray (1968, p.72): "Una tendencia es una dirección en la que queda incluida la mayoría de los linajes relacionados de un grupo."

aislados. Sin embargo, y dada la constitución genética que estas poblaciones han heredado de los componentes ancestrales de su linaje, inevitablemente resultará que, para algunas de ellas, los nuevos ambientes en que se encuentren las conducirán a una nueva y mejorada eficiencia y, entonces, esas especies recién formadas prosperarán más que las demás, sobreviviendo diferencialmente (no sus individuos, sino como especies). El efecto neto, a largo plazo, será una *aparente* tendencia en el linaje, sin embargo, las variaciones iniciales (cada especie nueva que se formó) habrán sido estocásticas con respecto al cambio direccional que se pueda interpretar (ver Figura 5.4).

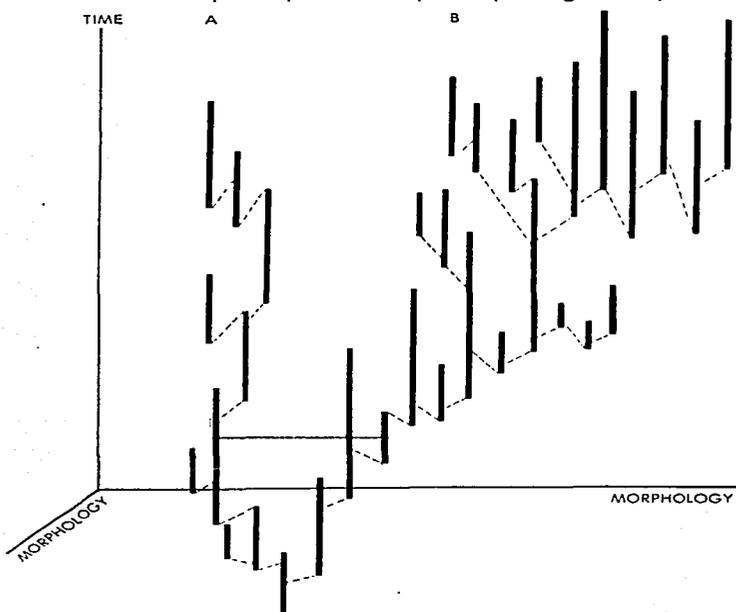


Figura 5.4 Un esbozo en tres dimensiones que contrasta un patrón de relativa estabilidad (A) con uno con una tendencia evolutiva (B), en la cual la especiación (líneas puntuadas) ocurre en ambos linajes principales (A y B). El cambio morfológico está representado en los ejes horizontales, mientras que el eje vertical es el tiempo. Visto de manera retrospectiva, podría trazarse un patrón de selección direccional en (B), a pesar de que nunca lo hubo: el único patrón que existió fue el de estasis en las especies, y de sobrevivencia diferencial entre las diferentes especies según el cambio morfológico particular que desarrollaron (tomada de Eldredge y Gould 1972).

Finalmente, una vez descrito su modelo y exploradas algunas de sus consecuencias macroevolutivas, Eldredge y Gould se plantean una pregunta esencial: ¿cuáles pueden ser las razones que expliquen la estabilidad morfológica (la *estasis*) que caracteriza la mayor parte del tiempo de vida de las especies? Y, una vez más, hallan la respuesta en Ernst Mayr:

The answer probably lies in a view of species and individuals as homeostatic systems —as amazingly well-buffered to resist change and maintain stability in the face of disturbing influences. This concept has been urged particularly by Lerner (1954) and Mayr (1963)... In this view, the importance of peripheral isolates lies in their small size and the alien environment beyond the species border that they inhabit —for only there are selective pressures strong enough and the inertia of large numbers sufficiently reduced to produce the "genetic revolution" (Mayr 1963, p.533) that overcomes homeostasis (Eldredge y Gould 1972, p.114).

De manera que, para explicar la estasis y su eventual superación en los eventos de especiación a través de poblaciones peripátricas, adoptan la misma explicación teórica que Mayr había adelantado desde 1954 (y no hasta 1963, como dice la cita). Sin embargo, y ya convencidos de la realidad de la cohesión del genotipo, Eldredge y Gould van más lejos que el propio Mayr y declaran, en uno de los últimos párrafos de su artículo, que la coherencia de las especies biológicas no es mantenida por el flujo génico entre los individuos que la componen, sino que emerge como una consecuencia histórica de que la especie se haya originado a partir de una pequeña población periférica y aislada, momento en que habría adquirido la particular y poderosa cohesión de su genotipo.

Eldredge y Gould concluyen su artículo expresando su convicción sobre la certeza del modelo del equilibrio puntuado, y sobre la capacidad única de su ciencia, la paleontología, para desentrañar los misterios del pasado:

The norm for a species or, by extension, a community is stability. Speciation is a rare and difficult event that punctuates a system in homeostatic equilibrium. That so uncommon an event should have produced such a wondrous array of living and fossil forms can only give strength to an old idea: paleontology deals with a phenomenon that belongs to it alone among the evolutionary sciences and that enlightens all its conclusions —time (Eldredge y Gould 1972, p.115).

5.2 La evolución de *Phacops rana*

Los estudios que realizó Eldredge (1971, 1972) sobre la evolución de *Phacops rana* se convirtieron en la principal base empírica del artículo fundacional de la teoría del equilibrio puntuado. Por la claridad con que este caso ilustra el nuevo modelo propuesto por Eldredge y Gould, vale la pena reseñarlo con cierto detalle:

El trilobite *P. rana*, al igual que los restantes miembros de la familia de los facopideos, posee unos ojos compuestos mucho más complejos que los de los trilobites de otras familias. Cada ojo se compone de múltiples lentes diminutas, dispuestas en franjas verticales. Cada una de estas lentes está individualizada por su propia córnea. El tamaño y la disposición de los ojos sobre el cráneo, así como el número de lentes, han ido variando en el curso de la evolución de los facopideos. En el caso de *P. rana* fue la variación en el número de franjas verticales de lentes, en las poblaciones de América del Norte, la que dio la clave que permitió conocer la evolución de la especie durante el Devónico medio. En esta época, la mitad este de América del Norte se hallaba cubierta por un mar epicontinental poco profundo.

Los fósiles que permiten seguir la evolución de *P. rana* se escalonan a lo largo de ocho millones de años. Los trilobites se recogieron por una parte en los sedimentos depositados por el mar epicontinental —la zona de distribución principal (Michigan, Ohio, Ontario)— y, por otra parte, en la zona llamada marginal, un surco profundo excavado a lo largo del continente (en Nueva York y más al este). La sucesión de los trilobites en los depósitos del mar epicontinental muestra una reducción en el número de franjas de las lentes oculares, que pasan de 18 a 15: una población con 15 franjas sucedía a una población de 17 franjas, que a su vez había sucedido a una población de 18 franjas. Las comparaciones con otros *Phacops* muestran que 18 franjas representan el estado primitivo. Sin embargo, Eldredge halló que las distintas poblaciones que se sucedían a lo largo de 8 millones de años en el mar epicontinental no manifestaban variaciones en el número de franjas; por el contrario, este carácter diagnóstico presentaba estasis. Las variaciones sólo aparecían en las poblaciones de trilobites descubiertas en la zona marginal situada más al este. Más aún, las poblaciones dotadas de 17 franjas se habían individualizado allí rápidamente —aparentemente por especiación peripátrica— y mucho antes de su aparición en el amplio mar situado más al oeste. Durante más de dos millones

de años los *Phacops* de 17 franjas habían sido contemporáneos de los *Phacops* de 18 franjas, pero formaban parte de una población aislada geográficamente.

El fenómeno se repitió después, de manera similar, en lo que respecta a las poblaciones marginales de 15 franjas. Estas poblaciones, con menor número de lentes oculares, sólo se dieron en zonas marginales producidas por una regresión marina, es decir, se trató nuevamente de pequeñas poblaciones peripátricas. Posteriormente, las poblaciones de *P. rana* de 15 franjas fueron cercando la zona epicontinental y, aprovechando el retorno del mar, fueron sustituyendo a las poblaciones que vivían anteriormente en la zona. En la región epicontinental, la zona principal, no se produjo ninguna transformación gradual *in situ*. La especie *P. rana* resultó ser una especie en estasis, y los cambios evolutivos ocurrieron rápidamente sólo en las poblaciones marginales, conforme al modelo de especiación geográfica. Así pues, —y contra lo que se aceptaba antes del estudio de Eldredge— no hubo gradualismo filético en la reducción del número de lentes oculares en *P. rana*, sino una estasis puntuada por eventos de especiación peripátrica durante los cuales ocurrió el cambio evolutivo.

5.3 Comienza la polémica dentro del ámbito de la paleontología

La publicación del artículo de Eldredge y Gould de 1972 obtuvo una acogida dual: por un lado, la teoría del equilibrio puntuado recibió considerable atención dentro de la paleontología, donde casi inmediatamente impulsó la publicación de varios artículos a favor o en contra del nuevo modelo, y por otra parte la teoría pasó relativamente desapercibida —en un inicio— entre los principales biólogos dedicados al estudio de la evolución.

Esta doble tendencia inicial puede apreciarse en la cantidad de artículos que hicieron referencia a la teoría en dos de las principales revistas profesionales de paleobiología y evolución: en los cinco años transcurridos entre 1975 —año en que fue fundada la revista por la Sociedad Paleontológica— y el final de 1979, en *Paleobiology* aparecieron 18 artículos que citaban el trabajo de Eldredge y Gould de 1972, lo cual equivale a decir que 1 de cada 10 artículos de esta revista, en este periodo, dedicaron al menos parte de su texto a comentar la nueva teoría. En contraste, durante el mismo periodo de tiempo, *Evolution* sólo publicó 6 artículos (1 de cada 100) que hicieron referencia al equilibrio puntuado, y 5 de estas referencias eran citas neutrales. Por el

contrario, de las referencias aparecidas en *Paleobiology* casi todas involucraron una toma de posición por parte de sus autores.

Esta tendencia resulta aún más acentuada si tomamos en cuenta que, además, de *Paleobiology*, muchas otras revistas científicas especializadas en paleontología dedicaron, desde estos primeros años, una parte de sus artículos al equilibrio puntuado (como fue el caso, por ejemplo, de *Fossils and Strata* y del *Journal of Paleontology*). En contraste, la polémica en *Science*, en *Nature* y en *Systematic Zoology* no apareció sino hasta principios de la década de los ochenta. Sin embargo, y tomando en cuenta que la teoría surgió dentro del ámbito de la paleontología y con el objetivo principal de reorientar las interpretaciones paleontológicas sobre los modos de evolución, es natural que haya sido en esta disciplina donde tuvo su primer recibimiento importante, y que sólo haya llamado la atención de la "mesa alta" de los principales neodarwinistas —para emplear la expresión de Eldredge (1995)— más tarde²¹, cuando sus implicaciones macroevolutivas parecieron entrar en conflicto con ciertos aspectos de la síntesis moderna.

En esta sección presentaremos algunas de las primeras críticas que recibió la teoría del equilibrio puntuado, así como algunos de los primeros artículos que expresaron su apoyo al nuevo modelo. En casi todos los casos, se trató de artículos escritos por paleontólogos.

5.3.1 Primeros artículos dirigidos a reivindicar el gradualismo

Algunas de las primeras críticas derivaban de interpretaciones extremas de los postulados del artículo de 1972, como considerar que la estasis es una absoluta ausencia de cambios fenotípicos, o que la evolución jamás procede gradualmente.

A este tipo de críticas pertenece la de M. K. Hecht (1974), quien argumentó que las "transformaciones filéticas pueden ser observadas desde una caja con una población de *Drosophila*, hasta en el desarrollo de los tipos domésticos de plantas y animales" (Hecht 1974, p.300), lo que indica que comprendió las afirmaciones de Eldredge y Gould (1972) en el sentido de que no hay absolutamente ningún cambio fenotípico durante la

²¹ Así, por ejemplo, cuando Dobzhansky, Ayala, Stebbins y Valentine (1974) prepararon conjuntamente uno de los primeros libros escritos específicamente para servir como libro de texto para la materia de Evolución, en 1974, no mencionaron en él, ni siquiera como una cita, a la teoría del equilibrio puntuado. En cambio, en los libros de texto sobre Evolución publicados después de que la polémica alcanzó su punto más alto, a principios de los ochenta, como el de Ridley (1993) o el de Futuyama (1998), ya hay secciones especialmente dedicadas a analizar tanto la teoría del equilibrio puntuado como la selección de especies.

estasis (posteriormente, este tipo de críticas obligaría a los autores del equilibrio puntuado a aclarar que pueden ocurrir cambios dentro de ciertos rangos, pero sin que se altere el valor medio de los caracteres morfológicos, por lo que ninguna de estas variaciones permitirá que una especie se vaya transformando gradualmente en otra, a no ser que medie un proceso de aislamiento geográfico en una población de tamaño reducido, como establece el modelo). En el mismo artículo, Hecht emplea el caso del oso polar, *Ursus maritimus*, contra el punto de vista puntuacionista: tras de explicar que la especie tuvo su origen en una población de osos pardos asiáticos que invadió las tundras, afirma que "las tendencias morfológicas dentro de *U. maritimus* afectaron a toda la población... Los cambios que experimentó el oso polar son los típicos cambios por transformación filética" (1974, p.302).

Este artículo fue rebatido por Gould y Eldredge (1977), para quienes precisamente el oso polar constituía un excelente ejemplo de evolución a través del aislamiento de una subpoblación en un área periférica y marginal (el mismo Hecht había estimado que la población evolutiva original no podía haber rebasado los 6,000 ejemplares), por lo tanto, para los autores puntuacionistas era más un caso a favor de su teoría, que en contra.

Un caso de gradualismo mejor fundamentado fue presentado al año siguiente por T. Ozawa (1975), quien llevó a cabo un estudio sobre *Lepidolina multiseptata*, un foraminífero del Pérmico. Ozawa siguió una serie de normas que convirtieron a su estudio en un clásico de alto rigor paleontológico:

a) Sus muestras eran lo suficientemente numerosas como para excluir cualquier posible interpretación de que los resultados se debían a cambios aleatorios.

b) El tamaño de las muestras era lo suficientemente grande para establecer medias y varianzas con un alto nivel de confianza (el tamaño de las muestras iba de 8 a 292 especímenes; sólo 6 de las 34 muestras contenían menos de 30 especímenes, y sólo una, menos de 10).

c) El rango estratigráfico con que trabajó era grande, abarcando desde el Pérmico medio al superior.

d) Algo muy importante: Ozawa estudió explícitamente las variaciones geográficas. Para ello, obtuvo sus muestras a lo ancho de una amplia zona geográfica que abarcaba el sudeste asiático y el sur de China y del Japón.

e) Por último, Ozawa pudo establecer una correlación entre el diámetro prolocular de *L. multiseptata* y los cambios de hábitat, desde aguas someras ricas en carbonatos

hasta hábitats clásticos más profundos. Reunió suficiente evidencia para fundamentar la interpretación de que los cambios eran respuestas adaptativas, y que no se debían a posibles migraciones ni a variaciones geográficas.

En el siguiente cuadro puede observarse la tendencia gradual en el aumento del valor medio del diámetro prolocular de *L. multiseptata* a través del Pérmico:

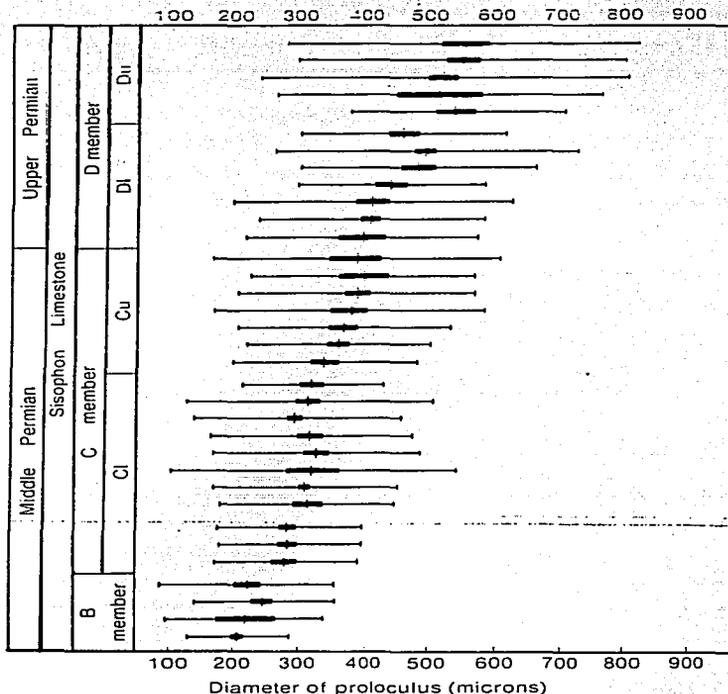


Figura 5.5 Variación geográfica y temporal en el diámetro prolocular del foraminífero pérmico *Lepidolina multiseptata* en el este asiático. Los rectángulos en negro tienen un nivel de confianza del 95% para la media; los rectángulos en blanco abarcan dos desviaciones estándar. La media cambia en más del 100% a lo largo de esta secuencia filética (a partir de Ozawa 1975).

Un tercer artículo que pretendía aportar evidencia empírica para refutar las tesis del equilibrio puntuado fue publicado por Philip Gingerich (1976). En este estudio, Gingerich llevó a cabo análisis biométricos con mamíferos del Terciario temprano, en particular con la filogenia de *Hyopsodus*. Basado en sus mediciones, Gingerich afirma que, durante el Paleoceno y el Eoceno hubo una tendencia clara hacia el aumento de tamaño en por lo menos tres linajes: *Hyopsodus*, *Haplomylus* y *Pelycodus*. Además, y contra el modelo de especiaciones rápidas del equilibrio puntuado, afirma que "el par de especies descendientes que aparecían después de los eventos de especiación... no eran distinguibles inicialmente, y sólo llegaban a serlo después de un período significativo de tiempo" (Gingerich 1976, p.25).

Sin embargo, las conclusiones de este artículo fueron duramente rebatidas por Gould y Eldredge (1977). Para empezar, Gingerich —a diferencia de Ozawa— no había realizado un estudio sobre variaciones geográficas. Todas sus conclusiones derivaban de lo que había ocurrido en un solo lugar —la cuenca "Big Horn" de Wyoming—, por lo que resultaría igualmente posible que algunos fósiles de la secuencia correspondieran a animales de mayor tamaño que habían inmigrado desde otras localidades. Además, Gingerich había llevado a cabo interpretaciones gradualistas con datos que permitían, igualmente, hacer interpretaciones puntuacionistas; en particular, Gould y Eldredge hallaron largos segmentos que mostraban estasis, dentro de secuencias que supuestamente mostraban cambios graduales. Y el principal episodio de cambio gradual exhibido por Gingerich para el linaje de *Hyopsodus* (la transición *H. loomisi* — *H. latidens* — *H. minor*) no era una tendencia unidireccional, sino un zigzag de incrementos cuyos valores medios terminaban justo un poco arriba de donde habían comenzado. Basados en su propia revisión de los resultados, Gould y Eldredge afirmaron que no es posible hallar en los datos recabados por Gingerich ninguna evidencia sobre su afirmación central: que la especiación de estos linajes se llevó a cabo mediante un proceso de cambio gradual y sostenido, a tasas de cambio similares a las de la evolución filética.

Estas refutaciones, y otras muchas que vendrían después tanto para los neodarwinistas como para estudios puntuacionistas, comenzaron a evidenciar la necesidad de establecer un grupo de normas que permitiera aceptar la validez de los estudios empíricos que ofrecía cada parte en la contienda. Un primer intento para establecer este protocolo fue propuesto por Gould y Eldredge en 1977 y será descrito en la sección 6.3.4.

5.3.2 Primeros artículos que apoyaron la teoría del equilibrio puntuado

En un artículo cuyos resultados guardan gran similitud –salvo en el desenlace de la especie ancestral– con el estudio llevado a cabo por Eldredge sobre *Phacops rana*, Kellogg y Hays (1975) realizaron un estudio sobre radiolarios, en el que concluyeron que, hace aproximadamente 1.9 millones de años, una pequeña población de la especie *Eucyrtidium calvertense* invadió las aguas subárticas al norte de la Convergencia Ártica. Allí evolucionó rápidamente y de manera alopátrica hasta convertirse en *E. matuyamai*, una especie más robusta y de mayor tamaño. Poco después, *E. matuyamai* invadió el rango geográfico de su especie ancestral. Durante los dos millones de años transcurridos antes de este evento, el tamaño de *E. calvertense* había manifestado estasis, sin embargo, y al contacto con *E. matuyamai*, comenzó rápidamente a decrecer en tamaño. Cuando, poco después del encuentro de ambas especies, *E. matuyamai* se extinguió, la evolución de *E. calvertense* hacia un tamaño menor cesó.

En otro caso de coincidencia con la teoría del equilibrio puntuado, esta vez con sus implicaciones macroevolutivas, los paleontólogos Jean Luis Henry y E. N. K. Clarkson (1975) llevaron a cabo un estudio sobre los trilobites ordovícicos *Placoparia*, del macizo armoricano, taxón para el que solía aceptarse una clara tendencia evolutiva hacia una mayor complejidad de sus estructuras inscritas. Sin embargo, Henry y Clarkson no detectaron cambio gradual alguno en ninguna de las especies de este género, al mismo tiempo que el patrón de variaciones geográficas apuntaba hacia la prevalencia de especiaciones alopátricas. La tendencia que solía apreciarse hacia una mayor complejidad era, entonces, un resultado de la selección de especies.

En una tercera investigación paleontológica, R. A. Fortey (1974) estudió los trilobites olenidos de Spitsbergen –un registro excepcionalmente completo–, capa por capa. Atendiendo las recomendaciones del artículo de Eldredge y Gould (1972), Fortey estudió a todos los taxones del grupo y consideró la estasis como un dato, y no como ausencia de datos. Logró establecer la filogenia de una extensa radiación adaptativa en el Balnibarbininae y concluyó que "el período en que se deriva una nueva especie a partir de su ancestro es corto comparado con su duración posterior, y esta especiación es consistente con el modelo alopátrico" (1974, p.4). Fortey también concluyó que los saltos morfológicos que se podían observar no guardaban relación con discontinuidades del registro estratigráfico, ya que los momentos de origen eran distintos en cada linaje y, además, no había indicaciones litológicas de suspensión o reducción de la sedimentación

en los puntos en que se originaban las nuevas especies. Finalmente, coincidió con la hipótesis puntuacionista sobre que las especies que se observan en el registro parecen ser entidades reales —con un momento de origen y otro de extinción—, y no meras divisiones arbitrarias de un mismo linaje evolucionando gradualmente a lo largo del tiempo:

Evolution in this case defines discrete morphological groups with a particular stratigraphic range —that is, that paleontological species seem to have real meaning among these olenoids rather than being arbitrary points on a continuous morphological spectrum changing with time (Fortey 1974, p.20).

Finalmente, en estos primeros años hubo otros paleontólogos que si bien no expresaron explícitamente su coincidencia con la teoría del equilibrio puntuado, sí coincidieron, sin embargo, con algunos de sus principales postulados y brindaron soporte empírico a la teoría con sus propios estudios. Así, por ejemplo, R. A. Robison (1975) llevó a cabo un estudio con trilobites agnóstidos del Cámbrico medio en el noroeste de los Estados Unidos, en el que concluyó que "la mayoría de las especies del suborden Agnostina no se encuentran intergraduadas y encajan mejor en el modelo de especiación alopátrica" (Robison 1975, p.219). Asimismo, afirmaba que "he hallado una conspicua ausencia de intergradación en los caracteres específicos de cada especie, y también he encontrado muy poco o ningún cambio en estos caracteres a todo lo largo de los rangos estratigráficos estudiados para la mayoría de estas especies" (p.220).

En este mismo caso se encuentra el artículo de J. G. Johnson (1975) sobre braquiópodos del Devónico, en el cual concluyó que, en la mayoría de las especies que estudió, las variaciones que ocurrieron están distribuidas de manera geográfica, más que temporal.

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
DE LA PATAGONIA

El desarrollo de la teoría del equilibrio puntuado

6.1 Gould y Eldredge aplican el equilibrio puntuado a los homínidos

En la década de los setenta —y todavía despés— la evolución humana era vista como una escalera hacia el progreso; era el caso paradigmático de una clara tendencia evolutiva hacia una mayor capacidad craneal, la cual había evolucionado gradual y sostenidamente desde *Australopithecus africanus* hasta el *Homo sapiens*.

Pero, para mediados de los setenta, nuevas evidencias les permitieron afirmar a los autores del equilibrio puntuado que el linaje de los homínidos era, más que una escalera de gradualismo filético, un árbol lleno de ramas que se originaban rápidamente y después entraban en una prolongada estasis (Eldredge y Tattersall 1975; Gould 1976). En estos artículos se sostiene que no existe evidencia directa de gradualismo *dentro* de ningún taxón de homínidos (*A. africanus*, *A. robustus*, *A. boisei*, *H. habilis*, *H. erectus* e, incluso, *H. sapiens*). La tendencia evolutiva progresiva que suele presentarse está formada, en realidad, por la supervivencia diferencial de taxones discretos.

Basados en el descubrimiento del homínido E.R. 1470 por parte de Richard Leakey, Gould y Eldredge argumentaban que el género *Homo* no pudo haber evolucionado gradualmente a partir de *A. africanus*, ya que el *Homo* 1470, con su capacidad craneal de casi 800 cc. vivió en simpatria con los australopitecinos hace tres millones de años. Otro descubrimiento, en este caso el de un *H. erectus* en la formación Koobi Fora, al este del lago Turkana, en África Oriental, descreditaba también la explicación tradicional de gradualismo en el aumento progresivo del tamaño del cerebro desde el Hombre de Java hasta el de Pekín, ya que este nuevo espécimen, más antiguo que cualquier *H. erectus* no-africano conocido, resultó poseer una capacidad craneal “bien dentro del rango de los especímenes de Pekín” (Leakey y Walker 1976, p.572).

Aunque hoy en día muchos paleontólogos consideran que el caso de los homínidos responde más a un modelo de evolución en mosaico, y que por lo tanto no es un buen ejemplo para una discusión entre los modelos gradual y puntuado, estos primeros estudios bajo el nuevo modelo del equilibrio puntuado sirvieron para cuestionar la idea estándar de la evolución progresiva en los homínidos. Recientemente, Steven Stanley (1998) ha incorporado los últimos descubrimientos al respecto para reelaborar una versión más acabada de la probable evolución de los homínidos bajo el modelo del equilibrio puntuado.

6.2 El surgimiento del término *selección de especies*

Quizá una de las tesis más importantes que resultaron de la aplicación a la macroevolución de la teoría del equilibrio puntuado, fue la noción de que podía haber fenómenos de selección por encima del nivel del organismo individual, concretamente al nivel de las especies. Sin embargo, para que un proceso así fuera teóricamente factible, primero debía ser posible considerar a las especies como individuos. Los primeros intentos teóricos al respecto fueron hechos desde la biología por Michael Ghiselin (1974) y, en el terreno de la filosofía de la ciencia, por David Hull (1976). Sin embargo, para lograr una analogía eficaz entre individuos y especies era necesario poder delimitar a las especies con la misma claridad que es posible delimitar a los organismos individuales. Y esta delimitación debía hacerse tanto en el aspecto espacial como en el temporal. En el primer aspecto, el concepto de especie biológica propuesto por Mayr resultó eficaz para delimitar espacialmente a las especies: si una especie está compuesta por un grupo de individuos que pueden intercambiar información genética entre sí, pero no con los individuos de otras especies, entonces la especie es una entidad real y su delimitación en el espacio está dada por el rango de distribución de la especie, rango dentro del cual es posible hallar individuos de la especie siempre que se cubran las condiciones naturales que requieren, y fuera del cual no se les encontrará. Pero todos los autores, incluido el mismo Mayr, negaban que fuera posible delimitar objetivamente a las especies en el tiempo, al concebirlas dentro de un proceso de continuo cambio adaptativo.

En otras palabras, cuando se miraba a las especies en la escala del tiempo *ecológico*, era posible afirmar que se trataba de entidades reales, delimitadas por

mecanismos de aislamiento genéticos; pero, si eran vistas a una escala de tiempo *geológico*, los límites desaparecían dentro del linaje de poblaciones ancestro-descendientes que formaban las especies evolutivas, a las cuales se las consideraba inmersas en una continua transformación adaptativa (por lo que, en este último caso, las delimitaciones eran sólo formales, para efectos de genealogía taxonómica, pero no se las consideraba como delimitaciones reales).

Sin embargo, la teoría del equilibrio puntuado permite ver a las especies como entidades tan "reales" en el tiempo como en el espacio, partiendo de: a) el postulado de que la gran mayoría de las especies prácticamente no cambian nada a lo largo de su existencia y, por lo tanto, cuando éstas se extinguen su extinción es siempre real, no una "extinción formal" (como es concebida por los neodarwinistas en el caso de una especie que se transforma con el tiempo en otra, dentro de un mismo linaje evolutivo, mediante gradualismo filético); y b) del postulado de que las especies surgen en un momento preciso —en términos geológicos— y no poco a poco (como resultado de un largo proceso anagenético en el que no hay manera de determinar un punto preciso de transición entre una especie y otra).

Por lo tanto, si como mantiene el modelo del equilibrio puntuado las especies surgen muy rápidamente en determinado momento, se mantienen en estasis durante su duración, y después se extinguen, entonces las especies son entidades reales en cualquier punto del tiempo. Eldredge y Gould postulaban en su artículo de 1972 (pp. 111-113) que estas especies tienen una dinámica propia: compiten entre sí y su supervivencia diferencial es lo que determina las tendencias macroevolutivas dentro de cada linaje. Sin embargo, en ese momento no propusieron ningún término especial para denominar a este proceso.

Fue Steven Stanley, uno de los primeros conversos a la teoría del equilibrio puntuado, quien acuñó el término de *selección de especies* para diferenciar el proceso, en un trabajo que publicó en 1975 bajo el sugestivo título de "A theory of evolution above the species level". En este artículo, Stanley explica el significado del nuevo término de la siguiente manera:

Macroevolution is decoupled from microevolution, and we must envision the process governing its course as being analogous to natural selection but operating at a higher level of organization. In this higher level process species become analogous to individuals, and speciation replaces reproduction. The random aspects of speciation take the place of mutation. Whereas natural selection operates upon individuals within populations, a

process that can be termed species selection operates upon species within higher taxa, determining statistical trends (Stanley 1975a, p.648).

6.3 El artículo de 1977

En el verano de 1976 Gould y Eldredge decidieron preparar un segundo artículo conjunto sobre la teoría del equilibrio puntuado. En palabras de Gould (2002), para ese momento ya se habían acumulado suficientes datos empíricos, malos entendidos y argumentos en pro y en contra de la teoría, como para hacer necesaria una ampliación del tema. El nuevo artículo fue publicado por *Paleobiology* en 1977, bajo el título de "Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered." En este extenso artículo es posible apreciar una maduración importante de las ideas de 1972; los autores revisan las críticas y apoyos que su teoría ha recibido en los cinco años transcurridos desde su publicación inicial, buscan aclarar términos mal entendidos y desarrollan algunas implicaciones adicionales de la teoría (sobre todo en el terreno de la macroevolución).

Como una primera precisión necesaria, Gould y Eldredge destacan —siguiendo la terminología de la obra de Simpson— que el equilibrio puntuado es una hipótesis que tiene que ver con un *modo* evolutivo, ya que sostiene que es la especiación, y no la evolución filética, el modo principal del cambio evolutivo. El hecho de que la teoría se deba apreciar estimando los *tiempos* de evolución, es decir, la rapidez de los eventos de especiación que interrumpen largos períodos de estasis, no significa que sea una hipótesis sobre tiempos evolutivos, sino que el modo al que se refiere sólo puede inferirse en el registro fósil gracias a la observación de los tiempos, tanto los del cambio evolutivo durante los eventos de especiación como los del no-cambio durante los períodos de estasis, ya que la estasis *también* es información.

Con el objeto de despejar malos entendidos, aclaran que cuando han afirmado que la mayoría de los cambios evolutivos están concentrados en eventos muy rápidos o casi instantáneos de especiación, sólo han empleado el término "instantáneo" en su sentido geológico (1977, p.117). Se declaran, por lo tanto, sorprendidos de la polémica que la teoría ha logrado levantar ya que, después de todo, sólo se trataba de aplicar el modelo de especiación geográfica, ya aceptado por muchos biólogos e incorporado a la teoría sintética, al campo de la paleontología. Sin embargo, admiten que al haber hecho esto y haberse atrevido a considerar seriamente las implicaciones del modelo de especiación

alopátrica, sí provocaron dos cambios drásticos, el primero teórico y el segundo de índole práctica:

1) Al extrapolar el equilibrio puntuado a la macroevolución surgió una nueva forma de explicar el fenómeno de las tendencias evolutivas.

2) La teoría propició una reorientación de los trabajos empíricos en la paleontología evolutiva: en lugar de seguir buscando pruebas de gradualismo en ciertas especies dentro de secciones locales, ahora se trataba de estudiar cuantitativamente los patrones evolutivos de todos los miembros de una fauna.

Respecto a las críticas recibidas en este período (1972-77), consideran que una buena parte han sido más bien metodológicas y, en realidad, derivan de malas interpretaciones sobre lo que ellos dijeron en 1972.

Así, por ejemplo, responden a C. W. Harper (1975) y a Lesperance y Bertrand (1976) que ellos no han negado la existencia del gradualismo filético en la especiación, sino que sostienen que su ocurrencia es muy limitada:

We never claimed either that gradualism could not occur in theory, or did not occur in fact... Nature is far too varied and complex for such absolutes... A few examples of genetic drift do not refute natural selection as the directing force of evolution. The fundamental question is not "whether at all" but "how often" (Gould y Eldredge 1977, p.119).

Y en este párrafo tenemos un cambio importante con respecto a la postura de cinco años atrás: ya no se trata de que el modelo puntuado sea el correcto y el del gradualismo filético inapropiado (como se dejaba entender en el artículo de 1972). Se trata de que el modelo del equilibrio puntuado explica *la mayoría* de los cambios evolutivos, aunque no todos; queda siempre un espacio para el gradualismo filético, que ahora se reconoce que sí ocurre, aunque en mucho menor medida. Por lo tanto no se trata de que un modelo sea el correcto y el otro no, si no de cuál refleja mejor lo que *usualmente* ocurre. Esta nueva posición tiene consecuencias importantes para la controversia:

1) Ya no bastará el presentar un caso bien probado de gradualismo, o de equilibrio puntuado, como prueba de que ese modelo es el correcto.

2) Por la misma razón, no podrá falsarse el modelo opuesto con la simple presentación de un caso bien probado del modelo propio.

3) El nuevo método para decidir entre un modelo y el contrario tendrá que ser cuantitativo: deberá probarse que *la mayoría* de las especies de un linaje responden a un modelo y no al otro, e idealmente que la mayoría de los taxones de cualquier grupo jerárquico que se elija se comportan dentro de ése patrón.

Sin embargo, Gould y Eldredge ciertamente ratifican el tono de su postura original al pronosticar que los estudios demostrarán que el modo puntuado no sólo es, con mucho, el más frecuente, sino *el único* que opera en los casos de transformaciones evolutivas importantes (1977, p.119).

Un segundo tipo de críticas que reconocen haber recibido, deriva de aquellas investigaciones empíricas que sostienen que el gradualismo es un modelo más acertado para reconstruir el pasado biológico. Entre ellas, sin embargo, sólo reconocen como plenamente satisfactorio el estudio llevado a cabo por Ozawa (1975) sobre foraminíferos pérmicos —presentado en la sección 5.3.1—, debido a los excelentes criterios con que cumplió para ser considerado como prueba válida: una amplia cobertura geográfica, secuencias largas con muestras muy cercanas, una definición clara de taxones y pruebas biométricas adecuadas llevadas a cabo en muestras suficientemente grandes.

Con todo, Gould y Eldredge afirman que en este artículo Ozawa vuelve a caer en el error metodológico de considerar a la estasis como una ausencia de datos, y no como información: Ozawa llevó a cabo mediciones de nueve caracteres en *Lepidolina multiseptata*, de los cuales cuatro exhibieron tendencias graduales, mientras que los otros cinco no las mostraron. Sin embargo, sólo los primeros cuatro fueron graficados y listados en tablas de valores (ver figura 5.5), mientras que los otros cinco únicamente fueron discutidos en términos cualitativos. (De todos modos, Gould y Eldredge se declaran “encantados” de que el equilibrio puntuado esté sirviendo para motivar estudios como el de Ozawa, donde ya se toman en cuenta las variaciones geográficas y se procura obtener resultados no sesgados por esquemas teóricos previos).

Un tercer tipo de críticas que recibió la teoría en sus primeros cinco años, estuvo dirigido a las derivaciones macroevolutivas expresadas en el artículo de 1972. Se les cuestionaba a los autores del equilibrio puntuado cómo era posible que, con tanta frecuencia, una secuencia de especies de un clado grande mostrara transiciones continuas para ciertos caracteres de su morfología. La respuesta que ofrecen Gould y Eldredge en 1977 es simple y contundente: en una secuencia de tres especies, tomando el

punto inicial como ya dado, una tendencia unidireccional ocurrirá con una probabilidad de 1 en 4 para cualquier carácter. De hecho, 1 en 2 es una probabilidad más correcta, si tomamos en cuenta que la manera en que estamos poniendo a prueba la unidireccionalidad es comparando si la tercer especie continúa la tendencia ya exhibida por las dos anteriores, que entonces se pueden tomar como resultados ya dados. Para una secuencia de cuatro especies, la probabilidad de unidireccionalidad será de 1 en 8, o de 1 en 4 de acuerdo al segundo argumento. Ahora bien, si tomamos en cuenta, por un lado, que la mayoría de las secuencias son cortas, y por otra parte que todos los organismos poseen una abundancia de caracteres, es de esperarse, por simple probabilidad estadística, que aparezcan "tendencias" unidireccionales para ciertos caracteres únicamente con bases estocásticas.

Por lo tanto, las interpretaciones macroevolutivas del modelo puntuado continúan firmes: las "tendencias" reflejan, en realidad, la supervivencia diferencial de algunas especies entre un grupo mayor que se originó por eventos de rápida especiación. El gradualismo filético, por otro lado, requeriría como prueba el poder mostrar variaciones insensibles y continuas no sólo *entre* los taxones de la secuencia, sino *dentro* de cada uno.

En cuanto a la posible base genética de la teoría del equilibrio puntuado, que en el artículo de 1972 fue atribuida a la cohesión del genotipo y a las "revoluciones genéticas" propuestas por Mayr (1954, 1963) —ver sección 5.1, p.71—, ahora Gould y Eldredge encuentran otra posibilidad: mutaciones en los genes reguladores. Entre 1975 y 1976 se publicaron varios trabajos sobre la recién descubierta importancia, para la evolución morfológica, de las mutaciones en estos genes (Wilson 1976; Valentine y Campbell 1975). Esto no quiere decir, sin embargo, que abandonen la posibilidad de revoluciones genéticas en un genotipo altamente cohesionado (al que se siguen refiriendo en 1977, por ejemplo en la p.137), pero ciertamente ven con buenos ojos la nueva posibilidad que ofrecen a su teoría las mutaciones en genes reguladores:

We applaud the burgeoning emphasis on change in regulatory genes as the stuff of morphological evolution... if only because one of us has written a book to argue that the classical, and widely ignored, data on evolution by heterochrony should be exhumed and valued as a primary demonstration of regulatory change (Gould 1977). We do not see how point mutations in structural genes can lead, even by gradual accumulation, to new morphological designs. Regulatory changes in the timing of complex ontogenetic programs

seem far more promising —and potentially rapid, in conformity with our punctuational predilections... We are pleased that some recent molecular evidence, based on regulatory rather than structural gene changes, supports our model (p.138).

Finalmente, y después de hacer un recuento tanto de las críticas recibidas como de los artículos que apoyaron su teoría, Gould y Eldredge concluyen que su modelo ha sobrevivido sus primeros cinco años en excelentes condiciones, además de que ha recibido considerable apoyo empírico. Y, entusiasmados por estos primeros resultados, lanzan una predicción acerca del futuro promisorio de su teoría y sobre la prevalencia del modelo puntuado sobre el gradualista:

It is very hard to find probable cases of gradualism, even in geologically optimal situations: most reported cases resolve to little more than wishful thinking. Moreover, all these tests are based on a biased selection of cases known to exhibit some evolutionary change. What would happen if paleontologists carried out large-scale, unbiased studies that admitted stasis as data and considered all taxa in a fauna? We cannot avoid the prediction that punctuated equilibria would assume even a greater importance (p.137).

6.3.1 La teoría especiacional de la macroevolución

Cuando en el artículo de 1972 Eldredge y Gould exploraron las consecuencias macroevolutivas del equilibrio puntuado, llegaron a la conclusión —como ya hemos visto— de que así como las mutaciones en una población son estocásticas con respecto a su posterior selección, de la misma manera la especiación resulta estocástica con respecto a la dirección de cualquier tendencia macroevolutiva. A esta idea, basada en una analogía hecha originalmente por Sewall Wright (1967), la denominaron como la "regla de Wright". La consecuencia para la macroevolución de esta regla era que, retrospectivamente, podría observarse un *aparente* cambio direccional en la historia evolutiva de algunos linajes, pero éste, en realidad, sería producto de la supervivencia diferencial de algunas de las especies de este linaje sobre otras:

The overall effect would then be one of net, apparently directional change: but, as with the case of selection upon mutations, the initial variations would be stochastic with respect to this change. We postulate no 'new' type of selection (Eldredge y Gould 1972, p.112).

Así pues, en 1972 explícitamente señalaron que no estaban postulando ningún tipo nuevo de selección. En el artículo de 1977 explican el porqué de esta intención original:

We declined to designate with a new name this phenomenon of macroevolution by differential success of speciation events because we regard it as so fundamentally consistent with basic Darwinism. It represents no departure from Darwinian mechanisms, but only the previously unrecognized mode of operation for natural selection at hierarchical levels higher than the local population. Surely, the extinction and persistence of species is as Darwinian an event as the spread of genes through populations (Gould y Eldredge 1977, p.139).

Y sin embargo, para cuando prepararon su artículo de 1977 Stanley ya había acuñado el término de "selección de especies" para designar a este proceso. Aunque al principio el nuevo término les pareció inadecuado a Gould y Eldredge, a partir del artículo de 1977 decidieron apoyarlo y, desde entonces, ha estado fuertemente ligado a la teoría del equilibrio puntuado:

Stanley (1975a) has since designated this process as "species selection". We were inclined, at first, to reject this special name (Gould, in press), since it carries the unfortunate implication of a novel mechanism inconsistent with natural selection—while we believe that "species selection" represents no more than the operation of natural selection at higher levels. Nonetheless, recognizing a peculiarity of human psychology—that the importance of a phenomenon is not recognized unless it has a special name—we drop our objection, while reiterating our hope that the relationship of species selection to Darwinian theory will not be misconstrued (1977, p.139).

Gould y Eldredge afirman, entonces, que en realidad la selección de especies —y todas sus implicaciones— se deriva de dos premisas fundamentales: 1) El modelo del equilibrio puntuado; y 2) la regla de Wright. O dicho de otro modo: si al modelo del equilibrio puntuado se le agrega la regla de Wright, el resultado es una nueva teoría de la macroevolución: la *teoría especiacional de la macroevolución*, en la cual el fenómeno de la especiación se interpone como un nivel intermedio entre las tendencias macroevolutivas y los eventos evolutivos que ocurren al interior de las poblaciones (1977,

p.140). De este modo, las especies –y no los fenómenos microevolutivos– se convierten en la materia prima de la macroevolución.

Pero, si este planteamiento es correcto, significa que uno de los principales postulados de Simpson (1944, p.124) –ver la cita textual en la p.32 de esta tesis–, es decir, que los procesos microevolutivos son los mismos que explican la macroevolución cuando son llevados a escalas geológicas de tiempo, es incorrecto. Y, dado que este postulado representa una de condiciones bajo las cuales Simpson incorporó a la paleontología dentro de la síntesis moderna, las consecuencias de su eventual falsación serían muy importantes, tanto para la paleontología como para la síntesis moderna.

Pero esto no preocupó a Gould y Eldredge; al contrario, en 1977 se declaran ansiosos de poner a prueba la teoría especiacional y, para ello, invocan criterios tales como que una nueva teoría será mejor que la anterior si es capaz de explicar todo lo que la teoría anterior explicaba y, además, logra resolver viejas paradojas, reinterpretar viejas observaciones y sintetizar bajo un nuevo marco explicativo fenómenos que anteriormente aparecían desligados.

Y, como un primer ejemplo del poder explicativo de la nueva teoría especiacional, citan el análisis llevado a cabo por Stanley (1975b) sobre la razón de la existencia de una gran diversidad de especies con reproducción sexual: el argumento tradicional se centra en los beneficios adaptativos *inmediatos* que la reproducción sexual otorga a los organismos, a saber, que el sexo acelera la evolución al proveer mecanismos de recombinación genética y permitiendo la rápida propagación en una población de las mutaciones favorables.²²

Sin embargo, Stanley emplea otro argumento, basado *retrospectivamente* en la historia evolutiva: los clones asexuales no especian fácilmente, mientras que los clados sexuales tienen una probabilidad de dividirse en nuevas especies mucho más alta, ya que los individuos que se entrecruzan forman poblaciones que, con frecuencia, se separan en subgrupos aislados geográficamente. De esta manera, las especies sexuales han resultado con el tiempo mucho más numerosas no porque el sexo, en sí mismo, provea ventajas adaptativas importantes –después de todo, las especies asexuales son igualmente exitosas y abundantes si las evaluamos con base al número de organismos

²² Sin embargo, este argumento tradicional no ha resultado convincente para todos los biólogos, pues no hay pruebas de que estas supuestas ventajas inmediatas logren contrarrestar el muy alto costo que implica el sexo: perder la oportunidad de transmitir el 50% de los genes propios., como lo ha analizado extensamente Mark Ridley (1993, pp.270-275).

que contienen— sino, simplemente, porque mantienen una alta capacidad de especiación, mientras que los clones no.

En un segundo ejemplo, Gould y Eldredge emplean la teoría especiacional para descifrar una aparente refutación del equilibrio puntuado: que los estudios evolutivos sobre organismos asexuales, como el llevado a cabo por Ozawa (1975) —descrito en la sección 5.3.1—, suelen mostrar patrones graduales de cambio. Estos estudios, afirman, deben llevarse a cabo en términos de su propia unidad, la cual muestra un patrón tan puntuado como la historia de los metazoos con reproducción sexual. Pero en el caso de los organismos asexuales la unidad debe ser el clon, no la especie. Su modo evolutivo es probablemente intermedio entre la selección natural actuando en poblaciones y la selección de especies actuando en clados: la variabilidad surge por medio de nuevos clones que se producen rápidamente —en este caso, literalmente de repente— por alguna mutación (lo que sería análogo a que se produzcan de manera puntuada). La distribución fenotípica de estos clones puede ser aleatoria con respecto a la selección en su linaje (al que usualmente se denomina "especie", aunque tiene muy poco que ver con una especie sexual, compuesta por organismos que pueden interactuar genéticamente entre sí). La evolución, en este caso, procede al seleccionar subgrupos dentro del grupo de clones en competencia. Y, si pudiéramos "entrar al mundo protista", veríamos este proceso de "selección de clones" como puntuado. Pero, como estamos influidos por nuestra propia perspectiva al tratar a este grupo de clones como a una especie, lo que vemos es un gradualismo filético, cuando en realidad se trata del análogo clonal de una tendencia evolutiva producida mediante equilibrio puntuado y selección de especies (de clones, en este caso).

En la Tabla 6.1, en la siguiente página, se muestra una esquematización de los distintos niveles de evolución que proponen Gould y Eldredge, algunos de los cuales han sido mencionados en los dos ejemplos anteriores.

Es importante aclarar que la teoría especiacional no es presentada por Gould y Eldredge como una teoría *aparte* de la teoría del equilibrio puntuado, sino como la parte macroevolutiva de su modelo. De hecho, ambas teorías se refuerzan mutuamente y constituyen dos caras de una misma moneda. La individualización de las especies en el tiempo que permite el equilibrio puntuado da un sustento teórico a la selección de especies; a su vez, algunas consecuencias de la teoría especiacional refuerzan las tesis

del modo de especiación que se propone en el equilibrio puntuado, como sucede con el caso del aparente gradualismo de las especies asexuales, o cuando Gould y Eldredge afirman que las reconstrucciones filogenéticas que pueden hacerse mediante la teoría especiacional prueban que "la anagénesis es solamente una cladogénesis filtrada a través de la fuerza directriz de la selección de especies" (1977, p.141).

<i>Nivel de organización</i>	<i>especies de reproducción sexual (individuos que comparten un genoma básico y distribuyen las variaciones mediante recombinaciones)</i>	<i>"especies" asexuales (clones que comparten un genoma y un programa de regulación básico; las variaciones no logran ser distribuidas adecuadamente mediante la interacción de sus unidades)</i>	<i>clados (especies que comparten un plan adaptativo básico)</i>
<i>unidad individual del nivel los individuos interactúan mediante</i>	<i>organismo individual</i>	<i>clon</i>	<i>especie</i>
<i>curso de vida de un individuo</i>	<i>recombinación</i>	<i>(recombinación limitada en eventos sexuales ocasionales)</i>	<i>(hibridaciones limitadas)</i>
<i>fuerza de nueva variabilidad</i>	<i>ontogenia programada</i>	<i>estasis por definición hasta el momento de extinción (una nueva mutación forma un nuevo clado)</i>	<i>no hay una direccionalidad inherente; lo más probable será la estasis o la fluctuación alrededor de valores medios; el cambio gradual es muy raro</i>
<i>relación de la variabilidad con respecto a la dirección de la evolución</i>	<i>mutaciones</i>	<i>formación de nuevos clones mediante mutaciones</i>	<i>especiación</i>
<i>mecanismo para el incremento diferencial de las variaciones favorables</i>	<i>aleatoria debido a la naturaleza química de las mutaciones</i>	<i>aleatoria debido a la naturaleza química de las mutaciones</i>	<i>aleatoria si se mantiene la regla de Wright</i>
	<i>selección individual (selección natural convencional)</i>	<i>selección de clones</i>	<i>selección de especies</i>

Tabla 6.1 Los distintos niveles de selección a la luz de la analogía de Wright (a partir de Gould y Eldredge 1977).

Finalmente —y en atención a la gran controversia que suscitaría este tema— cabe preguntarse ¿es la selección de especies enteramente análoga a la selección natural actuando sobre los individuos de una población? Si así fuera, la lógica nos dice que las especies sobrevivientes deberían estar constituidas por individuos que tuvieran un valor medio de adecuación más alto que aquellos individuos de las especies que se extinguieron. Sin embargo, Gould y Eldredge nos dicen otra cosa:

[Successful species] are more likely to be the progeny of parental species that managed to take advantage of rare opportunities occasionally provided when the earth's general equilibria are broken: unfilled ecospace around newly-risen land, or a relatively empty world decimated by faunal catastrophe. The increasers may win simply by being first, not by being better in some Newtonian, mechanical sense; having been first, they may be able to hold on almost indefinitely, unless decimated themselves by a major diversity-independent episode of extinction...

The virtual irrelevancy, in many cases, of morphological superiority to a clade's success may largely explain the puzzling observation that so few stories of increasing perfection in design can be read from the history of life (p.144).

Por lo tanto, *sí* hay una dinámica propia, emergente, en la selección de especies que no puede preverse en el nivel inferior de la selección natural actuando sobre individuos. Y, en esta dinámica, las oportunidades ecológicas, y la suerte de ser las primeras especies en encontrarlas, juegan un papel preponderante. Un papel que, de hecho, a veces traslada a un segundo plano —a juzgar por este párrafo que hemos citado— el valor adaptativo de los caracteres fenotípicos.

6.3.2 La reivindicación del papel de la paleontología en la producción de teorías evolutivas propias

En 1972 Eldredge y Gould habían escrito (ver cita de la p. 62) que "ninguna teoría sobre mecanismos evolutivos puede ser generada directamente a partir de la paleontología." Sin embargo, poco después cambiaron su manera de pensar al respecto. Después de todo, reflexionaron (ver la reconstrucción que hace Eldredge 1985b), *sí era posible* emplear el registro fósil para poner a prueba diferentes nociones sobre procesos, y también era posible que los paleontólogos propusieran nuevas ideas sobre cómo operan los

mecanismos evolutivos; ideas que conllevarían predicciones sobre patrones de cambio, los cuales podrían ser contrastados con los patrones que muestra el registro fósil. Lo único que seguiría quedando fuera del ámbito de la paleontología serían los mecanismos genéticos intrínsecos a estos procesos, debido a la naturaleza misma de los fósiles. Pero nada impedía a los paleontólogos aportar nuevas ideas para la mejor comprensión de los fenómenos macroevolutivos, sobre todo si estos fenómenos respondían a una lógica propia, emergente a ese nivel, y por lo tanto no reducible a la lógica de los mecanismos microevolutivos que estudia la genética. Tal vez se trataba de un proceso cuyo patrón era tan imperceptible en el corto plazo, tan extendido en largos períodos de tiempo, que sólo podría ser detectado mediante el registro fósil. Por consiguiente, la paleontología no sólo podía aportar nuevas ideas sobre la macroevolución sino que, probablemente, ninguna otra ciencia estaba en condiciones de hacerlo. Esta confianza en el nuevo papel protagónico de la paleontología, que comenzó de manera sutil en el artículo de 1972, es ahora contundente en el trabajo de 1977, como puede apreciarse en la siguiente declaración:

We believe that the need to translate micro to macroevolution through the level of speciation guarantees that paleobiology shall not be a derivative field, but shall provide essential theory to any complete science of evolution (p.145).

Gracias al equilibrio puntuado y a la teoría especiacional de la macroevolución, la paleontología estaría ahora en primera línea en el campo de las teorías evolutivas, hombro con hombro con la genética.

Y, probablemente por la importancia que sus autores le conferían a esta reivindicación del papel de la paleontología, la última frase del artículo de 1977 no estuvo reservada a pronosticar el triunfo de la teoría del equilibrio puntuado, sino a expresar la suerte de ser paleontólogos en un tiempo donde ninguna otra ciencia podía aportar tanto a la macroevolución:

The study of evolutionary tempos lies in the exclusive domain of paleontology. It is, we believe, our most promising arena for the derivation of independent macroevolutionary theories. Conceptual tools are now available for a fruitful study of evolutionary tempos and modes (p.149).

6.3.3 Hacia una filosofía general del cambio

El artículo de 1977 contiene algunas afirmaciones que, posteriormente, darían pie a fuertes críticas por parte de los neodarwinistas. Particularmente las que tienen que ver con el empleo del término "gradualismo", como la siguiente:

We regard gradualism as unimportant in evolution not only because it occurs rarely, but also because its rates are only sufficient to cast a superficial molding upon the pattern of evolutionary change (p.133).

En el contexto del artículo resulta claro que Gould y Eldredge no se están refiriendo –al menos en este párrafo– al gradualismo de la evolución *en general*, sino a lo que ellos mismos denominaron "gradualismo filético", es decir, a la evolución filética o anagénesis. Sin embargo, ya desde su primer artículo habían cometido el aparente descuido – aunque me parece poco creíble que se haya tratado de un descuido– de llamar a la evolución filética de manera indistinta como "gradualismo filético" o, simplemente, como "gradualismo". A mi juicio resulta tan obvio que se generaría confusión al retirar la palabra "filético" y dejar a solas el término "gradualismo", que cabría preguntarse si desde 1972 la omisión no fue más deliberada que accidental.

Sin embargo, en el artículo de 1977, en la sección titulada "Towards a General Philosophy of Change" (una especie de manifiesto del credo filosófico de sus autores) se aclara la verdadera postura de Gould y Eldredge respecto al gradualismo en general. Es por esto que esta sección resultó ser –mucho más que la dirigida a analizar las evidencias empíricas– la parte más polémica del artículo. Aquí se hace ya evidente la intención de los autores de cuestionar no sólo al gradualismo filético como modo del cambio evolutivo, sino al gradualismo *en general* como modo de cambio en la naturaleza:

The general preference that so many of us hold for gradualism is a metaphysical stance embedded in the modern history of Western cultures: it is not a high-order empirical observation, induced from the objective study of nature. The famous statement attributed to Linnaeus –*natura non facit saltum* (nature does not make leaps) may reflect some biological knowledge, but it also represents the translation into biology of the order, harmony and continuity that European rulers hoped to maintain in a society already assaulted by calls for fundamental change...

When Darwin cleaved so strongly to gradualism –ignoring Huxley's advice that he did not need it to support the theory of natural selection– he translated Victorian society into biology where it need not to reside (p.145).

Y, para reforzar esta tesis, citan la carta que Karl Marx envió a Engels en 1862 sobre el trabajo de Darwin, y en la cual opina que "Es sorprendente cómo Darwin reconoce entre los animales y plantas su sociedad inglesa, con su división del trabajo, competencia, apertura de nuevos mercados, invenciones y el principio malthusiano de la lucha por la existencia." La intención de esta cita, nos dicen Gould y Eldredge, nos es desacreditar el trabajo de Darwin, sino señalar cómo, "incluso los más grandes logros científicos están enraizados en su contexto cultural, y así mostrar que el gradualismo es parte de un contexto cultural, no de la naturaleza" (p.145).

En seguida recuerdan que han existido concepciones del cambio diferentes al gradualismo, algunas de ellas puntuacionistas, como la dialéctica materialista que se empleaba en esa misma época –recordemos que estamos en 1977– en los libros oficiales sobre marxismo-leninismo en la Unión Soviética. Por lo tanto, razonan, si nos parece evidente la ideología que subyace en los textos soviéticos, ¿por qué no queremos ver la que subyace en nuestras propias concepciones sobre el gradualismo?

It is easy to see the explicit ideology lurking behind this general statement about the nature of change. May we not also discern the implicit ideology in our Western preference for gradualism?

In the light of this official philosophy, it is not at all surprising that a punctuational view of speciation, much like our own, but devoid (so far as we can tell) of a reference to synthetic evolutionary theory and the allopatric model, has long be favored by many Russian paleontologists (Ruzhentsev 1964; Ovcharenko 1969). It may also not be irrelevant to our personal preferences that one of us learned his Marxism, literally, at his daddy's knee (p.146).

Sin embargo, ni Gould –el hijo del marxista– ni Eldredge, afirman en ningún momento que su teoría sea marxista –como después algunos críticos les imputarían– sino que reconocen que sus propias historias personales pueden estar influyendo en su teoría del equilibrio puntuado y que ésta, como el gradualismo, seguramente no está exenta de influencias culturales:

We emphatically do not assert the "truth" of this alternate metaphysic of punctuational change. Any attempt to support the exclusive validity of such a monolithic, a priori, grandiose notion would verge on the nonsensical. We believe that gradual change characterizes some hierarchical levels, even though we may attribute it to punctuation at a lower level —the macroevolutionary trend produced by species selection, for example. We make a simple plea for pluralism in guiding philosophies —and for the basic recognition that such philosophies, however hidden and inarticulated, do constrain all our thought (p.146).

Pero, si ambas concepciones están imbuidas en sus propios contextos culturales, ¿cuál es más correcta? Sin titubear, Gould y Eldredge responden que el puntuacionismo:

Nonetheless, we do believe that the punctuational metaphysic may prove to map tempos of change in our world better and more often than any of its competitors —if only because systems in steady state are not only common but also high resistant to change. We believe that the punctuational view will become important in evolutionary biology at levels both lower and higher than the events of speciation covered in our model of punctuated equilibria (p.146).

Finalmente, expresan su confianza en que la investigación en los campos de la regulación génica y la embriología validará, en el laboratorio, lo que ellos ya sostienen en la teoría. Y, muy en la línea de T. H. Huxley, afirman que el compromiso total con el gradualismo es innecesario en una teoría evolutiva, incluso en la darwinista:

We believe that a coherent, punctuational theory, fully consistent with Darwinism (though not with Darwin's own unnecessary preference for gradualism), will be forged from a study of the genetics of regulation, supported by the resurrection of long-neglected data on the relationship between ontogeny and phylogeny (p.147).

6.3.4 Sugerencias para un programa de investigación

En la parte final del artículo de 1977 Gould y Eldredge dan un paso fundamental para el avance de su teoría: proponen un método empírico específico para poner a prueba la validez de su modelo, así como su importancia relativa en la distribución estadística de los tiempos evolutivos. Por lo tanto, la controversia podría pasar del terreno teórico en el que

había estado hasta ese momento —incluso cuando a la discusión teórica se habían añadido estudios concretos, a favor o en contra, pero sin un criterio previo que permitiera la evaluación objetiva de los resultados— hacia un nuevo terreno: el de la contrastación empírica.

Para conseguirlo, proponen el siguiente protocolo de investigación:

1) Para poner a prueba el gradualismo vs. puntuacionismo en taxones individuales, se deberá estudiar la variación geográfica de las especies a lo largo de todo el rango preservado. No será válido confinar el estudio a secciones locales.

2) Se deberá estudiar la distribución de los tiempos evolutivos de *todos* los miembros de un ecosistema o de una comunidad, y no sólo de *algunos* de ellos. Recuérdesse que la cuestión fundamental tiene que ver con *la frecuencia relativa* de cada modelo, y no con su confirmación para un determinado caso. Al hacer estos estudios, deberá tomarse en cuenta que la estasis es, también, un dato. De hecho, la estasis dice más que las discontinuidades morfológicas, ya que estas últimas pueden deberse tanto a la formación súbita de nuevas especies como a eventos de inmigración; sin embargo, la verificación de estasis, incluso en estudios limitados a secciones locales, confirmará el modelo puntuado, ya que el modelo gradualista predice que, *in situ*, los cambios serán direccionales.

3) Al establecerse las frecuencias relativas de la estasis y de los cambios graduales, podremos responder interrogantes fundamentales sobre el gradualismo filético: ¿dónde y qué tan frecuentemente ocurre? ¿En qué circunstancias ecológicas se presenta? ¿Es el modo común para ciertos taxones? La teoría del equilibrio puntuado predice que el modelo gradualista será más común entre las especies asexuales, ya que —como hemos descrito en la sección 6.3.1— la tendencia "continua" que muestran es producida por selección de clones, aunque es puntuada al nivel de los clones individuales.

4) Siempre que sea posible, se deberá estudiar el patrón general en la historia de la diversidad al nivel de las especies. Las especies son unidades evolutivas básicas, reales y estables. No se trata de meros rangos intermedios en una escala jerárquica que va de los organismos individuales a los reinos. "Resulta irónico que habiendo dedicado los paleontólogos tanto esfuerzo a la descripción de especies, concentren virtualmente todos sus estudios interpretativos en los géneros y taxones de rango superior" (1977, p.148).

5) Se deberá poner a prueba la regla de Wright como una precondition para la selección de especies: ¿son las direcciones morfológicas de las especies dentro de un

ciado realmente aleatorias con respecto a las tendencias evolutivas? La regla de Wrigt requiere, asimismo, que la especiación sea un evento común, con el objeto de proveer de materia prima al proceso de selección de especies.

6.4 La radicalización de la teoría

Entre 1980 y 1982 Gould publicó una serie de artículos que, en estricto sentido, no pretendían ser una continuación de las publicaciones de 1972 y 1977 sobre el equilibrio puntuado. Los artículos de principios de los ochenta se encuentran más en la línea de otra faceta de Gould: su crítica a la síntesis moderna (ver sección 3.5). Sin embargo, en estos mismos artículos se utiliza a la teoría del equilibrio puntuado como una parte importante de la argumentación que hace Gould para afirmar que es necesario elaborar una nueva teoría evolutiva y, por tanto, la asociación de estos artículos con una radicalización del equilibrio puntuado se hizo inevitable. De hecho, fueron estos artículos —con su tono beligerante, tan distinto al empleado en el trabajo de 1972— los que más llamaron la atención de los neodarwinistas y, por consiguiente, los que propiciaron la etapa más intensa de la controversia en torno al equilibrio puntuado.

En el primero de ellos, publicado en *Paleobiology* en 1980 —con motivo del quinto aniversario de la revista— bajo el llamativo título de "Is a new and general theory of evolution emerging?", Gould sostiene que el núcleo de la síntesis moderna, caracterizado en la afirmación de Mayr (1963, p.586) acerca de que "toda la evolución se debe a la acumulación de pequeños cambios genéticos, guiados por la selección natural, y la macroevolución no es otra cosa que la extrapolación y magnificación de los eventos que tienen lugar al interior de las poblaciones y las especies", ha quedado destruido:

I well remember how the synthetic theory beguiled me with its unifying power when I was a graduate student in the mid-1960's. Since then I have been watching it slowly unravel as a universal description of evolution. The molecular assault came first, followed quickly by renewed attention to unorthodox theories of speciation and by challenges at the level of macroevolution itself. I have been reluctant to admit it —since beguiling if often for ever— but if Mayr's characterization of the synthetic theory is accurate, then the theory, as a general proposition, is effectively dead, despite its persistence as text-book orthodoxy (Gould 1980, p.120).

Para Gould, el problema de la síntesis moderna ha sido su extremo reduccionismo: el querer extrapolar el mismo tipo de explicaciones desde la sustitución de bases en el DNA hasta el origen de los taxones de alto rango. Y la alternativa que propone a este reduccionismo es la construcción de una teoría jerárquica de la evolución:

...a world constructed not as a smooth and seamless continuum, permitting simple extrapolation from the lowest level to the highest, but as a series of ascending levels, each bound to the one below it in some ways and independent in others. Discontinuities and seams characterize the transitions; "emergent" features not implicit in the operation of processes at lower levels, may control events at higher levels. The basic processes—mutation, selection, etc.— may enter into explanations at all scales (and in that sense we may still hope for a general theory of evolution), but they work in different ways on the characteristic material of divers levels (1980, p.121).

Según Gould, la síntesis moderna derivó la mayoría de sus conclusiones del estudio de poblaciones locales y sus adaptaciones inmediatas. A continuación, el mismo mecanismo que se postuló para estas adaptaciones —substituciones alélicas graduales— fue extrapolado a los eventos macroevolutivos. Sin embargo, sigue diciendo Gould, este argumento ha fallado "en sus dos lados", pues cada vez hay más evolucionistas que dudan del control exclusivo de la selección natural sobre los cambios genéticos en una población, y cada vez hay más cuestionamientos acerca de que este mismo mecanismo de control sea responsable de los eventos de mayor jerarquía, como la especiación y los patrones macroevolutivos.

Y es en esta parte de la argumentación donde entra en escena el equilibrio puntuado: si las nuevas especies no surgen mediante transformaciones suaves y continuas, sino que aparecen de manera rápida —como postula la teoría puntuacionista—, probablemente debido a nuevos arreglos cromosómicos, entonces la especiación puede tratarse más de un asunto de regulación génica que de cambios menores en genes estructurales, que son los responsables de adaptar a las poblaciones locales a las fluctuaciones de su medio ambiente.

Ahora bien, dice Gould (1980, p.124), el control del proceso evolutivo por la selección natural es parte del núcleo de la síntesis moderna. Por esta razón, el aislamiento reproductivo —lo que define a la especie biológica— es visto como un sub producto del proceso adaptativo, esto es, se considera que una población va divergiendo por una serie de adaptaciones y, eventualmente, llega a ser lo suficientemente distinta de

sus ancestros para que el entrecruzamiento sea imposible. Sin embargo, en la especiación cromosómica el aislamiento reproductivo ocurre primero y no puede ser considerado en absoluto como producto de un proceso adaptativo. Ciertamente, la suerte que corra posteriormente la especie en la competencia con otras puede depender de la subsecuente adquisición de adaptaciones, pero su origen habrá sido el resultado de un proceso no adaptativo. Incluso podría argumentarse que la creencia usual en que la selección natural va formando las nuevas especies no es lo que normalmente ocurre, sino lo contrario: frecuentemente la formación estocástica de nuevas especies provee de materia prima a la selección natural.

Por lo tanto, existe una discontinuidad explicativa entre la substitución alélica en poblaciones locales (un proceso secuencial, gradual y adaptativo) y el origen de nuevas especies (frecuentemente discontinuo y no adaptativo). Y entonces Gould cita a Richard Goldschmidt en defensa de su argumento²³ diciendo que ya él, Goldschmidt, había descubierto que el proceso que determina las variedades geográficas no puede ser el mismo que rige en la producción de nuevas especies:

Goldschmidt concludes that geographic variation is ubiquitous, adaptive, and essential for the persistence of established species. But it is simply not the stuff of speciation; it is a different process. Speciation, Goldschmidt argues, occurs at different rates and uses different kinds of genetic variation. We do not now accept all his arguments about the nature of variation, but his explicit anti-extrapolationist statement is the epitome and foundation of emerging views on speciation (1980, p.124).

El modelo extrapolacionista para la macroevolución, bajo la síntesis moderna, tiende a ver tanto a las tendencias como a las principales transiciones evolutivas como extensiones de la substitución de alelos en una población. Pero el modelo del equilibrio puntuado permite comprender —como quedó explicado en la sección 6.3.1— que las tendencias sólo son aparentes y que, en realidad, se trata de un proceso de selección de especies que ocurre en un nivel superior. Por lo tanto, la especiación se interpone como un nivel intermedio entre las poblaciones y las tendencias evolutivas.

²³ Lo que, en cualquier caso, resultó ser un ardid argumental muy provocador, pues durante la conformación de la síntesis moderna Richard Goldschmidt encabezó a los genetistas saltacionistas que se oponían a las ideas de Dobzhansky y Mayr sobre el papel suficiente de las mutaciones génicas y la subsecuente selección natural de las mismas, para la evolución y la formación de nuevas especies.

Asimismo, el concepto de estasis permite postular que los cambios adaptativos a lo largo de la vida de una especie sólo serán cambios menores, y que oscilarán alrededor de los valores medios de los caracteres morfológicos de la especie. Por lo tanto, raramente podrán ser los responsables de la transformación de una especie en otra:

Gradual change is not the normal state of a species. Large, successful central populations undergo minor adaptive modifications of fluctuating effect through time (Goldschmidt "diversified blind alleys"), but they will rarely transform *in toto* to something fundamentally new (1980, p.125).

Aunque esta idea ya está presente en los artículos anteriores de la teoría del equilibrio puntuado, ni en 1972 ni el '77 había sido expresada de una manera tan radical (en el sentido de disminuir tanto el papel de las adaptaciones) y, mucho menos, ligada al nombre de Goldschmidt.

Otra afirmación de Gould en este artículo que resultaría muy polémica tiene que ver con el fenómeno de las transiciones evolutivas importantes, para las que resulta difícil imaginar la utilidad —y el consiguiente valor adaptativo— de estructuras incipientes (como en el caso de la evolución de las alas). La explicación darwinista tradicional para estas transiciones es la *preadaptación*: los estadios intermedios funcionaron de otra manera (quizá las primeras proto alas eran para regular la temperatura corporal) y —por fortuna para las aves y visto retrospectivamente—, resultaron preadaptaciones para un papel posterior muy distinto (volar, en este caso) que sólo podía ser alcanzado tras de un proceso de gran elaboración de dichas estructuras. Aunque Gould no niega el fenómeno de las preadaptaciones, propone explícitamente un posible origen saltacional para algunos caracteres nuevos:

I do not doubt the supreme importance of preadaptations, but the other alternative, treated with caution, reluctance, disdain or even fear by the modern synthesis, now deserves a rehearing in the light of renewed interest in development: perhaps, in many cases, the intermediates never existed. I do not refer to the saltational origin of entire new designs, complete in all their complex and integrated features —a fantasy that would be truly anti-Darwinian in denying any creativity to selection and relegating it to the role of eliminating old models. Instead, I envisage a potential saltational origin for the essential features of key adaptations. Why may we not imagine that gill arch bones of an ancestral agnathan moved forward in one step to surround the mouth and form proto-jaws? (1980, p.127).

En más sobre este punto, Gould aclara que no está respaldando las ideas de Goldschmidt sobre la formación de *monstruos prometedores*, que se basaba en "mutaciones sistémicas" que implicaban al genoma completo, pero *sí* respalda el segundo tipo de mutaciones a las que hacía referencia Goldschmidt: pequeñas mutaciones con grandes efectos en el fenotipo adulto, ya que operarían en los estadios tempranos de la ontogenia y conllevarían efectos en cascada durante el desarrollo embrionario. Este tipo de mutaciones, dice Gould, son un tema importante de estudio para la heterocronía (los efectos en el fenotipo adulto de pequeños cambios en la tasa de desarrollo), y están también implicados en el reciente énfasis que se ha puesto en la regulación génica en relación al posible origen de fenómenos macroevolutivos.

Además del propósito, sugerido desde el título, de convocar a la construcción de una nueva teoría general de la evolución, un segundo objetivo que se vuelve evidente en este artículo es un intento por disminuir la importancia que se le ha asignado, hasta ese momento, a la selección natural, y reivindicar la importancia de las constricciones genéticas y de otros procesos no adaptativos²⁴. Ante estos dos objetivos, las menciones a la teoría del equilibrio puntuado y a la selección de especies resultan hechas, en realidad, únicamente con el propósito de reforzar los argumentos que sostienen los objetivos principales.

Así, por ejemplo, al llegar al tema de la selección de especies, Gould hace énfasis en que muchas de las tendencias morfológicas que ha reconstruido la paleontología parecen ser consecuencia de procesos no adaptativos:

Trends, for example, may occur because some kinds of species tend to speciate more often than others. This tendency may reside in the character of environment or in attributes of behavior and population structure bearing no relationship to morphologies that spread through lineages as a result of higher speciation rates among some of their members²⁵. Or trends may arise from the greater longevity of certain kinds of species. Again, this greater

²⁴ Gould ya había dado un primer paso en esta dirección un año antes, cuando publicó junto con Richard Lewontin su crítica al programa panadaptacionista (Gould y Lewontin 1979). En este artículo propuso su famoso término de *pechinas* (spandrels) para denominar a todos los caracteres no adaptativos, cuyo origen podría ser producto de constricciones genéticas, o bien subproductos inevitables de la modificación adaptativa de otros caracteres.

²⁵ Aparentemente, en la argumentación de Gould –al menos en este párrafo–, si la tendencia de una especie a producir nuevas especies depende de atributos no morfológicos, ello equivale a decir que depende de factores no adaptativos. Sin embargo, el comportamiento –y, por consiguiente, algunos aspectos de la estructura de la población– es parte del fenotipo, concebido en un sentido amplio (ver Dawkins 1982), y es este fenotipo en toda su amplitud, y no sólo la morfología, lo que está sujeto a la acción de la selección natural.

persistence may have little to do with the morphologies that come to prevail as a result (1980, p.128).

Y, respecto a la importancia de las constricciones genéticas –y el papel disminuido de las adaptaciones– sobre los caracteres de una especie, Gould añade:

...if discontinuity arises through shifts in development, then directions of potential change may be limited and strongly constrained by the inherited program and development mechanics of an organism. Adaptation may determine whether or not hopeful monster survives, but primary constraint upon its genesis and direction resides with inherited ontogeny, not with selective modelling (1980, p.128).

Por último, ofrece un esbozo de lo que él considera que será la nueva teoría general de la evolución:

The new theory will be rooted in a hierarchical view of nature. It will not embody the depressing notion that levels are fundamentally distinct and necessarily opposed to each other in their identification of causes (as the older paleontologist held in maintaining that macroevolution could not, in principle, be referred to the same causes that regulate microevolution...). It will possess a common body of causes and constraints, but will recognize that they work in characteristically different ways upon the material of different levels –intrademic change, speciation, and patterns of macroevolution (1980, p.129).

Con ocasión del centenario del fallecimiento de Darwin (el 19 de abril de 1882), Gould publicó un nuevo artículo que refrenda, prácticamente en todo, el de 1980. En esta ocasión el artículo fue publicado en la revista *Science*, en abril de 1982, con el título "Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory." Sin embargo, hay una diferencia sutil, pero importante, con respecto a la publicación de 1980 y que es posible apreciar desde el título: ahora ya no se está proponiendo sustituir a la síntesis moderna con una nueva teoría general de la evolución, sino, más modestamente, sólo expandirla. Aparentemente la razón de esta modulación en el lenguaje se debió a las fuertes críticas que recibió el artículo de 1980. En los dos años transcurridos entre ambos artículos la retórica de la controversia alcanzó su punto más alto y la teoría del equilibrio puntuado estuvo en el centro del debate en varias revistas científicas (como veremos en el siguiente capítulo).

De tal manera que, aunque en este artículo de 1982 Gould reitera sus principales críticas a la nueva síntesis (a la que sigue acusando de adaptacionista y reduccionista), también suaviza su propia posición al declarar que, de lo que se trata, es de corregir y ampliar la síntesis moderna, no de desecharla (como se sugería dos años atrás):

I believe that a restructured evolutionary theory will embody the essence of the Darwinian argument in a more abstract, hierarchically extended form. The modern synthesis is incomplete, not incorrect (Gould 1982a, p.382).

Sin embargo, la corrección que se propone es una cirugía mayor, que incluye no sólo ideas periféricas, sino también a parte del núcleo firme de la teoría. De hecho, el mismo Gould comienza caracterizando a este núcleo firme (aunque sin emplear la terminología de Lakatos) para después demostrar que debe ser corregido, junto con algunas de sus hipótesis auxiliares:

I believe that Darwinism, under these guidelines, can best be defined as embodying two central claims and a variety of peripheral and supporting statements more or less strongly tied to the central postulates (1982a, p.380).

Estos dos principios que, para Gould, constituyen el centro del darwinismo –su núcleo firme, diríamos nosotros–, son: a) la aceptación de que la selección natural es la fuerza rectora de la evolución, al crear fenotipos mejor adaptados mediante la preservación diferencial, generación en generación, de los organismos mejor adaptados a partir de una fuente de variaciones al azar, variaciones que proveen la materia prima del proceso, pero que en ningún caso le dan dirección (ya que la dirección sólo la imprime la selección natural); b) la aceptación de que la selección opera a través del éxito reproductivo diferencial de los organismos individuales; la selección es una interacción únicamente entre individuos (si las especies sobreviven más tiempo, o si un ecosistema muestra armonía, no se deberá a procesos distintos, sino sólo a subproductos de la selección individual).

Además de estos dos principios fundamentales, Gould considera que hay dos postulados que no son consecuencia necesaria de los principios fundamentales, pero que han estado fuertemente ligados a la tradición darwinista (y a los que podríamos llamar sus postulados auxiliares): el gradualismo y el programa adaptacionista.

Una vez definido así el núcleo y los postulados auxiliares del darwinismo –que habrían sobrevivido intactos en la síntesis moderna– Gould procede a argumentar por qué deben ser corregidos.

Primero toca el caso de los postulados auxiliares (el gradualismo y el programa adaptacionista) de la síntesis moderna:

Primary doubts center on the subsidiary claims –gradualism and the adaptationist program. If most evolutionary changes, particularly large-scale trends, include major nonadaptive components as primary direction or channeling features, and if they proceed more in an episodic than a smoothly continuous fashion, then we inhabit a different world from the one Darwin envisaged (1982a, p.382).

Y en más en contra del gradualismo, recuperando la argumentación de dos años atrás respecto al posible origen saltacional de caracteres clave:

Legitimate [saltationist] claims range from the saltational origin of key features by developmental shifts of dissociable segments of ontogeny to the origin of reproductive isolation (speciation) by major and rapidly incorporated genetic changes that precede the acquisition of adaptive, phenotypic differences (1982a, p.382).

A continuación argumenta en contra de lo que él ha caracterizado como el primer principio central del darwinismo y la nueva síntesis, es decir, que sólo la selección natural puede imprimirle rumbo a la evolución:

If new *Baupläne* often arise in an adaptive cascade following the saltational origin of a key feature, then part of the process is sequential and adaptive, and therefore Darwinian; but the initial step is not, since selection does not play a creative role in building the key feature. If reproductive isolation often precedes adaptation, then a major aspect of speciation is Darwinian (for the new species will not prosper unless it builds distinctive adaptations in the sequential mode), but its initiation, including the defining feature of reproductive isolation, is not (1982a, p.383).

En este mismo sentido, vuelve a insistir en la importancia de los factores “internos” (como las constricciones genéticas) y los coloca, incluso, a la par que la selección natural:

I do not claim that a new force of evolutionary change has been discovered. Selection may supply all immediate direction, but if highly constraining channels are built of nonadaptations, and if evolutionary versatility resides primarily in the nature and extent of nonadaptive pools, then "internal" factors of organic design are an equal partner with selection (1982a, p.384).

Una vez cuestionado el primer principio central y sus ideas auxiliares, Gould emprende la crítica de lo que él ha definido como el segundo principio central del darwinismo: que la selección opera únicamente a través del éxito reproductivo diferencial de los organismos individuales. Y es en este punto donde la teoría del equilibrio puntuado entra en escena:

The theory of punctuated equilibrium allows us to individuate species in both time and space; this property (rather than the debate about evolutionary tempo) may emerge as its primary contribution to evolutionary theory.

... individuation of higher-level units is enough to invalidate the reductionism of traditional Darwinism –for pattern and style of evolution depend critically on the disposition of higher-level individuals ...

We need not, however, confine ourselves to the simple fact of individuation as an argument against Darwinian reductionism. For the strong claim that higher-level individuals act as units of selection in their own right can often be made (1982a, p.384).

De esta manera, la teoría del equilibrio puntuado ha adquirido –al menos para Gould en 1982– un nuevo valor; su "contribución principal a la teoría evolutiva" es haber logrado individualizar a las especies y demostrar que estas especies-como-individuos son sujetos de un proceso de selección propio y, con ello, invalidar el segundo principio central darwinista de que la selección sólo opera al nivel del organismo individual.

En esta nueva fase, la forma en que es presentada la teoría del equilibrio puntuado la ha convertido en un elemento esencial del discurso contra los neodarwinistas; en un arma contra el núcleo firme de la síntesis moderna (muy lejos de la posición de conciliación expresada diez años antes, como mostramos en la p.67).

Por todo esto, cuando Gould dice al principio de su artículo que "la síntesis moderna está incompleta, no incorrecta" no aclara aún que, en realidad, sólo pretende rescatar una parte de la síntesis (el papel de la selección natural, pero "en abstracto", no ligado al organismo individual) y que, por lo demás, cuando habla de expandir la teoría

está pensando en una teoría profundamente transformada. Al final del artículo él mismo lo aclara:

Terminological issues aside, the hierarchically based theory would not be Darwinism as traditionally conceived; it would be both a richer and a different theory. But it would embody, in abstract form, the essence of Darwin's argument expanded to work at each level. Each level generates variation among its individuals: evolution occurs at each level by a sorting out among individuals, with differential success of some and their progeny. The hierarchical theory would therefore represent a kind of "higher Darwinism," with the substance of a claim for reduction to organisms lost, but the domain of the abstract "selectionist" style of argument extended.

Moreover, selection will work differently on the objects of diverse levels. The phenomena of one level have analogs on others, but not identical operation (1982a, p.386).

Antes de terminar 1982 Gould aún publicó un trabajo más sobre el equilibrio puntuado, esta vez formando parte del libro de R. Milkman *Perspectives on Evolution*. En este artículo, titulado "The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution" (1982b), Gould fundió el contenido de sus artículos previos (principalmente el de 1977 con Eldredge, y el suyo de 1982a) para dar tanto una visión general del surgimiento de la teoría del equilibrio puntuado, como una disertación acerca de la importancia de esta teoría para emancipar a la macroevolución de la microevolución.

La mayoría de los argumentos de este último artículo ya han sido expuestos en páginas anteriores de este trabajo de tesis (en tanto que también fueron empleados en Gould y Eldredge 1977, y en Gould 1982a), y por lo tanto no los reproduciré de nueva cuenta. Sin embargo, la sección que trata el proceso de selección de especies contiene una reflexión más profunda del tema que en cualquiera de los tratamientos anteriores. Vale la pena, por tanto, rescatar algunos de los elementos de este análisis.

Una de las críticas que puede hacerse a la selección de especies, definida como la supervivencia diferencial de especies (Eldredge y Gould 1972; Gould y Eldredge 1977), es que dicha supervivencia bien puede ser producto de la supervivencia diferencial de los individuos que las conforman, y por lo tanto se trataría tan sólo de una consecuencia, al nivel de las especies, de la selección natural actuando sobre los individuos. (En este caso, las tendencias evolutivas producidas por especies con una longevidad diferencial mayor

sólo estarían reflejando, en su mayor duración, el éxito competitivo de los individuos que las componen).

Gould acepta ahora (1982b) que en algunos casos ésa puede ser la explicación. De modo que, para evitar confusiones de este tipo, propone que en lo sucesivo sólo se emplee el término de selección de especies en su sentido "restringido", es decir, en los casos en que implica una verdadera selección de grupo, que ocurrirá cuando la selección de especies dependa de propiedades que sólo se presentan al nivel de las especies:

The key issue for the independence of macroevolution is not whether species selection operates in all trends (it does not), but whether the necessity, under punctuated equilibrium, of regarding trends as a higher level sorting of species implies a new level in a hierarchy of evolutionary explanation.

The recognition of new levels does not require group selection at that level in all cases. It does require the emergence of properties unpredictable from the behavior of entities at the next lower level. Hierarchy depends upon individuation; each level must be based upon entities sufficiently stable to acquire evolutionary properties of their own (Gould 1982b, p.94).

Y la mejor manera de estar seguros de que una tendencia evolutiva ha dependido de un auténtico proceso de selección de especies, será cuando esta selección se deba no a la supervivencia diferencial —o, visto de otro modo, a la extinción diferencial— de las especies de un clado, sino cuando se deba al origen diferencial de especies, ya que la capacidad de una especie para producir nuevas especies es una característica emergente, que no se encuentra entre las capacidades de los individuos:

Most trends that are powered by differential extinction may require no more than traditional individuals selection —as when enhanced survival of a species arises from the competitive success of its individuals. But trends that are powered by differential origin must often include an important component of species selection. Propensity to speciate is not generally a property of individuals, since it depends so crucially on population sizes, density of habitation, and rates of migration related to density and size (1982b, p.97).

De cualquier manera, también puede ser que la duración diferencial de algunas especies no obedezca a la longevidad diferencial de sus individuos —alcanzada mediante selección natural—, sino a que la especie habita en un determinado medio ambiente

favorable para su duración. En este caso, la longevidad diferencial de la especie no se deberá a ninguna característica morfológica que la haga "mejor" en un sentido convencional y, por tanto, no podrá ser achacada a la selección natural.

Ahora bien, la especiación en la macroevolución es el análogo de los nacimientos en la microevolución. Por lo tanto, si las nuevas especies surgen con algunas características morfológicas diferentes a las de la forma parental, las tendencias evolutivas pueden ser impulsadas por esta materia prima en sí misma (un análogo a la presión de mutaciones en la microevolución). Sin embargo, recordemos que la aleatoriedad de la materia prima para la selección es un ingrediente primario de las explicaciones darwinistas.

Por consiguiente, los procesos de origen diferencial de especies producen dos efectos no darwinistas: al utilizar a las especies como unidades de selección (gracias al equilibrio puntuado), y al establecer una posible tendencia en la dirección de la evolución desde la misma materia prima con que trabajará la selección.

6.5 Las diferentes fases de la teoría del equilibrio puntuado

Aunque hasta ahora hemos hablado de "la" teoría del equilibrio puntuado, también se ha hecho evidente a lo largo de este capítulo, al seguir el desarrollo de la teoría durante sus primeros diez años de existencia, que ésta ha pasado por varias fases. Algunos autores, como Michael Ruse (1992), sostienen que en la ciencia no hay tal cosa como *una* teoría de algo, a la cual la gente se puede adherir como si existiera una lista de características esenciales que, en caso de ser aceptadas todas ellas, resulte entonces que uno ya es partidario de la teoría. Esta postura es contraria a la de Imre Lakatos, quien —como hemos visto— sostiene que si es posible definir, al menos, un núcleo duro de los programas de investigación científica. Ruse afirma, en cambio, que lo que realmente hay se parece mucho más a lo que nos permite decir que un individuo pertenece a una especie biológica, a pesar de contar con diferencias individuales dentro de una población donde ningún individuo es idéntico a los demás, y que, de la misma forma, diferentes personas suelen sostener visiones distintas entre ellas y a lo largo del tiempo y, sin embargo, pueden pertenecer a la misma corriente teórica. Pero, ya sea que la posición de Lakatos o la de Ruse sea la correcta, lo cierto es que la teoría del equilibrio puntuado parece haber ido cambiando de forma con el tiempo y entre los diferentes autores que la han defendido.

En las siguientes tres secciones analizaremos las diferentes versiones que Ernst Mayr, Antoni Hoffman y Michael Ruse identifican a partir, principalmente, de los trabajos de Gould y Eldredge.

6.5.1 Las dos versiones de la teoría, según Ernst Mayr

La **primera versión**. Mayr (1992), cuya teoría de la especiación peripátrica fue el punto de partida del equilibrio puntuado, se dice sorprendido por la manera tan categórica en que fueron expuestas las tesis puntuacionistas desde el artículo inicial de Eldredge y Gould (1972). Mientras que él mismo había sido cauteloso y pluralista en su artículo de 1954 —donde propone el mecanismo de revoluciones genéticas en las poblaciones peripátricas; ver sección 4.1—, advirtiendo que en la mayoría de las nuevas especies no ocurrirían grandes innovaciones evolutivas, Gould y Eldredge, por el contrario, fueron tajantes en sus afirmaciones acerca de que prácticamente todos los cambios evolutivos estaban concentrados durante los eventos de especiación, y que los cambios que tenían lugar dentro de una especie entre dos eventos sucesivos de especiación eran insignificantes y prácticamente inexistentes. Esta fase de afirmaciones categóricas constituye, para Mayr, la primera versión de la teoría.

La **segunda versión**. Años después, Mayr percibe que Eldredge y Gould se han suavizado en sus declaraciones, y cita: "la transformación filética gradual puede ocurrir, de hecho, ocurre" (Gould 1982b, p.84) y "la frecuencia relativa del equilibrio puntuado difiere a lo largo de los diversos taxones y medios ambientes" (Gould 1986, p.439). Esta renuncia al lenguaje categórico, al todo-o-nada, y que contribuyó a aminorar la oposición a la teoría, caracteriza, en opinión de Mayr, a la segunda versión del equilibrio puntuado.

6.5.2 Las versiones contrastantes que identifica Antoni Hoffman

Para Hoffman (1992), un crítico más severo del equilibrio puntuado, esta teoría ha experimentado una larga y más bien confusa evolución desde su aparición. En su opinión, la teoría puntuacionista puede ser interpretada de, al menos, tres maneras:

La versión débil. En su planteamiento original, la teoría puede ser entendida, simplemente, como una negación del gradualismo filético. A esta interpretación Hoffman (1989, 1992) le ha llamado la *versión débil* del equilibrio puntuado. Esta versión se resume en que la evolución de las especies no se da por mucho tiempo en la misma dirección y a la misma tasa, sino que varía tanto en la dirección como en la tasa de cambio.

Esta versión habría sido sostenida en algunos artículos por Eldredge (1984) y por Vrba (1985). Sin embargo, según Hoffman esta versión del equilibrio puntuado no aporta nada nuevo, ni a la biología evolutiva ni a la paleontología, ya que dentro del paradigma de la síntesis moderna estos planteamientos puntuacionistas resultan completamente triviales. Las mismas ideas pueden encontrarse en los trabajos clásicos de Simpson (1944, 1953) y hasta en una lectura crítica del *El origen de las especies*. Ahora bien, Hoffman sostiene que quizá se podría argüir, en defensa de Gould y Eldredge, que a pesar de lo que Darwin o Simpson hayan escrito sobre el *tiempo y modo* de la evolución, la universalidad del gradualismo filético era postulada por la versión dominante del neodarwinismo en las universidades de los Estados Unidos en las décadas de los 50's y 60's, cuando Gould y Eldredge estudiaron. Así, el equilibrio puntuado podría haberse originado en ese contexto sociológico e intelectual particular, y constituir una especie de rebelión contra los dogmas de los profesores y colegas de los autores... Sin embargo, los hechos no sostienen esta posibilidad:

In fact, however, the classic American textbooks of the time, even those explicitly cited by Eldredge and Gould (1972), do not advocate phyletic gradualism as defined by the proponents of punctuated equilibrium. For example, R. C. Moore, C. G. Lalicker, and A. G. Fischer (1952) wrote in their *Invertebrate Fossils*—the standard textbook of paleontology in the 1950's and 1960's— that periods of slow and gradual, or even arrested, evolution alternate in individual lineages with bursts of explosive evolutionary change; they also considered rapid allopatric speciation as the main mode of species origination. (Hoffman 1992, p.125).

Así pues, para Hoffman la versión débil del equilibrio puntuado en realidad no difiere de la versión estándar de la nueva síntesis evolutiva.²⁶

²⁶ Lo cierto es que, en 1972, ni Gould ni Eldredge tenían intenciones de diferir con la síntesis moderna, y ciertamente presentaron su teoría como una manera de alinear la concepción sobre especiación de la paleontología con la imagen dominante en la síntesis moderna, como ya hemos visto en la sección 5.1.

La versión fuerte. Por el otro lado, la formulación original de la teoría también puede ser interpretada como que el cambio fenotípico gradual está prácticamente ausente en la evolución de los linajes filéticos, y que los períodos de completa estasis fenotípica de las especies son interrumpidos, únicamente, mediante eventos de especiación. A esta interpretación Hoffman la llama la *versión fuerte* del equilibrio puntuado, y sería la que aparece en los artículos publicados a fines de los setenta y principios de los ochenta (Gould y Eldredge 1977; Gould 1980, 1982a; Stanley 1979, 1982a,b).

Para Hoffman, entre 1977 y 1982 los voceros del equilibrio puntuado adoptaron esta versión fuerte de la teoría en la que, además, proponen que hay una diferencia fundamental entre los procesos que rigen la microevolución y los que rigen la especiación. Con este fin, los puntuacionistas invocan las tesis sobre especiación de Ernst Mayr y de Sewall Wright, en apoyo a su reclamo de que la especiación debe ser siempre muy rápida —casi instantánea en términos geológicos—, gracias a revoluciones genéticas que son interpretadas, además, de una manera parecida a la de Goldschmidt, en el sentido de mutaciones puntuales que tienen grandes efectos fenotípicos que conducen al inmediato surgimiento de taxones de alto rango²⁷. En esta versión, la especiación es vista como un fenómeno causado por un proceso macroevolutivo propio, irreductible a los procesos de cambio microevolutivo. Es por esta razón, según Hoffman, que Gould (1980) llegó a escribir que la nueva síntesis darwinista había muerto y estaba emergiendo una nueva teoría de la evolución.

Como cabría esperar en Hoffman, esta versión fuerte del equilibrio puntuado, así como sus implicaciones macroevolutivas, le resultan simplemente indefendibles.

La versión moderada. Una versión adicional que Hoffman distingue entre las publicaciones del equilibrio puntuado, es la que sostiene que la historia evolutiva de la mayoría de las especies consiste, principalmente, de largos períodos de estasis, durante los cuales la especie permanece en homeostasis con su medio ambiente y, en esencia, no evoluciona. Según Hoffman (1992) esta versión moderada de la teoría constituye la base sobre la cual los autores puntuacionistas han hecho intentos por expandir el paradigma neodarwinista en una teoría jerárquica de niveles de selección (Eldredge 1982, 1985a, 1989; Gould 1982a,b, 1985).

²⁷ Como hemos mostrado en la sección 6.4 (ver la cita de la p.101), esta afirmación de Hoffman es inexacta, pues Gould menciona que pueden ocurrir macromutaciones que provoquen la formación instantánea de adaptaciones clave, pero en ningún momento defiende la posibilidad de que pueda formarse un nuevo taxón —de ningún rango— de manera saltacional.

Para Hoffman, esta tesis no puede ser puesta a prueba debido a la naturaleza del registro fósil que, al consistir de sólo pequeñas muestras de rasgos fenotípicos, no permite hacer inferencias sobre los cambios que ocurrieron en el genotipo de la especie. Por consiguiente, no resulta posible probar la completa estasis.

Sin embargo, Hoffman admite que esta versión moderada del equilibrio puntuado puede ser interpretada de una manera aun más modesta, en el sentido de que la mayoría de las especies exhiben, en muchos aspectos, largos periodos de estasis. Sin embargo, bajo esta acepción la teoría se vuelve, una vez más, completamente trivial. Puesto así, el hecho no sólo sería aceptado por los puntuacionistas, sino también por sus más ardientes adversarios, ya que hay numerosas pruebas de ello, y no sólo aportadas por la paleontología sino también por la neontología.

Además, si esta variante modesta de la versión moderada resulta ser la correcta, no tendrá ninguna implicación significativa para el paradigma neodarwinista, ya que hay una amplia variedad de mecanismos biológicos, todos ellos concordantes con la síntesis moderna, que podrían explicar la estasis fenotípica, como por ejemplo: la selección estabilizadora, la coevolución homeostática con el medio y la *canalización ontogenética* del fenotipo (Hoffman 1982).

6.5.3 Las diferentes fases de la teoría, según Michael Ruse

A diferencia de Hoffman, que distingue interpretaciones alternativas de la teoría del equilibrio puntuado, para Ruse (1992) las diferentes versiones que ha tenido esta teoría pueden relacionarse con el momento de aparición de los artículos, y de esta manera distingue tres fases cronológico-conceptuales claramente diferenciables:

La primera fase empieza, como es obvio, con el artículo fundacional de Eldredge y Gould, "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism" (1972). Ruse hace notar que las propuestas de este primer artículo fueron presentadas como una corrección necesaria en la paleontología, para estar en armonía con la ortodoxia de la nueva síntesis. De este modo, cuando Eldredge y Gould sostuvieron que el registro fósil no muestra un cambio gradual de las especies, sino más bien una gran uniformidad de las mismas a lo largo del tiempo geológico, y que esta *estasis* se interrumpe por cambios rápidos durante los cuales aparecen las nuevas especies, también hicieron notar que el neodarwinismo

predecía que la mayor parte de los cambios debían ocurrir durante los momentos de especiación, que estos eventos de especiación eran alopátricos, y que el *principio del fundador* de Mayr desempeñaba un papel crucial.

Adicionalmente, en esta primera fase de la teoría, los autores del equilibrio puntuado subrayan que su idea sobre la selección natural era la misma que la de cualquier otro darwinista, que no suscribían ideas de selección de grupo, y aceptan explícitamente que los cambios en las especies son consecuencia de los cambios en los individuos.

La segunda fase comienza a fines de los setenta y queda claramente definida en el artículo de Gould "Is a new and general theory of evolution emerging?" (1980). En este artículo Ruse reconoce un notable cambio de actitud: en lugar de presentarse a sí mismo como un darwinista ortodoxo, Gould asegura que la teoría sintética de la evolución ha muerto. Se disminuye la importancia de la adaptación, con la consiguiente disminución del papel de la selección natural. Asimismo, Gould comienza a jugar con la idea de las macromutaciones (probablemente debidas a nuevos arreglos cromosómicos) y con cambios importantes en las especies ocurridos en el lapso de sólo una o dos generaciones. Curiosamente, el acento se traslada de Charles Darwin a Richard Goldschmidt.

La tercera fase habría llegado muy rápidamente después de la segunda (Gould 1982a,b), y se caracteriza por el hecho de que se da un paso atrás respecto a las posiciones extremas de la fase anterior, particularmente respecto a la formación de nuevas especies. En esta nueva fase se modula la idea saltacionista de cambios macroevolutivos instantáneos, y se argumenta ahora que lo que sucede es que 50,000 años, si bien pueden ser muchos para los genetistas que estudian a *Drosophila*, son apenas "un instante" para los paleontólogos. En esta fase Gould introduce explícitamente fenómenos macroevolutivos particulares, si bien ahora los disocia de la teoría del equilibrio puntuado:

Illegitimate forms of macromutation include the sudden origin of new species with all their multi-various adaptations intact *ab initio*, and origin of drastic and sudden reorganization of entire genomes. Legitimate forms include the saltatory origin of key features (around which subsequent adaptations may be molded) and marked phenotypic shifts caused by small

genetic changes that affect rates of development in early ontogeny with cascading effects therefore (Gould 1982b, p.88).

De modo que, si bien se da un paso atrás, en opinión de Ruse ciertamente no se trató de una retirada. En esta tercera fase se nos presenta una visión *jerárquica* de los procesos evolutivos y se nos dice que la adaptación es responsable de algunos de los cambios que sufre una especie, pero que igualmente responsables de estos cambios son las constricciones internas al desarrollo. Los cambios ocurren generalmente durante los eventos de especiación, y se sugiere que algunas mutaciones en genes reguladores del desarrollo podrían ocasionar cambios significativos y casi instantáneos. Por último, al nivel de las especies puede observarse que sus patrones y dinámicas evolutivas responden a una lógica propia, y que no pueden reducirse a la suma de los patrones de cambio que se observan en el nivel inferior del organismo individual. Contra lo sostenido por Dobzhansky (1937) y Simpson (1944), en la tercera fase del equilibrio puntuado se afirma que la macroevolución *no* es sólo la suma de los cambios microevolutivos.

Para finalizar este capítulo debemos mencionar que, incluso esta división de la teoría del equilibrio puntuado que propone Ruse en tres diferentes fases cronológico-conceptuales, es relativa y sólo resulta útil a efecto de simplificar su transformación en el tiempo, pues Gould y Eldredge no han transitado exactamente por el mismo proceso teórico desde la publicación de su primer artículo conjunto, sino que entre ellos mismos hay algunas diferencias. En algunas de las últimas publicaciones de Eldredge, (1985a,b; 1995), puede apreciarse que es posible inscribir bien a este autor dentro de la tercera fase de la teoría, pero no dentro de la segunda (que, como hemos visto, estuvo protagonizada por artículos que firmó solamente Gould). Eldredge ha aceptado, de hecho, tener algunas diferencias con Gould, sobre todo en lo concerniente a su visión de la adaptación:

And in a book about punctuated equilibria, it is important to emphasize that my own views on macroevolution —what is and how it happens— are somewhat different from Gould's. Some of his post-1977 speculations have indeed approached macroevolution primarily as a problem of the modification of adaptive structure, *per se*; I have preferred to focus not on the transformation of organismal characteristics (which requires data and theory from genetics and developmental biology), focusing instead on features of organisms and species that may bias the rates of birth and death of species (Eldredge 1985b, p.161).

El desarrollo de la controversia

7.1 El contexto histórico de la polémica

Durante los primeros años transcurridos a partir de la publicación del artículo de Eldredge y Gould (1972), la polémica que despertó el equilibrio puntuado permaneció restringida al ámbito de la paleontología —como mencionamos al inicio de la sección 5.3— y, aunque las implicaciones macroevolutivas de la nueva teoría recibieron alguna atención, casi todos los artículos que trataron sobre el nuevo modelo lo hicieron a partir de estudios empíricos o cuantitativos que buscaban respaldar los modelos gradualista o puntuado a partir del registro fósil.

La primer contribución teórica importante que recibió la teoría de Eldredge y Gould de otro investigador fue el trabajo de Steven Stanley (1975a), en el que desarrolló el concepto de selección de especies —ver sección 6.2—; la segunda, provino de una paleontóloga sudafricana, Elisabeth Vrba (1980), con un artículo sobre las implicaciones macroevolutivas del equilibrio puntuado que sorprendió positivamente a los mismos autores de la teoría²⁸. Desde entonces y hasta la fecha, estos cuatro paleontólogos han constituido los teóricos principales del equilibrio puntuado. Pero, tanto el trabajo de Stanley como el de Vrba, fueron aportaciones hechas desde el interior de la paleontología.

A partir de 1980 la situación cambió dramáticamente y la teoría del equilibrio puntuado se ubicó, de pronto, en el centro de una controversia que involucró a los principales biólogos dedicados al estudio de la evolución, tanto en los Estados Unidos como en Inglaterra. Las razones de este cambio en la atención que los biólogos evolutivos brindaron al equilibrio puntuado son varias, y abarcan desde aspectos estrictamente

²⁸ Gould (2002 p.981) lo recuerda así: "Eldredge y yo nunca habíamos escuchado de su trabajo y no sabíamos, siquiera, su sexo [pues el artículo estaba firmado por E. S. Vrba]. El artículo irrumpió frente a nosotros como una maravillosa sorpresa."

teóricos hasta otros que tienen que ver con las circunstancias históricas del momento (algunas de las cuales casi caen en lo anecdótico).

En el aspecto estrictamente teórico, el factor que más influyó fue la publicación del artículo de Gould "Is a new and general theory of evolution emerging?" (1980) –ver pp.97-102–, cuyo reclamo radical llamó la atención de algunos biólogos, entre ellos Mark Ridley (1980), quien de inmediato escribió al respecto en la sección *News and Views* de la revista *Nature*. De esta manera, la discusión en torno al equilibrio puntuado brincó de las páginas de *Paleobiology* a las de *Nature*, y la polémica pronto atrajo a los principales exponentes del neodarwinismo.

Sin embargo, no podría entenderse la rapidez con que se extendió la controversia, ni la emotividad que despertó –y que sigue despertando– en algunos investigadores, si la discusión científica de los postulados puntuacionista no hubiera coincidido con un conjunto de circunstancias políticas y culturales.

En octubre de 1980, el Museo de Campo de Historia Natural de Chicago llevó a cabo una Conferencia Internacional sobre Macroevolución. Una de las razones de la convocatoria –si bien no la única– era el debate teórico que había inspirado la teoría del equilibrio puntuado. Sólo que este debate ocurrió durante el auge de la influencia política del movimiento creacionista en los Estados Unidos.

Uno de los objetivos centrales de este movimiento ha sido lograr la supresión de la enseñanza de la evolución en las escuelas públicas del país (Eldredge 2000). Esta oposición a la enseñanza de la evolución, que viene desde principios de los 1920's, tuvo uno de sus momentos culminantes durante el famoso juicio al profesor Scopes en 1925, en Tennessee. Sin embargo, el movimiento creacionista había entrado en un letargo relativo después de 1968, cuando la Suprema Corte decidió, con el caso *Epperson vs. Arkansas*, revocar las leyes anti-evolucionistas de la era Scopes, con base en la Primera Enmienda.²⁹

Pero los creacionistas volvieron a organizarse en los 1970's, fortalecidos por el auge del partido Republicano y de la derecha evangélica en los Estados Unidos, así como por el ascenso del movimiento conservador a los gobiernos de Inglaterra y otros países europeos. De este modo, hacia fines de los setenta el movimiento creacionista disfrutó de una segunda ronda de victorias, que culminaron con la introducción de leyes de "tiempo equivalente" para la enseñanza de la evolución y el génesis en los estados de Arkansas y

²⁹ La Primera Enmienda a la Constitución de los Estados Unidos establece que no podrá haber ningún tipo de enseñanza religiosa en las escuelas públicas.

Luisiana. Por estas razones, en 1980, mientras se desarrollaba la conferencia de Chicago, los creacionistas estaban en la cima de su reconquistada influencia política y, como es natural, los evolucionistas de los Estados Unidos se encontraban preocupados y molestos por el asunto.

Pero aún hacía falta un elemento circunstancial que permitiera ligar ambos temas. Y éste llegó con la prensa. Aunque a la conferencia del Museo de Historia Natural de Chicago no había sido invitada la prensa en general, y sólo se permitió la entrada a reporteros de revistas científicas, los periódicos se enteraron del evento y fueron alertados de su potencial como noticia —al menos en parte— por el siguiente artículo de James Gorman, que apareció en la revista popular *Discover*, en octubre de 1980:

Charles Darwin's brilliant theory of evolution, published 1859, had a stunning impact on scientific and religious thought and forever changed man's perception of himself. Now that hallowed theory is not only under attack by fundamentalist Christians, but is also being questioned by reputable scientists. Among paleontologists, scientists who study the fossil record, there is growing dissent from the prevailing view of Darwinism. Partly as a result of the disagreement among scientists, the fundamentalists are successfully reintroducing creationism into textbooks and schoolrooms across the U.S. In October, a hundred or so scientists from half a dozen different disciplines will gather at Chicago's Field Museum...

Esta interpretación errónea sobre lo que realmente significaba la polémica en torno al equilibrio puntuado y sobre lo que podría suceder en la conferencia de Chicago provocó, por un lado, que la prensa enviara un contingente de reporteros a cubrir el evento con la esperanza de obtener una nota llamativa y, por otra parte —según la propia interpretación de Gould (2002)—, que se creara una falsa taxonomía entre los naturalistas, que los dicotomizó en dos categorías: los darwinistas ortodoxos y cualquiera con deseos de revisar algún aspecto del darwinismo (incluyendo desde los partidarios del equilibrio puntuado hasta los creacionistas). En opinión de Gould, esta falsa dicotomía, realizada por una prensa que sólo trata los temas científicos de manera superficial, provocó un gran daño a la correcta comprensión del equilibrio puntuado.

Así, aunque la conferencia de Chicago fue reseñada de manera profesional por algunos reporteros (Gould cita como ejemplos de ello los artículos de Rensberger en el *New York Times* del 4 de noviembre, o el de Lewin en la revista *Science* del mismo mes), también hubo varios periódicos que anunciaban la muerte del darwinismo, con el equilibrio puntuado como su principal responsable. Si además tomamos en cuenta que la teoría del

equilibrio puntuado fue, quizá, el tema más accesible y general de los muchos que se trataron en la conferencia, podremos comprender por qué esta teoría se convirtió, en el lapso de unos cuantos días, en el símbolo público del debate contra el darwinismo y en el caballo de batalla del momento para los creacionistas.

Obviamente esto no pasó desapercibido para los neodarwinistas más ortodoxos y, como es comprensible, provocó fuertes reacciones entre los defensores de la síntesis moderna. Gould y Eldredge fueron acusados por algunos colegas de exagerar la importancia de la controversia en busca de su propia notoriedad, de proclamar la muerte del darwinismo, e incluso de haber dado argumentos a los creacionistas para dañar la enseñanza de la evolución. Y, aunque la controversia entre el gradualismo y el puntuacionismo siguió adelante dentro del ámbito científico por razones que tienen que ver con el propio contenido de la teoría, es probable que las circunstancias que rodearon los sucesos de 1980, y el posterior empleo de la teoría por los creacionistas, hayan predispuerto a algunos investigadores en contra de los argumentos teóricos del equilibrio puntuado, quizá de manera permanente.

Y es que los creacionistas emplearon con frecuencia artículos del equilibrio puntuado para extraer citas fuera de contexto —y con frecuencia alteradas— para intentar demostrar dos puntos principales: que la teoría del equilibrio puntuado postulaba un saltacionismo equivalente al de los *monstruos prometedores* de Goldschmidt, y que la misma teoría demostraba que no habían existido formas intermedias para las grandes transiciones morfológicas entre las clases y los phyla (lo cual, evidentemente, abría una gran puerta por la que ellos introducían la intervención de un dios creador). Así, por ejemplo, un texto preparado por los dirigentes del movimiento creacionista inmediatamente después de la conferencia de Chicago, sostenía que:

Gould and Eldredge state that fossils, like living forms, vary only mildly around the average or "equilibrium" for each kind. But, they say, the appearance of a "hopeful monster" can interrupt or "punctuate" this equilibrium. According to the new concept of "punctuated equilibrium", fossils are not supposed to show in-between forms. The new forms appeared suddenly, in large steps (Bliss, Parker y Gish 1980, p.60).

En el mismo año, un pasquín distribuido en Hillsborough, Carolina del Norte, titulado "Los científicos de Harvard están de acuerdo: la evolución es un engaño!!!", afirmaba que:

The facts of "punctuated equilibrium" which Gould, Eldredge, Stanley and other top biologists are forcing the Darwinists to swallow fit the picture that Bryan³⁰ insisted on, and which God has revealed to us in the Bible. Every species of organism was separately created during the six "days" of creation... This is the doctrine taught by Scripture and by Cuvier (the father of paleontology) alike, and modern biology is forcing the Darwinists to accept it (citado por Gould 2002, p.987).

Esta campaña de citas distorsionadas prosiguió, al menos, durante la primera mitad de la década de los ochenta. En septiembre de 1982, en una edición de *Señales*, el principal periódico de los Adventistas del Séptimo Día, en un artículo firmado por H. W. Clark, se decía, con un sarcasmo triunfalista:

Thank you, Dr. Jay Gould: Dr. Jay Gould is the distinguished Harvard Paleontologist who has raised a storm in evolutionary circles with his new theory of "punctuated equilibrium". Without intending to do so, he has told the scientific world that Darwin was wrong and the creationists are right. Not that he planned to, of course! Darwin recognized that the theory of evolution needs an unbroken line of gradually changing fossils. Now along comes Dr. Jay Gould and agrees with the creationists: the missing links aren't there and never were. Thank you, Dr. Gould!

Todas estas citas de grupos cristianos fundamentalistas no sólo tiene un valor anecdótico, sino que sirven para ilustrar la campaña general para suprimir la enseñanza de la evolución en las escuelas públicas que formó parte del contexto social en que se desarrolló la controversia en torno al equilibrio puntuado durante estos años. Y este contexto pudo influir en la predisposición de algunos investigadores hacia esta teoría.

En 1984, en un episodio más de esta campaña creacionista, durante las audiencias que tuvieron lugar para evaluar el contenido de los libros de texto del estado de Texas, Mel y Norma Gabler, propagandistas profesionales de grupos evangélicos, llevaron a cabo una campaña de cabildeo con los legisladores para lograr imponer cuatro cambios específicos en los libros de texto de biología, en la sección que habla sobre la evolución. Uno de estos cuatro cambios se propuso bajo la siguiente argumentación: "Existen discontinuidades sistemáticas en el registro fósil que muestran la ausencia de formas intermedias. El equilibrio puntuado fue ideado para explicar estas

³⁰ Se refieren a William Jennings Bryan, el reverendo y dirigente político que sirvió como fiscal en el juicio ya mencionado contra el profesor John Scopes, por haber enseñado la teoría de la evolución, en Tennessee, en 1925.

discontinuidades. Por consiguiente, la presentación de los linajes evolutivos, como la de los anfibios a reptiles a aves y mamíferos, no puede sustentarse en evidencias. Los libros de texto deben revisarse para reflejar esta interpretación.”³¹

Aunque los defensores del creacionismo al final han perdido todas las batallas legales que han entablado, no por ello han desistido en sus intentos por impedir la enseñanza de la teoría de Darwin o, en su defecto, pedir que se destine el mismo número de horas a enseñar el creacionismo. Y, en su intento por desacreditar las evidencias sobre la evolución biológica, siguen citando de vez en cuando a la teoría del equilibrio puntuado. Apenas en 1997, el representante republicano de Carolina del Norte, Russell Capps, pugnó ante la legislatura del estado por una ley que impidiera enseñar que la evolución es un hecho, y solicitó que sólo se la presentara como una hipótesis en los libros de texto. Para ello, citó una vez a la teoría del equilibrio puntuado (a partir de las citas descontextualizadas y alteradas de una publicación creacionista). El también republicano Bonb Hensley, que se oponía a la propuesta de su colega Capps, pidió ayuda a Gould para impedir la aprobación de la nueva ley. Gould escribió una carta al congreso estatal explicando que el equilibrio puntuado no ha pretendido nunca atacar a la evolución, sino “explicar cómo la evolución, interpretada de manera apropiada, conduce a los resultados que de hecho observamos en el registro fósil” (Gould 2002, p.990).

La mancuerna Hensley-Gould tuvo éxito y la propuesta de Capps no pasó. Sin embargo, el hecho es ilustrativo de cómo el equilibrio puntuado ha sido citado, una y otra vez, de manera deformada y simplista por sectores conservadores y por los movimientos creacionistas.

Mientras esto sucedía en los Estados Unidos, en Inglaterra surgió otra polémica, esta vez en torno a una nueva exposición de dinosaurios montada en el Museo Británico

³¹ Sin embargo, grupos científicos también hicieron oír su voz y la propuesta de los Gabler no fue aprobada. En cuanto a la ley que en el estado de Arkansas obligaba a dedicar el mismo tiempo en las escuelas públicas a la enseñanza de la evolución y del génesis, en un juicio que tuvo lugar en 1981, en Little Rock, se permitió testificar a seis científicos. Uno de ellos fue Gould. Su testimonio se enfocó a demostrar dos cosas: lo absurdo de querer presentar el registro fósil como producto del Diluvio Universal (pretendiendo comprimir 3,500 millones en años en sólo 6,000), y la falsedad de las aseveraciones pseudocientíficas de los creacionistas (incluidas sus citas alteradas sobre el equilibrio puntuado). En ningún momento fue necesario “probar” la evolución, ya que de lo que se trataba era de exponer a los creacionistas como una forma de dogmatismo religioso disfrazado de ciencia, lo cual, con base en la Primera Enmienda, fue suficiente para impedir la difusión de sus ideas en los libros de texto.

La ley creacionista del estado de Luisiana –una copia virtual de la ley de Arkansas–, la única otra ley creacionista que había sido aprobada en tiempos recientes, fue sobreesida como consecuencia del resultado en el juicio de Arkansas. El estado de Luisiana apeló pero, finalmente, en 1987 la Suprema Corte ratificó la decisión de la corte de Arkansas. (Para una crónica más detallada del enfrentamiento entre evolucionistas y creacionistas, véase Eldredge 2000 y Gould 2002, pp.986-990)

de Historia Natural. La exposición estaba basada, de manera casi exclusiva, en los puntos de vista rígidamente cladistas de los curadores del museo. Esto último impulsó a Beverly Halstead a publicar una reseña, en el *Times* de Londres, donde acusaba a los curadores del museo de "imponerle marxismo al público desprevenido en esta nueva exhibición, ya que el cladismo puede ser equiparado con el equilibrio puntuado, y todo mundo sabe que el equilibrio puntuado, al defender la ortodoxia del cambio revolucionario, representa un complot marxista" (Gould 2002, p.984).

Este artículo no sería más que una anécdota menor en la historia del equilibrio puntuado de no ser porque logró propiciar una serie de nuevas cartas airadas, tanto en la prensa inglesa como en las revistas *Science*, *Nature* y *New Scientist*, donde los lectores manifestaban su rechazo –o apoyo– a la exposición del museo y a la teoría del equilibrio puntuado y sus supuestas implicaciones marxistas.

Pero el asunto en Inglaterra no paró ahí. El periódico *The Sunday Times*, en su edición del 8 de marzo de 1981, publicó un artículo sobre el equilibrio puntuado titulado "The new clues that challenge Darwin", donde se exageraban las diferencias entre el puntuacionismo y el neodarwinismo y se sugería que Darwin quedaba en entredicho.

La BBC de Londres se sumó a la controversia y, en ese mismo año, preparó dos programas –realizados por diferentes equipos de producción– sobre el asunto. El primero de ellos se llamó *The Trouble with Evolution* y, el otro, *Did Darwin get it wrong?* En uno de ellos fue entrevistado Eldredge; en el otro, Gould. El segundo de estos programas incluso llegó a incluir, como parte del documental, entrevistas con fundamentalistas religiosos.

De esta manera, tanto en Inglaterra como en los Estados Unidos, los medios de comunicación favorecieron más de una vez, en su afán sensacionalista, que la teoría del equilibrio puntuado apareciera vinculada a ideologías que nada tenían que ver con su base empírica ni con sus propuestas teóricas.

7.2 La polémica en *Nature*

La teoría del equilibrio puntuado inspiró dos polémicas. La primera de ellas tiene que ver con la interpretación correcta del registro fósil, es decir, si muestra un patrón puntuado de evolución, o uno gradual. Esta controversia comenzó en la revista *Paleobiology* casi inmediatamente después del artículo de 1972 –ver sección 5.3– y estuvo protagonizada, como es natural, por paleontólogos. La segunda polémica tiene que ver con la validez de

las explicaciones y las implicaciones teóricas del equilibrio puntuado. En este caso, la polémica estuvo protagonizada no sólo por paleontólogos, sino también por biólogos evolutivos, y tuvo lugar de manera principal –aunque no exclusiva– en la revista *Nature*.

Sin embargo, no es posible separar la segunda polémica de la primera, y en realidad en el caso de *Nature* se dieron ambas. Los artículos de índole teórica aparecieron intercalados con importantes estudios de campo que buscaban aportar evidencia empírica para uno u otro de los bandos en disputa. A continuación reseñamos cómo se dio esta polémica y, en el *Anexo 1* al final de esta tesis (p.258), se muestra un cuadro que resume cómo fueron intercalándose en *Nature* los artículos a favor y en contra de la teoría del equilibrio puntuado.

7.2.1 El equilibrio puntuado irrumpe en *Nature*

La polémica comenzó en julio de 1980 con un artículo escrito por Mark Ridley, un etólogo y evolucionista del Grupo de Investigación del Comportamiento Animal, de la Universidad de Oxford. El artículo se titulaba "Evolution and gaps in the fossil record" y fue publicado en el número 286 de *Nature*.

Ridley fue el primero –entre quienes publicaron sobre el puntuacionismo en *Nature*– en enfocar su crítica no a lo que mostraba la evidencia empírica del registro fósil con relación al equilibrio puntuado, sino a las dificultades teóricas de sus postulados. El primer problema que identifica es el modo mismo de especiación propuesto por Eldredge y Gould (a partir de Mayr 1954): ¿de veras ocurre la especiación únicamente en pequeñas poblaciones? Ridley manifiesta sus dudas de que deba de ser así, y da ejemplos de estudios sobre pares de especies de vertebrados terrestres que habían divergido muy recientemente, en que los rangos geográficos de las especies nuevas eran superiores al 30% del rango de las especies ancestrales. Asimismo, cuestiona que la especiación ocurra más rápido en una población pequeña, ya que estas poblaciones tienen una tasa total de mutaciones más baja, lo cual podría provocar una tasa inferior de evolución.

La siguiente dificultad que ve Ridley es poder reconciliar la evolución puntuada con la selección natural y con la genética. Una primer hipótesis para el patrón evolutivo puntuado es que la tasa de evolución podría estar controlada ya sea por la disponibilidad de variación genética, o bien por la intensidad de la selección. En el segundo caso, el patrón evolutivo estaría controlado directamente por las tasas de cambio del medio

ambiente de la especie. Una segunda hipótesis es que la evolución rápida que muestra el puntuacionismo sea el resultado de raras macromutaciones, de las que las alteraciones cromosómicas son un posible ejemplo. Los heterocigotos para estas mutaciones probablemente serían seleccionados negativamente, de manera que, si algún miembro de la nueva especie se entrecruzara con la forma ancestral, habría una intensa presión selectiva para el aislamiento reproductivo. Sin embargo, no es claro cuál sería la causa y cuál el efecto (¿la mutación cromosómica fue la causa y el aislamiento reproductivo el efecto, o fue el aislamiento reproductivo el que favoreció la dispersión de la mutación cromosómica en la población?). Y, para Ridley, tampoco es posible asegurar –como lo hace Gould (1980)– que la especiación cromosómica produce necesariamente una evolución puntuada.

Ridley critica, por último, la noción empleada en el planteamiento original de la teoría (Eldredge y Gould 1972, a partir también de Mayr 1954) de que existe una fuerte cohesión del genotipo que sólo puede ser superada mediante una revolución genética. Desde su punto de vista, los casos que se conocen de variaciones geográficas continuas no son compatibles con los cambios abruptos que provocaría un sistema co-adaptado de genes, sistema con el que, según Eldredge y Gould, operaría la selección natural para producir una evolución puntuada.

Justo un año después, en julio de 1981, fue publicado en *Nature* un extenso artículo firmado por J. E. Cronin, N. T. Boaz, C. B. Stringer e Y. Rak, titulado "Tempo and mode in hominid evolution", donde estos cuatro antropólogos analizan detalladamente si es posible interpretar la evolución de los homínidos como un caso de equilibrio puntuado (como en Eldredge y Tattersall 1975 y Gould 1976, 1979), o si se apega más al modelo gradualista.

El estudio abarca la evolución de los homínidos a lo largo del Plioceno y el Pleistoceno, realiza una comparación morfológica de los principales fósiles colectados de homínidos de los últimos 4 millones de años, y presenta un análisis de las filogenias alternativas existentes hasta ese momento.

Cronin *et al.* establecen, como una primer crítica a Gould y Eldredge con respecto a una posible interpretación puntuada de la evolución de los homínidos, que la asunción básica del equilibrio puntuado, es decir, que el registro fósil se halla relativamente completo, no se cumple en este caso:

In terms of both time represented and numbers of the original populations, the hominid fossil sample seems to be a very imperfect indication of the actual palaeobiology. In addition, the fragmentary nature of the preserved remains frequently does not allow phylogenetic interpretation. Thus there is almost no support for the assumption that the fossil record of hominids is complete, although a general overview of the major stages is possible while we await new fossil material (Cronin *et al.* 1981, p.116).

Adicionalmente, señalan, tanto los datos geocronológicos como morfológicos con que se cuenta no apoyan una interpretación puntuada. En el caso del linaje de los homínidos 'gráciles' (previo a la aparición del linaje 'robusto'), los estimados del peso de los individuos, así como de su capacidad craneal, no muestran brincos ni discontinuidades al graficar los datos de los ejemplares recuperados.

Los autores también rebaten la afirmación de Gould (1979) acerca de que el supuesto largo rango temporal de *Australopithecus afarensis* (medido entre los ejemplares de Laetoli de hace 3.8 millones de años, y los de Hadar, de entre 2.8 a 3.2 millones de años) son una prueba de estasis:

Two considerations argue against this claim. The fossil remains from Laetoli are not abundant, and there are not diagnostic crania. Although some specimens in this sample do show dental and mandibular similarities to Hadar specimens, it is unknown to what degree the crania, which are taxonomically paramount for Hominidae, would correspond. Thus, a morphological argument for stasis cannot be sustained.

Second, while the K-Ar dating of tuffs at Laetoli and Hadar remain to be confirmed by other dating techniques, such as palaeomagnetism, there are preliminary faunal indications that Hadar and Laetoli may be closer in time than the absolute dates would suggest. Thus, a temporal argument for stasis within the proposed taxon *A. afarensis* is unconvincing (p.116).

En cambio, proponen como un buen ejemplo de gradualismo filético dentro del linaje de los australopitecinos el que se muestra entre los especímenes sudafricanos de *A. africanus* y los especímenes de la forma ancestral *A. afarensis*.

En cuanto al linaje del género *Homo*, Cronin *et al.* sostienen que la evidencia disponible para *H. erectus* tampoco apoya la interpretación de que experimentó una estasis morfológica. A lo largo de su rango de existencia los especímenes recuperados muestran un progresivo aumento en su robustez, además de que los ejemplares más

tempranos poseen un rostro más aplanado y alargado, la bóveda del cráneo más pequeña y delgada, así como una capacidad craneal más reducida.³²

Para el caso de *H. sapiens*, aunque Gould y Eldredge (1977) afirmen que el *H. sapiens* moderno es morfológicamente similar a los ejemplares más tempranos de la especie, Cronin *et al.* sostienen que eso sólo sería válido si restringimos el término a partir de las poblaciones de hace 20 mil años en adelante. Sin embargo, la mayoría de los antropólogos están de acuerdo en incluir dentro de esta especie a varios fósiles del Pleistoceno medio, y éstos sí muestran diferencias morfológicas claras comparados con los *H. sapiens* modernos.

Por otra parte, si el gradualismo filético operó para la transformación de *H. erectus* en *H. sapiens*, sería de esperar que los especímenes del Pleistoceno medio mostraran caracteres intermedios, o bien en mosaico, comparados con las dos especies. Y, en efecto, todos los ejemplares europeos del Pleistoceno medio podrían ser clasificados tanto en la especie *H. sapiens* como en *H. erectus* sin alterar su significado evolutivo.

Sin embargo, los autores conceden que, en ciertos casos, la evidencia muestra posibles casos de estasis morfológica:

Other parts of the hominid fossil record suggest that stasis may have predominated over evolutionary change in certain peripheral areas. The Ngandong crania are supposedly Late Pleistocene in age but show fundamental resemblances to much earlier *H. erectus* specimens (p.120).

Lo cual no altera su conclusión final acerca de que la evolución de los homínidos ha sido fundamentalmente gradual (si bien bajo tasas variables de cambio morfológico), y que los casos que aducen los puntuacionistas a su favor son producto de interpretaciones equivocadas:

In summary, the evidence that we, unlike some others (Eldredge y Tattersall 1975; Stanley 1979; Vrba 1980), have adduced from the fossil record does not support the model of punctuated equilibrium for hominid evolution. Apparent cases of punctuated equilibrium in the fossil record of hominids are due to one of three causes. Specimens are certainly misdated... possibly or probably misdated... or open to very different morphological interpretations... A review of the morphology of hominid fossils with their most probable

³² Sin embargo, y a pesar de estos argumentos, Stanley (1998) ha seguido insistiendo en que *H. erectus* constituye un sólido caso de estasis morfológica.

dates strongly suggests a closer approximation to a gradualistic model... If a finer, continuous analysis were possible, it would probably reveal that gradualism is, in itself, an average of periods of horotely (fast change) and bradytely (slow change). Evolution of the Hominidae is still more reasonably interpreted by a model of phyletic gradualism with varying rates (pp.121-122).

7.2.2 El capítulo de la polémica en torno a los moluscos del lago Turkana

Sin embargo, apenas tres meses después del estudio de Cronin *et al.* que favorecía el modelo gradulista, en octubre de 1981 fue publicado otro artículo que cambiaría la balanza a favor del equilibrio puntuado. Estaba firmado por P. G. Williamson, un paleontólogo del Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard. Este artículo, titulado "Palaentological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin" se convirtió, desde entonces y hasta la fecha, en el caso mejor documentado de evolución bajo el modelo puntuado.

Su estudio fue hecho con los moluscos de la cuenca del lago Turkana, en el noreste de Kenya, en una secuencia de estratos correspondientes al Cenozoico tardío. Esta secuencia resultó particularmente útil para su estudio ya que los taxones fósiles que contiene están inusualmente bien representados, son muy abundantes, pertenecen a grupos taxonómicos muy heterogéneos y, además, pertenecen a linajes que aún tienen especies vivas, por lo que resulta posible hacer comparaciones e inferencias con ellas.

Williamson analizó y tomó medidas a miles de especímenes correspondientes a 13 linajes diferentes (entre ellos destacaron los prosobranquios *Bellamyia unicolor* y *Melanoides tuberculata*). Sus resultados fueron los siguientes: el patrón filogenético de todos los moluscos estudiados en el lago Turkana resultaba consistente con el previsto por el modelo del equilibrio puntuado; períodos muy largos de estasis morfológica en todos los linajes estudiados aparecían puntuados por rápidos episodios de cambio fenotípico. En ningún linaje se apreciaba una tendencia gradual y constante de cambio morfológico. Además, en al menos dos casos, habían quedado claramente documentados los eventos de especiación ocurridos en poblaciones periféricas aisladas (como predice el *principio del fundador* de Mayr).

De acuerdo al grosor de la capa estratigráfica que contiene el momento de la cladogénesis, Williamson estimó que este evento de especiación debe haberse llevado a

cabo en un período de entre 5,000 y 50,000 años. En todos los casos, y previo al suceso de cladogénesis, Williamson encontró que las poblaciones periféricas entraban en una fase de elevación significativa de su varianza fenotípica, lo cual interpretó como un período de inestabilidad del desarrollo, provocado por la alteración de los mecanismos de homeostasis génica que antecedería a los eventos de especiación.

El artículo, por consiguiente, establece tres puntos principales: 1) todos los linajes estudiados exhiben una estasis morfológica durante largos períodos (de 3 a 5 millones de años); 2) el cambio evolutivo en cada linaje está concentrado en eventos de especiación relativamente rápidos (ocurridos en el lapso de 5,000 a 50,000 años); y 3) los eventos de especiación estuvieron acompañados de una pronunciada inestabilidad del desarrollo en las poblaciones transitorias.

Pero Williamson no se conforma con una interpretación de la evidencia empírica. En las conclusiones de su artículo apoya también las posiciones teóricas del equilibrio puntuado respecto al proceso de selección de especies y a la distinción cualitativa entre macro y microevolución:

The documented restriction of significant evolutionary change to speciation events indicates that the underlying unit of macroevolutionary change is the species. The fact that evolutionary change at the species level is shown to be punctuated and achieved by 'revolutionary' periods of extreme developmental instability strongly supports the notion that speciation is a qualitatively different phenomenon from gradual, intraspecific microevolutionary change (Williamson 1981a, p.442).

Esta conclusión, específicamente, fue rebatida en el mismo número de *Nature*, en una crítica escrita por J. S. Jones, del Departamento de Genética y Biometría del University College, en Londres. En este ensayo, titulado "An uncensored page of fossil history", Jones acepta que, a primera vista, el patrón puntuado de la secuencia estudiada por Williamson no se ajusta a la teoría del gradualismo en que insistía Darwin. Pero, a continuación, sostiene que todo se debe a la escala con que se esté trabajando: "Aquí vemos una importante diferencia en la manera en que aquellos que tratan con fósiles y quienes experimentamos con organismos vivos establecemos las tasas de cambio evolutivo; debido a la diferencia en las escalas del tiempo manejadas por estos dos grupos, lo que resulta un instante del tiempo evolutivo para un paleontólogo puede parecer una infinidad para un genetista" (Jones 1981, p.427).

Este es el principal argumento empleado por Jones. Al criticar el *tempo* del equilibrio puntuado considera que los demás postulados caen por sí solos³³, y por tanto concentra su argumentación en demostrar que en el *tempo* puntuacionista hay suficiente espacio para el gradualismo darwinista: en el lapso de entre 5,000 y 50,000 años que propone Williamson para los eventos de especiación de su reconstrucción puntuada, hubo tiempo para un promedio de 20,000 generaciones de caracoles (dado que su intervalo de generaciones es de entre 6 y 12 meses); y para la mayoría de los genetistas 20,000 generaciones resultan un tiempo más que suficiente para permitir que un cambio gradual conduzca a una evolución morfológica equivalente a la descrita por Williamson. “Éste sería el equivalente a quizá mil años en una caja de laboratorio de *Drosophila*, o a seis mil años en un experimento de selección con ratones, o a 40,000 años de selección con animales domésticos, como el perro. La selección darwinista más convencional con frecuencia ha operado para producir grandes cambios genéticos en la morfología mucho más rápidamente que esto” (p.428). Por lo tanto, dice Jones, no hay ninguna necesidad de postular la existencia de un nuevo mecanismo evolutivo.

En cuanto al aislamiento reproductivo —el elemento central de la especiación—, éste también puede ser producido por simple selección darwinista en un período mucho más corto que el hallado por Williamson, y como ejemplo cita las poblaciones de *Drosophila* que, habiendo sido expuestas en el laboratorio a diferentes temperaturas durante cinco años, desarrollaron aislamiento reproductivo entre ellas. Así que concluye:

Once evolutionary change in the fossil record—even in a record as well characterized as the unearthed by Williamson—is placed in the context of the known ability of living organisms to respond to the forces of classical darwinian natural selection, it becomes clear that it is not necessary to invoke evolutionary forces 'qualitatively different' from those emphasized by Darwin. Depending on the time scale to which the investigator is accustomed, one man's punctuated equilibrium may be another's evolutionary gradualism. Williamson describes an extraordinarily complete page in the history of evolution but its contents do not force us to change our views on the genetic mechanisms of the origin of species (p.428).

³³ Este énfasis en querer falsar al equilibrio puntuado con el argumento de que el *tempo* que propone la teoría es compatible con el gradualismo, ha sido compartido por otros críticos del puntuacionismo en diferentes momentos, como veremos más adelante. Jones parece ignorar la afirmación de Gould y Eldredge (1977) de que la teoría del equilibrio puntuado es una teoría de un *modo* evolutivo, y que el *tempo* que muestran no es más que una forma de evidenciar la operación del *modo*.

Williamson respondió en el número 294 de la revista, rebatiendo a Jones en un artículo titulado "Morphological stasis and developmental constraint: real problems for neo-Darwinism", en el cual recuerda que su artículo inicial (Williamson 1981a) sostenía tres puntos principales (estasis de los linajes estudiados durante largos períodos; los cambios evolutivos concentrado en eventos de rápida especiación, y una pronunciada inestabilidad del desarrollo durante los eventos de especiación). De estos tres, Jones únicamente había intentado rebatir el segundo.

Sin embargo, es en el primer y tercer puntos donde está el reto para el neodarwinismo. No en la rapidez de los eventos de especiación que, ciertamente, son compatibles con la genética experimental. Jones y el resto de los neodarwinistas –según acusa Williamson– parecen negarse a enfrentar el problema teórico que representan la estasis y las constricciones al desarrollo, y concentran su crítica en la rapidez de la especiación.

Para Williamson, el problema principal a explicar es la estasis. Y si partimos de que una teoría es tan buena como las predicciones que es capaz de hacer, entonces el neodarwinismo –que es presentado por sus exponentes como una teoría capaz de abarcar todos los procesos evolutivos– ha fallado en predecir el fenómeno ampliamente presente de la estasis morfológica, ahora reconocido como una de los aspectos más intrigantes del registro fósil. La respuesta tradicional de los neodarwinistas ha sido invocar la 'selección estabilizadora' (como en Stebbins y Ayala 1981), pero este argumento se desploma con dos hechos: por un lado, el amplio rango de ambientes diferentes que habitan algunas especies en el presente, las cuales a pesar de su extensa distribución geográfica presentan una gran uniformidad morfológica; por otra parte, la estasis morfológica de larga duración (a veces de más de 17 millones de años) que exhiben algunos linajes fósiles que habitaron ambientes fluctuantes.

Williamson recuerda que en la publicación original de la teoría del equilibrio puntuado (Eldredge y Gould 1972), se rescata la idea de Mayr de que existe una cohesión del genotipo como base explicativa para la estasis. Y si realmente existe una homeostasis genética que produce la estasis, por definición la especiación implica el desmantelamiento de dicha homeostasis. Ahora bien, lo que él mismo encontró en las secuencias de moluscos del lago Turkana, es que los eventos de especiación que puntuaban los largos períodos de estasis estaban invariablemente acompañados de una gran inestabilidad del desarrollo, es decir, justo lo que cabría esperar si en efecto estuviera ocurriendo el desmantelamiento de una homeostasis genética.

Esta homeostasis genética, dice Williamson, no debería sorprender al neodarwinismo, pues ha sido sugerida por Mayr (1975) y por Carson (1975). Sin embargo, estas sugerencias implicarían la disociación de la micro y la macroevolución, y esto "amenazaría el núcleo reduccionista del neodarwinismo convencional". Por lo que termina afirmando que:

The Turkana Basin sequence records a pattern of long-term stasis punctuated by rapid speciation accompanied by pronounced developmental instability. Jones suggests that this pattern requires no change in conventional views of the genetic mechanisms of the origin of species—despite the fact that this pattern is neither predicted by neo-Darwinism nor explicable in terms of its major tenets. Punctuacionists suggest that it is time for conventional neo-Darwinism to address the important issues of morphological stasis and developmental constraint (Williamson 1981b, p.215).

Al año siguiente, en el número correspondiente al 15 de abril de 1982, fueron publicados en una sección especial, titulada "Punctuacionism and Darwinism reconciled?" seis artículos de diferentes autores, todos ellos dedicados a la polémica sobre el equilibrio puntuado y, más concretamente, a la polémica en torno al artículo de Williamson (1981a) sobre la evolución puntuada de los moluscos del lago Turkana.

El primero de ellos, titulado "Questions concerning speciation", estaba escrito por Ernst Mayr, es decir, precisamente el autor del modelo de especiación peripátrica y de la teoría de la cohesión del genotipo que empleaban Eldredge, Gould y Williamson, y que ahora intervenía por fin en la polémica.

Mayr afirma coincidir con Williamson en el hecho de que es poco probable que la estasis pueda ser explicada como producto de la selección estabilizadora, ya que sus propias observaciones le han mostrado que existen muchas especies que exhiben una gran uniformidad fenotípica, incluso cuando su rango geográfico abarca áreas de gran diversidad ecológica y climática. Por consiguiente, reafirma su convicción en la existencia de una cohesión del genotipo que sería la responsable de la estasis morfológica.

Sin embargo, aunque Mayr sostiene que "Williamson ha presentado una explicación plausible de sus descubrimientos, que bien puede ser la correcta" (Mayr 1982c, p.609), también se declara confundido con algunos de los resultados del estudio. En primer lugar, llama la atención sobre el hecho de que Williamson presenta que los cambios que tuvieron lugar en los 12 linajes de moluscos de reproducción sexual fueron exactamente paralelos a los eventos en la especie de reproducción asexual, *Melanoides*

tuberculata. Dado que un linaje filético asexual consiste en cientos o miles de clones independientes, ¿cómo puede explicar Williamson que todos ellos, simultáneamente, experimenten una historia paralela de cambios genéticos equivalentes? (Para efectos de claridad, llamaremos a este primer cuestionamiento la *objeción A*). Para Mayr, este cambio fenotípico concordante en los clones asexuales sugiere, más bien, que los cambios no fueron genéticos en lo absoluto, sino que se trató de meras modificaciones de los fenotipos.

Asimismo hace notar que, aunque Williamson sostiene que sus observaciones son consistentes con su teoría de la especiación peripátrica, encuentra dos excepciones drásticas: en el estudio de Williamson el taxón asexual *Melanoides* se comporta como un linaje sexual, un hecho no explicado por el propio Mayr; además, el tamaño de los depósitos de conchas indica que 13 de los 19 linajes nunca pasaron por un verdadero cuello de botella poblacional (*objeción B*), como lo demanda su teoría de la especiación peripátrica.

En un segundo artículo, titulado "Ecophenotypic or genotypic?", Arthur J. Boucot, del Departamento de Geología de la Universidad Estatal de Oregon, reclama a Williamson no haber incluido en su artículo mayor información para dilucidar si los cambios morfológicos que reporta fueron producto de cambios genéticos o, simplemente, de cambios ecofenotípicos (*objeción C*). Y, si tales datos no existían, Boucot opina que Williamson debió haber cultivado al menos algunas de las especies aún existentes, en las condiciones de salinidad y composición del agua que se supone que ocurrieron en la región del lago Turkana que fue objeto de su estudio. "En ausencia de dicha información, deberá disculparse por seguir considerando que la posibilidad de cambios ecofenotípicos es tan racional como la de la especiación" (Boucot 1982, p.609).

En segundo lugar, Boucot sostiene que Williamson necesita explicar satisfactoriamente por qué los eventos de especiación ocurrieron de manera simultánea en una variedad de moluscos no relacionados (*objeción D*). "Ésta es, ciertamente, una extraña coincidencia desde un punto de vista evolutivo, si bien enteramente plausible desde una perspectiva ecofenotípica si coincidiera con un gran cambio en la química o en la concentración del agua, que afectara un brazo de un gran lago" (p.610).

El siguiente artículo, titulado "Morphological stasis and developmental constraint: no problem for Neo-Darwinism", estaba firmado por Brian Charlesworth, de la Escuela de

Ciencias Biológicas de la Universidad de Sussex, y por Russell Lande, del Departamento de Biofísica y Biología Teórica, de la Universidad de Chicago.

Charlesworth y Lande afirman que sostener que la estasis se debe a constricciones al desarrollo equivale a decir que los caracteres involucrados carecen de variabilidad genética, y que por eso la selección es inefectiva. Sin embargo, aseguran, hay evidencias de una sustancial variabilidad heredable en la mayoría de los caracteres morfológicos estudiados por Williamson, incluida la forma de la concha de los moluscos (*objeción E*). La estasis, por consiguiente, no puede ser explicada como producto de las constricciones al desarrollo; o los caracteres estudiados son selectivamente neutros (y el tamaño de la población demasiado grande para permitir la operación de la deriva génica), o la selección natural está actuando para mantener un fenotipo intermedio óptimo.

Y con respecto a la tercer observación principal del artículo de Williamson (que los eventos de especiación estuvieron acompañados de una pronunciada inestabilidad del desarrollo en las poblaciones transitorias), Charlesworth y Lande sostienen que hay varias posibles explicaciones que no fueron discutidas, como el hecho de que pudieron representar una respuesta directa a un incremento en la heterogeneidad del hábitat, o a fluctuaciones temporales durante sus tiempos de vida individuales. Por ello, afirman, no es posible estar seguros de que la variación incremental observada por Williamson sea un fenómeno evolutivo genuino (*objeción F*). "Pero incluso si así se demostrara, no representaría una dificultad para el neodarwinismo. Los experimentos sobre selección han mostrado que la selección estabilizadora puede aumentar la estabilidad en el desarrollo, o en zonas de 'canalización', alrededor de un fenotipo óptimo, alterando los patrones de la variación genética y no-genética. [Por consiguiente] un relajamiento en la selección estabilizadora y/o de la selección direccional lejos de una zona de canalización, produciría un incremento en la variación fenotípica, hasta que la población sea recanalizada, por medio de la selección estabilizadora, alrededor de un nuevo fenotipo óptimo" (Charlesworth y Lande 1982, p.610).

Otro artículo está firmado por Lev Ginzburg y Jay Rost (1982), ambos del Departamento de Ecología y Evolución de la Universidad Estatal de Nueva York. Su tesis es que el puntuacionismo es, en realidad, sólo un artefacto de la escala de tiempo que se use (*objeción G*). Para explicar su argumento, utilizan el siguiente ejemplo: supóngase que cultivamos una población de *E. coli* en un ambiente determinado por algunos años. Asumamos que muestreamos células del cultivo a diferentes intervalos de tiempo para

saber si la población ha evolucionado o no con respecto a un rasgo cuantitativo. Si hacemos esto quincenalmente, por ejemplo, la mayoría de las veces encontraremos que no ha sucedido nada. Ocasionalmente, sin embargo, encontraremos cambios que entonces aparecerán como puntuados, ya que el período de reemplazo en *E. coli* es típicamente menor a quince días. Ahora bien, si en lugar de cada quincena llevamos a cabo nuestras observaciones cada hora, los detalles del proceso de reemplazo se volverán evidentes y el cambio evolutivo aparecerá como gradual. Por último, si sólo hacemos observaciones una vez al año, el proceso puede verse también como gradual, pero por una razón diferente: porque estaremos promediando una serie de cambios a lo largo del año en un solo dato de cambio anualizado.

En síntesis: una escala de tiempo muy fina o muy amplia siempre conducirá a una impresión de gradualismo, mientras que a cierta escala de tiempo intermedia el proceso de evolución siempre aparecerá como puntuado.

Un quinto y breve artículo lo firma D. W. Lindsay (1982). En él, se afirma que la evolución no es un evento que pueda suceder sin que intervenga un agente externo; que una presión de selección es indispensable para que ocurra el cambio evolutivo y que, dependiendo de dicha presión selectiva, se tendrá cierta tasa de cambio. Por consiguiente, según esta lógica, donde encontremos tasas variables de cambio es que hubo tasas variables de selección. Por otro lado, y tomando en cuenta lo estable que resulta un ambiente lacustre, no resulta sorprendente que Williamson hallara tasas mínimas de cambio durante largos períodos de tiempo en los moluscos del lago Turkana. Igualmente normales resultan las series de cambios rápidos que observó cuando hubo grandes regresiones lacustres, ya que evidentemente este fenómeno introdujo fuertes presiones de selección, que aceleraron las tasas de cambio evolutivo hasta que la adecuación pudo ser recuperada. Por consiguiente, no hay nada de extraño en que un medio ambiente puntuado produzca tasas puntuadas de evolución (*objeción H*).

El sexto y último artículo de esta sección fue la réplica del propio Williamson (1982) a los cinco artículos precedentes. Williamson intenta responder a todas las críticas, y sus argumentos constituyen una importante defensa no sólo de su propia investigación, sino de las tesis del equilibrio puntuado en general. Por esta razón, las expondremos con cierto detalle.

A Mayr le responde (*objeción A*) que, ciertamente, es innecesario postular que todos los clones de *Melanoides* presentes en el lago Turkana experimentaron cambios genéticos paralelos durante los episodios de transformación morfológica. Propone como una explicación más probable el que uno, o unos pocos clones, hayan experimentado una respuesta evolutiva apropiada a las presiones selectivas, y que después estos clones hayan eliminado, mediante competencia, al resto de los clones conespecíficos (y le recuerda a Mayr que él mismo ha sugerido, en el pasado, que puede ser que la eliminación competitiva de clones inferiores sea el mecanismo que explique las discontinuidades observadas entre especies asexuales cercanamente emparentadas). Pero, con respecto a la *objeción B*, sólo responde: "creo que es posible resolver este conflicto entre el modelo de especiación peripátrica de Mayr y mis observaciones en el lago Turkana. Espero poder abordar este asunto en alguna publicación posterior" (Williamson 1982, p.611).

En cuanto a la crítica de Boucot (*objeción C*) sostiene que hay varios elementos que permiten afirmar que no se trata de simples variaciones ecofenotípicas, ya que: 1) las formas nuevas *coexisten* con las presuntas formas ancestrales; 2) las ramas principales de los linajes estudiados en las secuencias del lago Turkana existen todavía y presentan una amplia distribución en África, sin embargo, incluso en los ambientes modernos más extremos en que estos moluscos están presentes, no se presentan variaciones ecofenotípicas importantes y nunca han presentado una reorganización de su fenotipo de la magnitud de las documentadas en las secuencias del lago Turkana; y 3) las transformaciones morfológicas documentadas en el nivel Suregei son invariablemente unidireccionales en el espacio morfológico, y requirieron de 1,000 a 10,000 generaciones para completarse, lo cual difícilmente encaja con la naturaleza o con la escala del tiempo de los cambios ecofenotípicos. Adicionalmente, la *magnitud* del cambio documentado, tanto en los bivalvos como en los gasterópodos, es mucho mayor que la que generalmente se observa en las transformaciones ecofenotípicas de incluso los más plásticos de los moluscos africanos modernos de agua dulce.

Con respecto a la *objeción D*, Williamson recuerda que es bien sabido que dos grandes 'disparadores' para los eventos de especiación en poblaciones periféricas son: 1) el aislamiento *per se*, y 2) el estrés ambiental. Y los eventos de especiación de los niveles Suregei y Guomde ocurrieron durante una regresión lacustre. Los diversos linajes de moluscos estudiados ocupaban ambientes similares, por lo cual todos experimentaron

condiciones de aislamiento y estrés durante la fase de regresión. Y, por consiguiente, es razonable que se haya presentado una respuesta evolutiva sincronizada en todos ellos.

En lo concerniente a las críticas de Charlesworth y Lande (*objeción E*), Williamson responde que dichos autores están en un error al asumir que la evidencia a favor de una sustancial variabilidad heredable en los caracteres morfológicos implica que la estasis morfológica no pueda ser atribuida a las constricciones al desarrollo. La cuestión no es *si existe* variación sobre la que pueda trabajar la selección natural, sino *qué pueda hacer* realmente la selección con dicha variación en la naturaleza. En poblaciones grandes, las constricciones al desarrollo pueden bloquear tendencias morfológicas direccionales, aun cuando exista el potencial genético para dichas transformaciones evolutivas. Ésta es, al menos, una explicación plausible de por qué en el registro fósil las tendencias morfológicas de largo plazo son tan escasas en secuencias filéticas continuas.

La estasis morfológica, por tanto, no es un reflejo de una neutralidad selectiva de los fenotipos, ni de un proceso de selección estabilizadora. Muchas, si no es que la mayoría de las especies, exhiben estasis por millones de años. Y resulta altamente improbable que todas esas especies experimenten un mismo régimen de selección durante estos enormes lapsos de tiempo.

Para la *objeción F* (que el aumento observado en la variabilidad bien pudo ser una respuesta a un incremento en la heterogeneidad del hábitat), la respuesta de Williamson es que no existe evidencia de una respuesta similar en ninguna población moderna de los linajes involucrados en el estudio, ni siquiera en aquellos que ocupan un amplio rango de medio ambientes.

En lo que respecta al señalamiento de Ginzburg y Rost (*objeción G*) les concede que están en lo correcto al considerar que los modelos gradualista y puntuado son, al menos en parte, hipótesis alternativas sobre *la distribución* de las tasas de cambio evolutivo. Sin embargo, el punto crucial en este contexto es la medida en que las tasas de cambio observadas *pueden ser extrapoladas* para obtener la tasa de cambio en cualquier período mayor.

Así, si las bacterias de Ginzburg y Rost estuvieran evolucionando de acuerdo al modelo gradualista, el monto de cambio registrado en cualquier intervalo muestreado, podría ser extrapolado para obtener el cambio neto que ocurriría durante un lapso mayor de tiempo. Pero, si las bacterias estuvieran evolucionando de acuerdo al modelo puntuado, entonces no podría extrapolarse el monto de cambio que se observara *en cualquier* muestra, pues si la muestra incluyera, casualmente, un evento de especiación,

la tasa de cambio estimada para un lapso mayor de tiempo resultaría demasiado alta; por el contrario, si sucediera —lo que es más probable— que la muestra seleccionada correspondiera a un período de estasis, entonces la extrapolación daría cero.

Por consiguiente, la escala de muestreo es irrelevante para la controversia entre los modelos gradualista y puntuado. En esta controversia hay muchos más aspectos involucrados que simples diferencias en la tasa de evolución (como, por ejemplo, el tamaño de las poblaciones que pueden dar origen a las nuevas especies).

Finalmente, en torno al comentario de Lindsay (*objeción H*), Williamson simplemente señala lo desatinado que resulta sugerir que las presiones de selección son un *sine qua non* del cambio evolutivo. Una afirmación así está dejando de lado todo un conjunto de mecanismos bien reconocidos por el propio neodarwinismo, como el efecto del fundador, la deriva génica, la presión de mutaciones y la aparición de mutantes 'super fecundos', todos ellos capaces de alterar el cambio evolutivo independientemente —y a veces incluso en contraposición— de las presiones de selección.

Por otro lado, de acuerdo con Lindsay, sólo habrían existido presiones de selección durante los momentos en que hubo cambios evolutivos, es decir, durante los eventos de especiación, que en el caso de los niveles Suregei y Guomde de la secuencia del lago Turkana, significaría que sólo existieron presiones selectivas en el 0.1% del tiempo; en el 99.9% del tiempo restante la presión habría sido mínima o nula —¡por 5 millones de años!— y por eso no habrían ocurrido cambios significativos en ninguno de los linajes estudiados. Por lo que Williamson termina diciendo: "Lindsay encuentra esto normal. ¡Yo lo encuentro increíble!" (Williamson 1982, p.612).

7.2.3 Sean bienvenidos los paleontólogos a la mesa alta de la evolución

En 1983, en el número 305 de *Nature*, F. H. T. Rhodes, de la Universidad de Cornell, escribió sobre el manejo inexacto que los autores del equilibrio puntuado hacían del término 'gradualismo darwinista', sin manifestar explícitamente su apoyo o rechazo a dicha teoría. Sin embargo, mantenía que la "hipótesis" del equilibrio puntuado ha sido de una gran importancia práctica y teórica para la paleontología, y que algunos de sus "matices" no habían sido previstos por Darwin.

Algunos números después, en mayo de 1984, Philip Gingerich, del Museo de Paleontología de la Universidad de Michigan –un feroz adversario del puntuacionismo desde el principio, y quien ya había publicado (1976, 1978) varias críticas a su aspecto empírico (ver p.77)– criticó severamente a Rodhes por esos comentarios, en un artículo titulado “Darwin’s gradualism and empiricism”. En este ensayo, Gingerich se manifiesta sorprendido de las afirmaciones de Rhodes acerca de la importancia de la teoría del equilibrio puntuado. En primer lugar, afirma, Eldredge y Gould han confundido el término ‘gradualismo’ con el concepto de ortoselección. En segundo lugar, no ve cómo el equilibrio puntuado puede haber resultado importante para la paleontología, pues para Gingerich se trata de una teoría que, además de ser saltacionista, resulta imposible de poner a prueba:

A gradual process advances by steps, and intermediates are present as evidence of transition. Darwin’s gradualism reflects a commitment to the idea that suggested evolutionary transitions should be represented by evidence. Saltational “punctuated equilibrium” postulates how speciation takes place, based not on empirical evidence but on negative evidence –gaps in the fossil record. “Punctuated equilibrium” is unscaled, and by nature untestable. It hardly deserves recognition as a conjecture of “major importance for palaeontological theory and practice”. Palaeontology, like other scientific disciplines, is dedicated to the principle of empirical testability: hypotheses that cannot be tested are of little value in science (Gingerich 1984, p.116).

Además del calificativo de “saltacionista” para el equilibrio puntuado, dos cosas llaman la atención en la argumentación de Gingerich: al sostener que el puntuacionismo se apoya en evidencia negativa porque basa sus afirmaciones sobre eventos de especiación muy rápidos en las discontinuidades (*gaps*) del registro fósil, ciertamente coloca a la teoría en una situación difícil de probar (y que nos remite a la discusión sobre lo adecuado o no y lo incompleto o no del registro fósil), pero al hacer esto Gingerich está olvidando que la teoría también se basa en la evidencia empírica de la estasis; por otro lado, en su artículo de 1984 Gingerich no menciona –ya sea porque no lo había leído o porque prefirió ignorarlo– el artículo de Gould y Eldredge de 1977, donde se propone un protocolo de investigación –ver sección 6.3.4– que busca poner a prueba, empíricamente, los postulados del modo de especiación del equilibrio puntuado.

En el mismo número de *Nature* apareció publicada la réplica de Rhodes a Gingerich. Sobre el primer punto que Gingerich le reprocha (el haber afirmado que la teoría del equilibrio puntuado ha sido de gran importancia para la paleontología), Rhodes sostiene que el puntuacionismo "ha despertado adulaciones y enojo, pero también ha estimulado un extraordinario torbellino de estudios analíticos detallados diseñados para probar las hipótesis [del modelo puntuado], los cuales abarcan desde los fósiles de homínidos hasta los trilobites del Ordovícico, gasterópodos del Pennsylvaniense, moluscos del Mesozoico y del Cenozoico, radiolarios y polen" (Rhodes 1984, p.116). En cuanto a las contribuciones del equilibrio puntuado que no pudieron ser anticipadas por Darwin, señala, sobre todo, a la estasis y a las constricciones al desarrollo.

John Maynard Smith, el decano de los biólogos evolutivos en Inglaterra —en ese momento profesor en la Universidad de Sussex, y hoy en día ya retirado— entró a la polémica en 1984 cuando publicó, en el número del 31 de mayo de *Nature*, una crónica sobre una serie de conferencias dictadas por Gould en la Universidad de Harvard. En este artículo, titulado "Palaeontology at the high table", Maynard Smith admite que, después de Simpson —y en parte debido a la actitud de los genetistas de poblaciones—, no habían ocurrido contribuciones importantes de la paleontología a la teoría evolutiva, situación que ha cambiado con las propuestas del equilibrio puntuado y de una visión jerárquica de la evolución.

En relación al primero de estos temas, la teoría del equilibrio puntuado, sostiene que "...en sí misma, la teoría no dice nada sobre el mecanismo que produce los cambios cuando éstos ocurren, tan sólo que son rápidos en términos geológicos; aunque para un genetista podrían seguir apareciendo como lentos y producidos por la selección natural... [Además] muy poco se dijo en Cambridge acerca de la evidencia empírica del puntuacionismo. Gould trató el tema como si fuera un hecho para todos..." (Maynard Smith 1984, p.401).

Después de haber asistido a las conferencias, Maynard Smith se dice convencido de que la evolución morfológica procede a tasas de cambio muy distintas en diferentes momentos —idea con la cual no tiene ningún inconveniente—, pero declara enfáticamente que ve muy pocas evidencias de que los cambios rápidos estén asociados, necesariamente, con los momentos de cladogénesis (a pesar de que éste podría ser el caso cuando parte de una especie entra a un nuevo nicho ecológico). En todo caso, lo que si ve como una novedad importante es el énfasis en la estasis. Maynard Smith reseña

que, mientras que los genetistas han atribuido la estasis a la acción de la "selección normalizadora", Gould ha replicado que dicho tipo de selección no puede favorecer un mismo fenotipo durante largos períodos de tiempo en los cuales ocurrieron cambios drásticos del medio ambiente. Sin embargo, en este punto en particular, Maynard Smith no toma partido. En cambio, admite que "La estasis es un fenómeno que clama por una explicación" (p.401).

Respecto al segundo tema, la propuesta de una visión jerárquica de la evolución, Maynard Smith –tras explicar en qué consiste la teoría de Eldredge, Gould y Stanley de la selección al nivel de especies– hace una declaración que, dicha por él –uno de los más ortodoxos representantes del neodarwinismo, según lo han calificado Eldredge (1995) y Gould (2002)– resulta particularmente importante:

The hierarchical view of evolution, then, is that processes of selection and stochastic drift go on at the level of genes and of species, as well as of individuals. As an old-fashioned proponent of the modern synthesis, I have no difficulty in accepting this, so long as no one expects me to believe that adaptations of individuals can be explained by molecular drive, and so long as the concept of species selection is confined to qualities, such as speciation rate and evolutionary rate, that are properties of species and not of individuals. However, there remains plenty of room for disagreement about the relative importance of these various levels, or –what amounts to the same thing– about the relative effectiveness of selection at different levels (Maynard Smith 1984, p.402).

Esta declaración es importante porque en 1984, cuando Maynard Smith publicó este artículo, Gould ya había establecido (1980, 1982a,b) como una de las principales diferencias entre los puntuacionistas y los neodarwinistas, el hecho de que sólo los primeros aceptaban una visión jerárquica de la evolución. De hecho (permítaseme reproducir de nuevo un segmento de la cita de la p.107), Gould declara en 1982 que una teoría jerárquica de la evolución ya no sería estrictamente darwinista:

Terminological issues aside, the hierarchically based theory would not be Darwinism as traditionally conceived; it would be both a richer and a different theory. But it would embody, in abstract form, the essence of Darwin's argument expanded to work at each level... The hierarchical theory would therefore represent a kind of "higher Darwinism," with the substance of a claim for reduction to organisms lost, but the domain of the abstract "selectionist" style of argument extended (Gould 1982a, p.386).

Y ahora Maynard Smith, el darwinista más estricto de Inglaterra, declara que no tiene ningún problema con la visión jerárquica de la evolución siempre que el término de selección de especies se aplique cuando se trata de un proceso de selección que deriva de propiedades de las especies, no de los individuos. Y ésta es exactamente la aplicación que Gould (1982b) propone darle (ver p.108). Como Maynard Smith también declara que no tienen problemas con que la evolución morfológica avance a distintas tasas de cambio en diferentes momentos, y que la estasis es un hecho que merece explicación (y que ésta no puede ser la respuesta simplista de que "se debe a la selección normalizadora"), cabe preguntarse: ¿a esta altura de la controversia, qué es lo que está distinguiendo a los neodarwinistas, como Maynard Smith, de los puntuacionistas?

Esta diferenciación y sus consecuencias serán analizadas en el capítulo 10, pero es conveniente dejar asentadas, desde ahora, algunas distinciones básicas que ya aparecen en este primer artículo de Maynard Smith: para empezar, es claro que la selección natural, actuando al nivel del organismo individual, es el principal mecanismo de la evolución para Maynard Smith (él no ve la necesidad de acudir a las constricciones al desarrollo de que hablan Gould y Williamson); no tiene inconveniente en aceptar la selección de especies, pero hace énfasis en que hay mucho espacio para el desacuerdo en cuanto a su importancia relativa; y finalmente, aunque acepta la realidad del fenómeno de la estasis, no acepta que la evolución esté concentrada en los momentos de especiación.

Y, volviendo al artículo que estamos tratando, vale la pena destacar por último el tono conciliador que emplea Maynard Smith para referirse a las conferencias de Gould. De hecho, en la parte final de su artículo, declara su entusiasmo por las interrogantes que implican para la biología evolutiva los nuevos datos que ahí se expusieron sobre las extinciones en masa del pasado:

...these extinctions raise questions for evolutionary biologists. Is it possible that evolutionary change would slow down and stop in the absence of changes in the physical environment?... Are extinctions, then, a necessary motive for evolution? A second question concerns the relation between extinction and radiation. Ecologists tend to see nature as dominated by competition. They would therefore expect the extinction of one species, or group of species, to be caused by competition from another taxon. Most palaeontologists read the fossil record differently. The Dinosaurs, they believe, became extinct for reasons that had little to do with competition from the mammals. Only subsequently did the

mammals, which had been around for as long as the Dinosaurs, radiate to fill the empty space... I find it surprising: I would have expected a major cause of extinction to be competition from other taxa.³⁴

The Tanner lectures were an entertaining and stimulating occasion. The palaeontologists have too long been missing from the high table³⁵. Welcome back (p.402).

Al año siguiente, en mayo de 1985, los genetistas de poblaciones C. M. Newman, J. E. Cohen y C. Kipnis publicaron un artículo titulado "Neo-darwinian evolution implies punctuated equilibria". Con un análisis matemático derivado de la teoría de los paisajes adaptativos de Sewall Wright, Newman *et al.* muestran que las transiciones entre diferentes picos adaptativos pueden ser rápidas y unidireccionales, a pesar de que las variaciones sean pequeñas y de que el movimiento inicial se deba hacer en contra de la presión de selección:

Thus, punctuated equilibrium, the paleontological pattern of rapid transitions between morphological equilibria, is a natural manifestation of the standard wrightian evolutionary theory and requires no special developmental, genetic or ecological mechanisms (Newman *et al.* 1985, p.400).

Cabe notar que, bajo esta descripción, el equilibrio puntuado queda reducido a un mero modelo de transiciones rápidas entre una morfología de equilibrio y la siguiente. Los autores entienden a la estasis como el tiempo en que se permanece en un pico adaptativo, antes de moverse a otro pico, y tampoco analizan por qué el cambio morfológico coincide con eventos de especiación.

Bajo su análisis matemático, la evolución puede seguir siendo gradual y presentar un patrón puntuado en el registro fósil:

Gradual evolution is possible in a changing landscape if peaks shift gradually and unidirectionally. Our analysis suggests a resulting palaeontological pattern of 'punctuated

³⁴ Para poder comprender la sorpresa de Maynard Smith ante lo que ahora nos parece muy obvio, recuérdese que la teoría sobre la extinción repentina de los dinosaurios a causa de un meteorito, al final del Cretácico, había sido propuesta por Walter Alvarez apenas cuatro años antes, en 1980, y que el cráter Chicxulub no se aceptó como el sitio de impacto sino hasta 1991 (véase Carruño y Montellano 1997).

³⁵ En los colegios ingleses tradicionales, los comedores tienen una gran mesa más alta (*the high table*) situada al frente, en la cual sólo se pueden sentar los decanos y el resto de la elite de la institución (esta aclaración se la debemos a Eldredge 1995).

shifting equilibria' as the gradual evolution of a population following a moving peak is punctuated by rapid transitions between peaks (p.401).

En agosto del mismo año, Richard Dawkins, del Departamento de Zoología de la Universidad de Oxford, escribió una reseña sobre el libro de Eldredge *Times Frames: The Rethinking of Darwinian Evolution and the Theory of Punctuated Equilibria*. En esta reseña, titulada "What was all the fuss about?", Dawkins afirma que la teoría del equilibrio puntuado se inscribe perfectamente dentro del neodarwinismo, aunque sus autores hayan hecho esfuerzos para aparentar lo contrario, lo cual sólo ha resultado en beneficio de los fundamentalistas religiosos (siempre buscando puntos vulnerables en la teoría de la evolución):

The effect is heightened if any chink of encouragement is offered by professionals on the inside of the business. I regret to say that more than a chink was offered by champions of the "punctuated equilibria". The debate about this interesting little theory is a technical, parochial affair if ever there was one. It lies firmly *within* the neo-Darwinian synthesis. It is no more revolutionary than many another argument that has enriched the synthetic theory... Yet punctuationism is widely thought to be revolutionary and antithetical to neo-Darwinism, for the simple reason that its chief advocates have said that it is... The theory, in short, stands out from other glosses on the neo-Darwinian synthesis in one respect only: it has enjoyed brilliant public relations and stage management (Dawkins 1985, p.683).

Según nos dice Dawkins, al leer el nuevo libro de Eldredge queda la impresión de que, en realidad, los planteamientos tanto del libro como del artículo de 1972 son modestos, por lo que no ve "de qué se armó tanto alboroto", si bien lo achaca al pronunciamiento de Gould (1980) acerca de que la teoría sintética estaba "efectivamente muerta":

If the book signals the end of that grandiloquent era it is very welcome, for the misunderstood rhetoric of middle-period punctuationism gave abundant aid and comfort to creationists and other enemies of scientific truth (p.683).

Dos años después, en diciembre de 1987, *Nature* publicó un artículo de Peter Sheldon, del Departamento de Geología del Trinity College, en Dublín, que revivió la

controversia. El ensayo se titulaba "Parallel gradualistic evolution of Ordovician trilobites" y trajo de nuevo a la mesa alta de la discusión a Maynard Smith y a Gould y Eldredge.

Sheldon llevó a cabo un detallado estudio sobre la evolución de los trilobites del área central de Gales, a lo largo de un período de tres millones de años durante el Ordovícico. Para ello, empleó 14,888 especímenes obtenidos de siete secciones, divididas en 400 localidades de muestreo. El carácter más empleado para discriminar entre estos trilobites es el número de costillas pigidales. Las costillas pudieron ser contadas —en al menos uno de los lados— en 3,458 especímenes. Sheldon halló que, en cada uno de los ocho linajes estudiados, hubo un incremento gradual en el número de costillas pigidales al final del período estudiado, si bien se dieron reversiones temporales en diferentes momentos y en los distintos linajes.

El patrón que podía inferirse de su estudio era acorde con el *gradualismo filético* (Sheldon emplea tal cual el término acuñado por Eldredge y Gould, lo que no es usual entre los neodarwinistas) y, según Sheldon, se debía a que el medio ambiente bentónico había cambiado muy lentamente, permitiendo así una evolución gradual. Al mismo tiempo, propone la hipótesis de que la estasis, paradójicamente, será más común en especies que habiten un medio ambiente que cambie de manera rápida (tan rápida, que no daría tiempo de adaptarse a los cambios):

To date, most of the better-documented cases of phyletic gradualism in invertebrates have come from pelagic microorganisms... That gradualism should be found in benthic macroorganisms such as the Builth trilobites is perhaps not surprising, given their setting... The shelly benthos was almost entirely restricted to trilobites, which flourished in this stable environment for several million years... Perhaps this kind of gradual phyletic evolution can only be sustained by organisms living in or able to track narrowly-fluctuating, slowly-changing environments, whereas stasis, almost paradoxically, tends to prevail in more widely-fluctuating, rapidly-changing environments (Sheldon 1987, p.563).

Por último, Sheldon hace una curiosa afirmación: subdividir los linajes observados —que para él son, en cada caso, una sola especie transformándose gradualmente en el tiempo—, en dos o más especies arbitrariamente determinadas, daría la falsa impresión de puntuacionismo y estasis (que, por lo demás, sería impracticable, debido a las reversiones temporales). Es decir: Sheldon termina afirmando que, para hacer una interpretación puntuacionista —y errónea— de sus resultados, ¡bastaría con otro criterio de denominación taxonómica!

En el mismo número de la revista, Maynard Smith aprovechó el artículo de Sheldon para publicar un ensayo titulado "Darwinism stays unpunctured"³⁶, en el que es posible apreciar que el tono conciliador que empleó tres años atrás ha desaparecido. Ahora Maynard Smith afirma que, a lo largo del tiempo, los paleontólogos han tendido a desconfiar de las explicaciones que, sobre los mecanismos de evolución, han elaborado los genetistas de poblaciones. Y el reto más reciente a estas explicaciones proviene de la teoría del equilibrio puntuado, particularmente en sus versiones más extremas (y cita como ejemplo a Gould 1980 y a Stanley 1979):

...it is argued that the changes are not brought about by natural selection within populations, and that they are random relative to the overall trends of long-term evolution...

If punctuational changes are random, then the main features of evolution are not the summed consequences of changes caused by selection within populations, of the kind that can be studied today: macroevolution is decoupled from microevolution. How, then, is the adaptation of existing organisms to their ways of life to be explained? (Maynard Smith 1987, p.516).

Maynard Smith sostiene que el puntuacionismo ha tenido una doble estrategia para esta última pregunta: por un lado, restarle importancia a las adaptaciones (como en Gould y Lewontin 1979) y, por otra parte, sugerir que estas adaptaciones surgen por selección de especies, "en donde los individuos son reemplazados por especies, los nacimientos por la especiación, la muerte por la extinción, y las mutaciones por los cambios puntuados no-adaptativos que ocurren cuando surge una nueva especie" (p.516). Pero esta visión, dice Maynard Smith, ha sido rebatida por los genetistas, que han mostrado que la selección de especies es cuantitativamente inadecuada para dar cuenta del grado de las adaptaciones que se pueden observar.

En cuanto a los cambios puntuados, agrega Maynard Smith, hasta en los dos casos de estudio más citados a favor de la teoría (Eldredge 1971 y Williamson 1981a) se encontraron poblaciones intermedias entre la especie ancestral y la descendiente. Y el caso de estudio más recientemente presentado, el de los trilobites de Peter Sheldon, prueba que el puntuacionismo "no es un patrón universal" en tanto que, en los ocho linajes estudiados, el número de costillas aumentó gradualmente, además de que ninguno

³⁶ Este juego de palabras entre *unpunctuated* y *unpuctured* había sido empleado ya, un año antes, por Dawkins (1986), en el capítulo de *The Blind Watchmaker* titulado *Puncturing punctuationalism*.

de los linajes experimentó un proceso de cladogénesis durante su evolución. Por lo que afirma:

I do not think that the attempt to explain morphological evolution by species selection can survive in the face of results of this kind. But there never was much sense in the idea anyway (p.516).

Sin embargo, y a pesar de cuestionar tanto la selección de especies como que la evolución se concentre en los eventos de especiación, termina concediendo que, con la estasis, es otra cosa. Aunque eso no justifica posiciones como las de Gould en 1980:

Stasis, however, is a different matter... Geneticists have tended to explain such stasis by normalizing selection for an unchanging optimum, and palaeontologists by developmental constraints: no doubt we shall continue to argue about their relative importance. But my own view, which will not be universally shared, is that we can forget about new paradigms and the death of neodarwinism (p.516).

Eldredge y Gould publicaron su respuesta en el número del 17 marzo de 1988, bajo el título de "Punctuated equilibrium prevails". Su réplica contiene una parte empírica y otra teórica. En la parte empírica, cuestionan las conclusiones de Sheldon, ya que de sus ocho linajes de trilobites, por lo menos uno muestra datos en zigzag, terminando en el mismo punto donde comenzó tres millones de años antes, y otros dos linajes muestran períodos de estabilidad separados por brincos, en medio de los cuales no hay formas intermedias (aunque en sus gráficas Sheldon unió ambos segmentos con una línea diagonal, implicando una transición gradual que en realidad no existió).

En el aspecto teórico, Eldredge y Gould señalan que tanto Sheldon como Maynard Smith buscan enfrentar los resultados del estudio sobre los trilobites con la estasis, sugiriendo que la estasis implica, necesariamente, que no se presenta ningún tipo de variación intrapoblacional o incluso geográfica (interpoblacional), cosa que ellos nunca han sostenido:

...such a caricature of our conception of stasis further implies a rigidly monolithic straight-jacketed lack of variation through the entire duration of a species-lineage. Yet, we have always acknowledged that such variation exists at any one time in a species' history. The

failure to convert this variation into substantial anagenetic changes is central to punctuated equilibria (Eldredge y Gould 1988, p.211).

Y esta incapacidad de las especies para concretar cambios sustanciales por anagénesis —a pesar de las variaciones que se presentan—, es el punto que Eldredge y Gould desean subrayar. El estudio de Sheldon, en el que al final de un período de tres millones de años se muestra un incremento neto de dos o tres costillas pigidales en los trilobites, difícilmente puede tener algo que ver con las grandes diferencias morfológicas que caracterizan el origen de los taxones por encima del nivel de especie, los cuales aparecen abruptamente en el registro fósil. Además, si se tomara la cantidad de cambio documentada por Sheldon como base para explicar el origen de los taxones de trilobites de alto rango, la simple extrapolación de esta tasa de cambio nos lleva a que se requeriría más de los 340 millones de años del rango total de duración de los trilobites, tan sólo para producir la diversidad alcanzada en el Ordovícico. Y es que las tasas de cambio anagenético son, de acuerdo a ellos, demasiado lentas como para dar cuenta de los patrones observables de diversificación.

Eldredge y Gould acusan a Sheldon y a Maynard Smith de pensar que la evidencia del equilibrio puntuado reside en encontrar cambios morfológicos bruscos dentro de la sucesión estratigráfica de un mismo linaje, cuando no es así. La evidencia reside en hallar un solapamiento estratigráfico entre dos taxones distintos, que han sido interpretados como ancestro-descendiente, donde el presunto ancestro persista por algún tiempo al lado de su descendiente putativo. En todo caso, el problema estará en comprender el origen de las diferencias entre ambas especies, punto en el que entra el modelo de especiación alopátrica.

En relación a la afirmación de Sheldon de que subdividir arbitrariamente un linaje en diferentes especies produce la impresión de un cambio puntuado, Eldredge y Gould le responden:

But of course we recognize that a naming system based on discrete entities will make any sequence look like a discontinuous array, and the debate has properly focused on the statistics of measured morphological change, not on published compendia of names. The evidence for punctuated equilibria is morphological, not nomenclatural (p.212).

En cuanto al intento de Maynard Smith de descalificar la selección de especies porque ésta no puede ser la responsable de las adaptaciones de los organismos —cosa

que nunca se ha sostenido en el equilibrio puntuado, como puede verificarse si se revisan las secciones 6.2 a la 6.4—, Eldredge y Gould aclaran que:

He [Maynard Smith] defines species selection as a causal theory of the origin and modification of organismal adaptation. Naturally, he has no trouble dismissing such an absurd postulate, saying that "there never was much sense in the idea anyway". Of course it makes no sense —stated this way. Maynard Smith seems not to realize that this characterization of species selection is entirely of his own making. Where discussions of our own (and colleagues), on species selection address patterns of organismal phenotypic evolution, our idea is that 'sorting' of species changes the spectrum of genetically based phenotypes available for the ongoing populating of ecosystems —and for further events in the genealogical history of life (p.212).

Y continúan diciendo que entienden que las adaptaciones morfológicas son propiedades de los organismos y que, por tanto, presumiblemente evolucionaron directamente al nivel del organismo. Sin embargo, los patrones de tamizado de la diversidad ocurren al nivel de las especies. La miopía del neodarwinismo tradicional estriba en asumir que tales temas al nivel de especies pueden ser extrapolados, directamente, de las adaptaciones al nivel del organismo y de las poblaciones. "Pero nosotros no creemos que el mundo contenga millones de especies de escarabajos, y sólo un puñado de poganóforos, simplemente porque los escarabajos representen un diseño adaptativo exitoso" (p.212). La propensión hacia la especiación y la resistencia a la extinción deben, también, de jugar un papel.

También aprovechan este artículo para introducir una nueva justificación de la estasis: no sólo se debe a las constricciones al desarrollo, también se debe a que los cambios en el medio ambiente derivan, casi siempre, en la búsqueda de nuevos hábitats para los que la especie ya se encuentra adaptada³⁷ (por lo que se eluden las presiones de selección que habría provocado el cambio ambiental).

Sin embargo, a pesar de las réplicas a Maynard Smith y a Sheldon, el tono empleado por Eldrege y Gould en este artículo es cuidadoso —a diferencia de los artículos de Gould de 1980 y 1982— y terminan de una manera más o menos conciliadora:

³⁷ Esta tesis no aparece en las publicaciones anteriores del equilibrio puntuado, pero a partir de este artículo será parte de la teoría, hasta llegar a ser presentada como una de las causas principales de la estasis para Eldredge —Gould, en cambio, seguiría dando prioridad a las constricciones genéticas— en dos de sus libros más recientes (ver Eldredge 1995, pp.78-81 y Eldredge 1999 pp.140-145).

We should realize, though, that we are all darwinians in our focus upon selective processes: but in taking the fundamental charge of science seriously, supporters of punctuated equilibria seek a deeper understanding than that already achieved (p.212).

A la semana siguiente Maynard Smith celebró la respuesta de Eldredge y Gould, en un ensayo titulado "Punctuation in perspective", donde se dice complacido de que los autores del equilibrio puntuado hayan abandonado la idea de la selección de especies como una causa significativa del cambio morfológico. Sin embargo, rechaza que se haya tratado de una caracterización inventada por él, y para ello cita un párrafo del artículo de Gould de 1980 donde señala que "las tendencias macroevolutivas no surgen de la transformación adaptativa gradual de las poblaciones, sino que usualmente surgen de un orden mayor de selección que opera con grupos de especies". Por consiguiente, dice Maynard Smith, se deduce que lo que determina el curso de la mayoría de las tendencias filogenéticas debe ser un proceso de selección en el que las especies son la unidad. Y estas "tendencias" *deben* ser morfológicas, ya que la morfología es todo, o casi todo, lo que se puede ver en el registro fósil.

Y con respecto a la descalificación que Eldredge y Gould hacen del estudio de Sheldon para ser tomado como ejemplo del modo en que surgen los taxones de rango superior, Maynard Smith hace notar que lo mismo podría aplicarse al estudio de Eldredge sobre los trilobites *Phacops rana* que sirvió de base para el equilibrio puntuado:

Eldredge and Gould suggest that the changes described by Sheldon are too small to shed much light on the origin of taxa above the species level. This may, or may not, be true, but it is an odd claim for Eldredge, at least, to make. In his book [Eldredge, 1985b] explaining the theory of punctuated equilibria, the only example discussed at any length is his own study of changes in the number of lenses in the eyes of trilobites. Why a change from 18 to 17 columns of lenses in the eye is relevant, whereas a change from 11 to 13 pygidial ribs is not, defeats me (Maynard Smith 1988, p.311).

Aunque, en justicia, debemos recordar que el estudio sobre la disminución de las lentes oculares en *P. rana* fue presentado por Eldredge (tanto en 1971 como en 1985b) como un ejemplo de que la especiación peripátrica —y no la anagénesis— había dado origen a las nuevas especies del linaje, y no como un ejemplo de surgimiento de taxones de rango superior al de especie.

Réplicas aparte, el nuevo ambiente de distensión es compartido por Maynard Smith, y así lo hace saber en la frase final de su ensayo, donde concede varios méritos a los puntuacionistas (aunque sin claudicar en el hecho de que no hay nada de lo que ellos proponen que no quepa en el neodarwinismo vigente):

I think there is much of importance in the writings of the punctuationists. Stasis is a real phenomenon, and a fascinating one. The suggestion that different rates of speciation and extinction—depending, perhaps, on differences in breeding systems, dispersal or degree of ecological specialization—have influenced patterns of diversity must surely be true, and it will be interesting to work out more of the details. But all this can sit very happily within the current neo-darwinist view. It seems, from the response to my article, that Eldredge and Gould now recognize this. Welcome back! (p.312).

Tres meses después, en julio de 1988, *Nature* publica una nueva réplica de Gould y Eldredge a Maynard Smith, titulada "Species selection: its range and power". En este artículo, Gould y Eldredge manifiestan que no han cambiado de opinión respecto a la selección de especies—aparentemente la nueva cordialidad está bien, pero no a costa de que parezca que están dando un paso atrás—; que ni ellos ni ningún otro paleontólogo que comparta la teoría, han pensado jamás que la selección de especies pueda explicar las complejas adaptaciones morfológicas. Para Gould y Eldredge la confusión ha derivado de un problema casi semántico (apreciación en la que me parece que tienen razón):

Maynard Smith's quotations simply illustrate a misunderstanding in the use of terms. The quotations all advocate species selection as a cause of palaeontological 'trends' and Maynard Smith has equated trends with complex adaptations. Not so. In our original paper on punctuated equilibrium we defined trends as "biostratigraphic character gradients"—the standard palaeontological usage. Most empirical trends in fossils are chronological gradients in simple characters, the most famous examples being trends toward increased body size expressed as Cope's rule (Gould y Eldredge 1988, p.19).

Pero, el admitir que la selección de especies no puede producir adaptaciones morfológicas complejas no significa que este proceso no sea importante para la evolución. Y así como los *genes egoístas* deben haber surgido por selección al nivel del gen, los grandes patrones de diversidad diferencial y sus fluctuaciones a lo largo del tiempo geológico han estado fuertemente influenciados por la selección al nivel de especies. Para

Gould y Eldredge, todo esto hace que la teoría jerárquica de la evolución resulte fascinante, ya que hay interacciones entre sus diferentes niveles, y así un fenómeno producido en un nivel puede impactar de manera importante en los demás. Por ello, un gradiente cronológicamente sostenido (es decir, una "tendencia evolutiva") puede ser producido como efecto de una causación a un nivel inferior: el de la selección de especies.

Gould y Eldredge terminan su artículo con un párrafo que expresa su optimismo respecto al futuro de una teoría jerárquica de la evolución:

Maynard Smith ends by welcoming us back to his conceptual edifice. But while he was out crusading for his castle, the building was growing. The darwinian ground floor is as vibrant as ever, but a wonderful basement has been added for gene and cell-lineage level selection –and a lovely attic for the level of species. The view from the top is puzzling, but endlessly fascinating (p.19).

Durante los siguientes cuatro años no aparecieron en *Nature* críticas importantes al equilibrio puntuado, por lo que en 1993, al cumplirse 21 años de la publicación inicial de 1972, Gould y Eldredge decidieron festejar la mayoría de edad de su teoría con un artículo titulado "Punctuated equilibrium comes of age", donde anuncian triunfalmente que su teoría es aceptada ya, por la mayoría de sus colegas, como una contribución importante a la teoría de la evolución:

Punctuated equilibrium has finally obtained an unambiguous majority –that is, our theory is now 21 years old. We also, with parental pride (and therefore, potential bias), believe that primary controversy has ceded to general comprehension and that punctuated equilibrium has been accepted by most of our colleagues (a more conventional sort of majority) as a valuable addition to evolutionary theory (Gould y Eldredge 1993).

Al menos para el caso de *Nature*, su fe en que la controversia estaba superada parece haberse confirmado. Hasta el momento, este artículo ha marcado el fin de la polémica en esta revista.

Sin embargo, muy pronto la controversia surgió de nuevo. Y esta vez a través de las páginas de una publicación no dedicada profesionalmente a la ciencia: el *New York Review of Books*.

7.3 La polémica en el *New York Review of Books*

Aunque ya retirado de la docencia, Maynard Smith ha seguido activo en sus publicaciones. El 14 de enero de 1993 apareció en el *New York Review of Books* (NYRB) un ensayo firmado por él que buscaba refutar a Gould en algunos puntos que éste último había expresado, tres meses antes, en una reseña sobre el libro de Helena Cronin, *The Ant and the Peacock*.

Gould había escrito que el libro de Cronin explicaba bien el comportamiento altruista en las hormigas, pero que su argumento fallaba si se buscaba comprender el altruismo de los humanos, y que "la cuestión clave que evoca el altruismo de las hormigas aún no ha sido resuelta". A lo que Maynard Smith le responde:

So why has the question not been resolved? It turns out that the failure is no more than this: the gene-centred argument cannot explain human altruism, which is often directed to non-relatives. Coming from anyone this argument would be odd, but from Gould it is astonishing. For years he has been inveighing against those who regard evolution as an inevitable progress culminating in man, and emphasizing the marvellous diversity of life. Now he tells us that a biological argument fails if it cannot fully explain some feature peculiar to humans. If so, I have wasted my life, and so, for the matter, has Gould. As it happens, I agree with him that there is more to the evolution of human altruism than kin selection: once a species has acquired language as a second method of passing information between generations, new mechanisms of change become possible. But to dismiss half of Cronin thesis on these grounds is ridiculous (Maynard Smith, NYRB, ene.14, 1993).

Aunque esta cita no tiene que ver con el equilibrio puntuado, he querido presentarla como un indicio de que la tregua a que habían llegado Gould y Maynard Smith, al final del debate en *Nature*, ya se había roto para principios de los años noventa. De hecho, la nueva polémica que surgió a través de estas reseñas evidencia un grado de antagonismo personal que difícilmente podía haberse mostrado en *Nature*. Esta vez, libres de los formalismos de una revista científica, los principales protagonistas de la

controversia del equilibrio puntuado pudieron expresarse más abiertamente, a través de las páginas del *New York Review of Books*.³⁸

En otra reseña, publicada el 30 de noviembre de 1995 (esta vez para comentar el libro de Daniel Dennet, *La peligrosa idea de Darwin*) Maynard Smith menciona:

Gould occupies a rather curious position, particularly on his side of the Atlantic. Because of the excellence of his essays, he has come to be seen by non-biologists as the preeminent evolutionary theorist. In contrast, the evolutionary biologists with whom I have discussed his work tend to see him as a man whose ideas are so confused as to be hardly worth bothering with, but as one who should not be publicly criticized because he is at least on our side against creationists. All this would not matter, were it not that he is giving non-biologists a largely false picture of the state of evolutionary theory (Maynard Smith, NYRB, nov.30, 1995).

Y después, con relación a la teoría del equilibrio puntuado:

The tale of punctuated equilibria is an odd one. Its factual basis, commonly reported by paleontologists, is that lineages often change rather rapidly. When the idea was first put forward by Gould and Niles Eldredge, it was presented as just what one would expect to see if the orthodox view, that species often arise by rapid evolution in small peripheral populations, is indeed accurate. If only they had left the argument there! Their paper would then have been seen as a useful extension of the picture given in *Tempo and Mode in Evolution* by Georges Gaylord Simpson, which was the Darwinian orthodoxy when I was a student. Sometimes, however, Gould appears to be saying that the changes, when they occurred, were not the result of natural selection, but of some other process –genetic revolutions, “hopeful monsters” (large mutational changes), or what you will. Since “sudden” in the fossil record means thousands of generations, there is no reason whatever for supposing any such thing (Maynard Smith, NYRB, nov.30, 1995).

Gould respondió a la primera acusación de Maynard Smith (dentro de un artículo que, en realidad, estaba dirigido a Dennett) en la edición del *New York Review of Books* del 12 de junio de 1997:

³⁸ Las intervenciones y reseñas que constituyeron esta controversia se pueden consultar en la página web del *New York Review of Books*, en la dirección electrónica: www.nybooks.com/archives/

...I resent Maynard Smith's pompous offer of grudging acceptance for my utility in fighting creationism. I did not do so to win entry into his circle of genuine professionals (for I think that we both hold honored union cards therein), but rather as a member of the larger scientific community, and as a small contribution to the continual struggle of people who cherish rationality...

Instead of responding Maynard Smith's attack against my integrity and scholarship, citing people unknown and with arguments unmentioned, let me, instead, merely remind him of the blatant inconsistency between his admirable past and lamentable present (Gould, NYRB, jun.12, 1997).

Pero esta última y lapidaria frase no fue, ni mucho menos, el final de la controversia en el *New York Review of Books*. La parte más aguda se dio en torno a la publicación de un nuevo libro del filósofo Daniel Dennett: *La peligrosa idea de Darwin*.

7.4 La controversia con Daniel Dennett

En *La peligrosa idea de Darwin* (Dennett 1995), hay una metáfora que unifica todo el texto: la selección natural actúa como una "grúa" que va construyendo los diseños adaptativos de los organismos (a veces construyendo nuevas grúas que, a su vez, construyen grúas mayores), sin necesidad de apelar a "ganchos celestes" (fuerzas teleológicas o metafísicas). La tesis principal del libro es que las adaptaciones surgen por medio de la selección natural que opera como un proceso algorítmico (es decir, una serie de reglas tan simples y precisas que pueden ser llevadas a cabo sin necesidad de un agente inteligente, y que siempre darán los mismos resultados).

Sin embargo, Dennett considera que hay críticos del neodarwinismo que simplemente no pueden concebir esta idea de que la evolución sea un proceso algorítmico y, por ello, preferirían invocar "ganchos celestes". Y, como un ejemplo destacado de este tipo de personajes, menciona a Gould. Para Dennett, en su búsqueda de ganchos celestes Gould ha hecho tres falsas alarmas de revoluciones en el darwinismo: con el equilibrio puntuado, con su concepto de las exaptaciones³⁹, y con la selección de especies.

³⁹ Este concepto fue propuesto por Gould, junto con Elisabeth Vrba, para denominar a todos aquellos caracteres que cumplen una función actual, distinta a la que tenían originalmente (Gould y Vrba 1981).

El capítulo X de *La peligrosa idea de Darwin* está dedicado por entero a Gould, y una de sus cuatro secciones se titula "Equilibrio puntuado: un monstruo prometedor". En ella, Dennett estructura su crítica a esta teoría con los siguientes argumentos:

En primer lugar, Dennett acusa a Gould y Eldredge de haber cambiado varias veces su pensamiento en torno a lo que es el equilibrio puntuado —punto en el cual coincide con otros autores, como vimos ya en la sección 6.5— y afirma que, aunque en un comienzo no pretendían presentar la teoría como un reto revolucionario, sino como una corrección conservadora de la ilusión a la que habían sucumbido los darwinistas ortodoxos (al pensar que la selección natural debía dejar una memoria física de fósiles que mostrara una multitud de formas intermedias), la intención de los autores después cambió:

...más tarde, alrededor de 1980, Gould decidió que el equilibrio puntuado, después de todo, era una idea revolucionaria, no una explicación de la ausencia de gradualismo en la memoria física de los fósiles, sino una refutación del propio gradualismo darwiniano. Esta declaración se anunció como revolucionaria y, en esta ocasión, en verdad lo era. Demasiado revolucionaria, fue abucheada con la ferocidad que el *establishment* reserva a los herejes... Gould dio marcha atrás enérgicamente, negando repetidas veces que él hubiera querido decir algo tan extravagante (Dennett 1995, p.466).

A continuación, Dennett se esfuerza en mostrar que el patrón puntuado es tan gradual como el que critican Eldredge y Gould, y que sólo es cuestión de la escala con que sea observado, como en la siguiente figura, donde el eje horizontal representa la magnitud del cambio morfológico y el eje vertical, el tiempo:

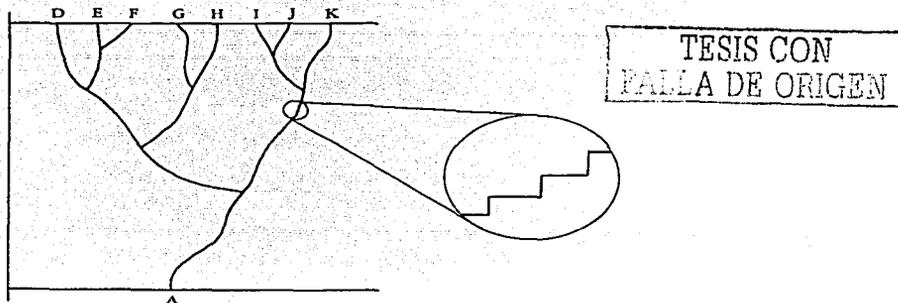


Figura 7.1 Los patrones gradual y puntuado (tomada de Dennett 1995).

Dennett sugiere, con el aumento que muestra de una sección, que sólo se trata de un problema de escala y que, por tanto, no hay nada de originalidad en la propuesta de Eldredge y Gould; que, finalmente, todo cambio evolutivo es gradual a una escala y puntuado a otra (sin embargo, Dennett no toca un punto crucial que han señalado Eldredge y Gould: que lo importante es la duración relativa de la estasis —mucho mayor— con respecto a los momentos en que sí se presentan cambios morfológicos).

Dennett también critica la propensión de Gould a reivindicar ideas o autores ya desechados, para después asociarlos ambigüamente con sus propias teorías:

Gould es un famoso defensor de desvalidos y de parias y ha deplorado el "ridículo ritual" (Gould 1982c) a que fue sometido Goldschmidt por la ortodoxia darwiniana. ¿Trataba Gould de rehabilitar a Goldschmidt? Sí y no. En "Return of the Hopeful Monster" [Gould, 1994a], Gould se queja de que "los defensores de la teoría sintética de Darwin dibujan una caricatura de las ideas de Goldschmidt, escogido como víctima propiciatoria"... A muchos biólogos les pareció que Gould estaba argumentando que el equilibrio puntuado era una teoría sobre la especiación inspirada en Goldschmidt, a través de la macromutación (p.473).

Para Dennett, la forma que Gould y Eldredge escogieron para desafiar el gradualismo no fue a través de un estimulante *no* gradualismo, sino diciendo que la evolución, cuando ocurre, era desde luego gradual, pero que la mayor parte del tiempo no era *ni siquiera* gradual, sino una estasis total. Dennett —y en esto coincide con Dawkins—, se da cuenta de que lo que Gould y Eldredge están desafiando es "la tesis de una velocidad constante" en la evolución, y se pregunta si alguna vez ha estado comprometida la ortodoxia neodarwiniana con la tesis de una velocidad constante en el proceso evolutivo. Dennett admite que no es difícil encontrar evidencia documentada en apoyo a la afirmación de que Darwin estaba comprometido con esta tesis de una velocidad constante, pero advierte que también hay un pasaje en el que Darwin expresa claramente el punto de vista opuesto, y que bien podría ser calificado como equilibrio puntuado (se trata de la cita de la 4ª. edición que ya hemos presentado en la p.5). Dice Dennett:

Gould ha proclamado la muerte del gradualismo, pero ¿no es él mismo un gradualista, aunque no esté comprometido con la "tesis de una velocidad constante" en la evolución?

Su negación de que su teoría proponga un "mecanismo violento", sugiere que sí es un gradualista (p.479).

En seguida, Dennett señala otra contradicción del argumento puntuacionista: Gould y Eldredge insisten en que el registro fósil apoya su tesis de que los cambios evolutivos, cuando se presentan, ocurren de manera sumamente rápida ("puntuaciones"). Sin embargo, el registro fósil lo único que puede probar es que hay períodos de estasis ("equilibrios"):

Pero quizá se le pueda dar un buen uso a *este* inconveniente: ¡quizás el desafío a la ortodoxia neodarwiniana no deba dirigirse a que no pueda explicar la puntuación, sino a que no pueda dar una explicación del equilibrio! Quizás el reto de Gould a la síntesis moderna del darwinismo deba ser que, después de todo, está comprometida con la tesis de una velocidad constante en el proceso evolutivo: que aunque Darwin no negó positivamente el equilibrio (aseguró que ocurría) no puede realmente explicar el equilibrio cuando éste tiene lugar, y tal equilibrio o estasis, puede argumentarse, es un modelo tan importante en el mundo que es necesario explicarlo. Ésta es, de hecho, la nueva dirección en la que Gould orienta su ataque contra la síntesis moderna darwiniana (p.480).

Pero, para Dennett, este camino elegido por Gould tiene problemas:

En primer lugar, hemos de evitar un error que es la imagen especular del error de Gould acerca del panadaptacionismo. No debemos caer en el error del "panequilibrio". No obstante lo sorprendente o "invasivo"⁴⁰ que resulte el modelo de la estasis, sabemos por adelantado que la mayoría de los *linajes* no exhiben estasis. Están lejos de ello... La mayoría de los linajes mueren pronto, sin tener nunca tiempo para establecer un período de estasis; sólo "vemos" una especie donde hay algo saliente y estable en el registro de los fósiles. El "descubrimiento" de que todas las especies exhiben estasis durante la mayor parte del tiempo es como el descubrimiento de que todas las sequías duran más de una semana... De este modo, dado que una pizca de estasis es una precondición para la identificación de una especie, el hecho de que todas las especies exhiban algún grado de estasis es simplemente verdad por definición (p.481).

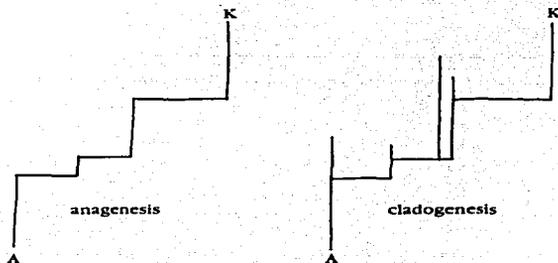
Este párrafo es un ejemplo del razonamiento retórico de Dennett: al mismo tiempo que descalifica, por trivial, el énfasis puntuacionista en la estasis, deja sin responder la

⁴⁰ Dennett está empleando los adjetivos que usaron Gould y Lewontin (1979) en su crítica al "panadaptacionismo".

responder la cuestión de por qué hay estasis. Y eso es lo que había que enfrentar para realmente descalificar a Gould y Eldredge: ¿por qué las *especies* muestran estasis durante la mayor parte de su existencia? Dennett nos dice que, porque si no la mostraran "una pizca", no tendrían oportunidad de ser preservadas por el registro fósil, y ya antes nos ha dicho que la mayoría de los *linajes* no exhiben estasis. Se trata de un truco doble: la estasis de que habla el equilibrio puntuado no es *una pizca* en el rango de vida de las especies, sino la mayor parte (incluso cuando se han presentado cambios en el medio ambiente durante ese tiempo), y las que no cambian producto de la estasis son *las especies*, no *los linajes*. Al equiparar los términos especie y linaje en su texto, Dennett esconde el hecho de que, según la teoría del equilibrio puntuado, las especies –vistas en su conjunto– pueden exhibir estasis durante toda su duración, y al mismo tiempo puede haber linajes en continua transformación (merced a eventos de especiación peripátricos, que van dando origen a nuevas especies dentro de un mismo linaje).

Pero éste no es el único caso en que Dennett sobresimplifica una tesis del equilibrio puntuado para, en seguida, demostrar que no puede ser cierta. Un poco más adelante, después de asentar que los equilibrios y las puntuaciones no representan ningún reto teórico para el neodarwinismo, dice:

Sin embargo, Gould ha entrevisto otra revolución oculta en el equilibrio puntuado. Puede ser que los pasos horizontales de la puntuación no sean precisamente (relativamente) pasos rápidos en el terreno del diseño; puede que lo importante sea que se trate de pasos hacia la *especiación* (p.484).



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 7.2 Anagénesis y cladogénesis puntuadas (tomada de Dennett 1995).

Entonces Dennett presenta la figura 7.2, afirmando que el caso ilustrado a la izquierda correspondería a una única especie que evoluciona por anagénesis, si bien con un patrón de rápidos períodos de cambio puntuados por largos períodos de estasis, mientras que el caso de la derecha corresponde a un patrón puntuado, pero en el supuesto de cladogénesis.

El recurso retórico de esta ilustración es mostrar un híbrido entre anagénesis y puntuacionismo, pero esto le sirve a Dennett para igualar la circunstancia del patrón puntuado, y sólo tener como variable el hecho de que en el primer caso no hay multiplicación de especies y en el segundo sí. Sin embargo, los movimientos a la derecha (hacia el punto K), es decir, en el espacio del cambio morfológico, son iguales en ambos casos, a pesar de que:

Gould sostiene que la tendencia hacia la derecha en los dos casos tendría una explicación diferente, pero ¿cómo puede ser verdad?... la especiación es un acontecimiento que sólo puede identificarse retrospectivamente. Nada de lo que sucede durante los *movimientos laterales* puede distinguir un proceso de anagénesis de uno de cladogénesis (p.485).

Y para probar este punto, Dennett presenta una nueva figura, donde ocurre un proceso de especiación incipiente que, poco después, no deja huella en el registro fósil:

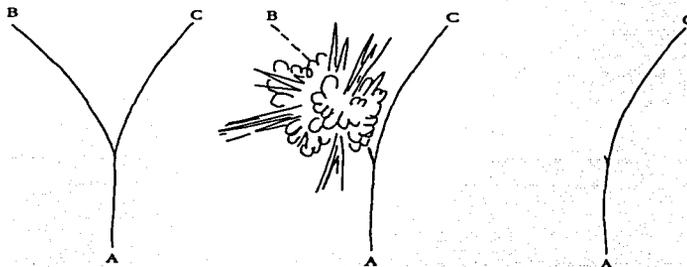


Figura 7.3 ¿Cladogénesis o anagénesis? (tomada de Dennett 1995).

Como puede observarse en este caso hipotético, en la representación del extremo izquierdo la especie paterna A se divide en las especies hijas B y C. Ahora Dennett nos pide suponer que, cuando apenas estaba iniciando su aparición, la especie B es borrada por algún proceso catastrófico (un meteorito, un maremoto, una sequía, lo que sea), de tal

modo que sólo sobrevive la especie C, con lo cual observaríamos en el registro fósil solamente el caso que se muestra en el extremo derecho. Es decir, estuvimos frente a un caso de cladogénesis, pero el registro fósil nos mostraría un caso de anagénesis. Y es que, según esta representación de Dennett, no hay diferencia alguna entre los procesos de especiación que ocurren en ambos modos. Por consiguiente, Gould y Eldredge se equivocan al sostener que las transformaciones que dan origen a la especiación son, en esencia, diferentes a aquellas que dan origen a los cambios anagenéticos.

En mi opinión, me parece que Dennett tiene razón dentro de los términos –y las representaciones gráficas– que está manejando, pero pasa por alto la circunstancia esencial que proponen Eldredge y Gould: que la especiación es un evento alopátrico, y que sólo ocurre en poblaciones pequeñas, circunstancias ambas que favorecen una reorganización del genotipo (una superación de la cohesión genotípica de la especie). Si no se incorpora al análisis el elemento alopátrico, así como la necesidad de reducir el tamaño del fondo (*pool*) de genes para lograr la especiación, entonces se está eludiendo la misma circunstancia que fundamenta el modelo del equilibrio puntuado.

Más adelante, Dennett enfrenta el planteamiento de la selección de especies, es decir, de la implicación macroevolutiva del equilibrio puntuado:

La versión de Gould (1982a) de esta idea es que la especie completa no se revisa por un rediseño, pieza por pieza, de sus miembros individuales; las especies son cosas inmodificables y bastante quebradizas; las desviaciones en el espacio del diseño suceden (¿ampliamente?, ¿a menudo?, ¿siempre?) a través de la extinción y el nacimiento de las especies (p.488).

Esta interpretación inadecuada sobre lo que hace la selección de especies (creer que es la selección de especies, y no la individual, la que produce las adaptaciones), coincide con la que hizo Maynard Smith en 1987 (ver p.145), sin embargo, recordemos que Eldredge y Gould nunca han propuesto algo así –ver su respuesta a Maynard Smith sobre este punto, en la p.148– sino, tan sólo, que la selección de especies cambia el patrón de diversidad de los ecosistemas y la base de especies sobre la que ocurrirán los eventos posteriores de la evolución.

En todo caso, Dennett sí acepta que un proceso como el de la selección de especies significa aplicar la idea de Darwin a un nivel diferente, y se muestra más

receptivo a las implicaciones de esta idea que hacia el resto de las propuestas del equilibrio puntuado:

En efecto, Gould está proponiendo una nueva aplicación de esta idea fundamental de Darwin; no creamos que la evolución *hace ajustes* sobre linajes existentes; la evolución *elimina* linajes completos y permite prosperar a otros... En lugar de dirigir la atención a la pérdida de genes, o a la muerte diferencial de genotipos concretos dentro de una población, se trataría de observar el ritmo de la extinción diferencial de especies completas y el "nacimiento" diferencial de especies; el ritmo con el cual un linaje pueda originar, por especiación, especies hijas...

Puede ser verdad que la mejor vía para contemplar el patrón macroevolucionario a largo plazo sea la de comprobar las diferencias en la "fecundidad del linaje", en lugar de observar la transformación de los linajes individuales. Esta es una propuesta poderosa que merece tomarse en serio, aunque no refuta ni suplanta el gradualismo (pp.489-490).

Pero, a continuación, Dennett parece no reconocer la propuesta puntuacionista de que los eventos macroevolutivos (como la selección de especies) no pueden explicarse únicamente con procesos microevolutivos:

Después de todo, el modo según el cual los nuevos linajes entran en escena como candidatos para la selección de especies es por la mutación gradualista estándar, a menos que Dios desee abrazar monstruos prometedores. De este modo, Gould puede haber contribuido a descubrir una nueva grúa, si esto es lo que resulta ser: un mecanismo de innovación de diseño, construido a partir de mecanismos ortodoxos y de tipo estándar (pp.490-491).

Y, para finalizar su análisis del equilibrio puntuado, Dennett regresa a su metáfora de las grúas naturales y los ganchos celestes, con el objeto de descalificar a Gould:

Sin embargo, dado que mi diagnóstico es que Gould ha estado todo el tiempo esperando encontrar ganchos celestes y no grúas, cabe predecir que continuará buscando. ¿Puede haber, quizás, algo más acerca de la especiación que sea tan especial que no pueda ser manejado por el neodarwinismo? (p.491).

Gould respondió de manera fulminante a estas críticas de Dennett en la edición del *New York Review of Books* del 12 de junio de 1997, en un ensayo titulado "Darwinian

Fundamentalism", donde comienza emprendiéndola contra todo el grupo que identificaba como opositor:

A movement of strict constructionism, a self-styled form of Darwinian fundamentalism, has risen to some prominence in a variety of fields, from the English biological heartland of John Maynard Smith to the uncompromising ideology (albeit in graceful prose) of his compatriot Richard Dawkins, to the equally narrow and more ponderous writing of the American philosopher Daniel Dennett... Amid the variety of their subject matter, the ultra-Darwinists share a conviction that natural selection regulates everything of any importance in evolution, and that adaptation emerges as a universal result and ultimate test of selection's ubiquity (Gould, NYRB, jun.12, 1997).

Y un poco más adelante, ya específicamente con respecto al libro de Dennett:

Daniel Dennett's 1995 book, *Darwin's Dangerous Idea*, presents itself as the ultras' philosophical manifesto of pure adaptationism. Dennett explains the strict adaptationist view well enough, but he defends a miserly and blinkered picture of evolution in assuming that all important phenomena can be explained thereby. His limited and superficial book reads like a caricature of a caricature –for if Richard Dawkins has trivialized Darwin's richness by adhering to the strictest form of adaptationist argument in a maximally reductionist mode, then Dennett, as Dawkins's publicist, manages to convert an already vitiated and improbable account into an even more simplistic and uncompromising doctrine (Gould, NYRB, jun.12, 1997).

Respecto a la acusación de Dennett de que intentaba restarle toda importancia a la selección natural con su crítica al panadaptacionismo, Gould replica:

If we can interpret all relevant attributes of organisms as adaptations for reproductive success, then we may infer that natural selection has been the cause of evolutionary change. This strategy of research –the so-called adaptationist program– is the heart of Darwinian biology, and the fervent, singular credo of the ultras...

I do not deny that natural selection has helped us to explain phenomena at scales very distant from individual organisms, from the behavior of an ant colony to the survival of a redwood forest. But selection cannot suffice as a full explanation for many aspects of evolution; for other types and styles of causes become relevant, or even prevalent, in domains both far above and far below the traditional Darwinian locus of the organism...

At minimum, in explaining evolutionary pathways through time, the constraints imposed by history rise to equal prominence with the immediate advantages of adaptation (Gould, NYRB, jun.12, 1997).

Y respondiendo a la crítica de Dennett al equilibrio puntuado y a su consecuencia macroevolutiva, la selección de especies, Gould explica una vez más:

...the pattern known as punctuated equilibrium –requires that long-term evolutionary trends be explained as the distinctive success of some species versus others, and not as a gradual accumulation of adaptations generated by organisms within continuously evolving population. A trend may be set by high rates of branching in certain species within a larger group. But individual organisms do not branch; only populations do –and the causes of population's branching can rarely be reduced to the adaptive improvement of its individuals (Gould, NYRB, jun.12, 1997).

Luego, Gould retoma la metáfora de Dennett de las grúas, pero esta vez a favor de su propia convicción sobre la necesidad de una teoría evolutiva más plural:

May I suggest that the platform of evolutionary explanation houses an assortment of basic cranes, all helping to build the edifice of life's history in its full grandeur (not only the architecture of well-engineered organisms). Natural selection may be the biggest crane with the largest set of auxiliaries, but Kimura's theory of neutralism is also a crane, so is punctuated equilibrium; so is the channelling of evolutionary change by developmental constraints (Gould, NYRB, jun.12, 1997).

En la edición del *New York Review of Books* de dos semanas después, Gould continuó con su contraataque a Dennett en un ensayo titulado "Evolution: The Pleasures of Pluralism", donde afirma:

Since Dennett shows so little understanding of evolutionary theory beyond natural selection, his critique of my work amounts to little more than sniping at false targets of his own construction. He never deals with my ideas as such, but proceeds by hint, innuendo, false attribution, and error (Gould, NYRB, jun.26, 1997).

En este nuevo artículo, Gould añade nuevas réplicas a la crítica de Dennett al equilibrio puntuado. En primer lugar, a su acusación de que, al rechazar el gradualismo, la teoría puntuacionista ponía en entredicho lo que hasta ahora se sabe de genética:

Punctuated equilibrium does not challenge accepted genetic ideas about the rates at which species emerge (for the geological "moment" of a single rock layer may represent many thousand years of accumulation). But the theory does contravene conventional Darwinian expectations for gradual change over geological periods, and does suggest a substantial revision of standard views about the causes of long-term evolutionary trends (Gould, NYRB, jun.26, 1997).

Asimismo, Gould rebate a Dennett las acusaciones de que el equilibrio puntuado haya querido representar una "revolución" en el pensamiento evolutivo, que la teoría haya cambiado continuamente a lo largo del tiempo y, sobre todo, que se trate de una teoría saltacionista:

Dennett account of punctuated equilibrium is a farrago of false charges, finally capped on the last page by a grudging glimmer of understanding that the theory might be trying to say something interesting and new after all. We first learn that "Gould has several times changed his mind about just what he and Eldredge were claiming." We have, of course, often altered and expanded the theory in recognizing further implications and dropping untenable corollaries—as any active and interesting formulation of a scientific theory must continually do. The basic principles, however, remained intact and have, I believe, gained strength. But Dennett cares little about this method of scientific work; he is only interested in charging me with flimflam and backpedaling.

In particular, he claims that we turned the theory into a phony revolutionary claim for abrupt, or "saltational", non-Darwinian change, i.e., the sudden transformation of one ancestral species into another of markedly different form. Of course, Dennett cannot quote us on this—because we never said such a thing (Gould, NYRB, jun.26, 1997).

Dennett respondió, a su vez, en otro ensayo publicado por el *New York Review of Books* del 14 de agosto de 1997, y titulado "Darwinian Fundamentalism: An Exchange", en el cual acusa a Gould de quejarse injustamente de haber sido malinterpretado en su libro, cuando él mismo, Dennett, envió los borradores a Gould para su revisión e incluso pidió reunirse con él (cosa que ocurrió en el verano de 1994) para revisar, conjuntamente, las

objeciones y críticas a sus teorías que Dennett planeaba publicar y, así, estar seguro de no haber cometido malas interpretaciones.

Después de esta explicación, Dennett rechaza que tenga sentido alguno la etiqueta de "darwinista fundamentalista" que Gould le ha pegado y considera que el adaptacionismo estricto de que habla Gould sólo existe en su imaginación:

Let me say a word about "Darwinian fundamentalism". Nonsense. I do not espouse the preposterous views Gould attributes to this mythic creed. Gould labors to create a caricature of the "strict" adaptationist, a type that occurs nowhere in nature and is explicitly disavowed, at length, by me... (Dennett, NYRB, ago.14, 1997).

Dennett insiste en que la teoría del equilibrio puntuado ha sido presentada de una manera saltacionista, y como prueba de ello pide al lector remitirse al artículo de Gould (1980) "Is a new and general theory of evolution emerging?"

Y termina su ensayo lamentando el enfrentamiento entre ambos, pero insistiendo en que las posiciones de Gould no sólo son inadecuadas, sino que también han malinformado a sus lectores:

I am sorry it has come to this. In my discussions with Gould over the years, I have tried hard to get him stop misrepresenting the works that he disapproved of, to clarify his position, and to disavow the misconstruals of evolutionary theory that are so often expressed by non-biologists citing him as their authority...

I will not respond further to Gould's charges, trusting that readers will take him up on his challenge: "If you think I am being simplistic or unfair to Dennett in this characterization, read his book..." Do, please; see for yourself; that's the scientific way. John Maynard Smith praises my book; Stephen Jay Gould attacks it. They are both authorities, but they can't both be right, can they? (Dennett, NYRB, ago.14, 1997).

Pero, aparentemente, a Gould no le agradó esta oferta de ya no responder a posteriores ataques y, ante la imposibilidad de continuar el debate, quiso al menos tener la última palabra. Así que cerró la controversia con una última intervención, publicada en la misma edición del *New York Review of Books*, en la cual ridiculiza el escaso contenido que él percibe en la respuesta que le dio Dennett:

Dennett singularly contentless commentary reminded me of this motto and its corollary, "When you have nothing to say, say it louder"... I knew that Dennett would reply, but I expected some attempt at refutation. Instead, he offers absolutely no intellectual response to any of my critiques. (Dare I conclude that he cannot answer them?) He only avers that he can support a false claim he has made about punctuated equilibrium with a bevy of quotations that he didn't bother to use. But I would assume that he cited the "best" quotes in his book, and I did show conclusively that he misread the key item in a totally backwards manner...

Finally, however, I am simply amazed that Dennett had no more to say in his defense than, "Let me say a word about 'Darwinian fundamentalism'. Nonsense." (Gould, NYRB, ago.14, 1997).

7.5 Las posiciones del neodarwinismo ortodoxo: John Maynard Smith, George C. Williams y Richard Dawkins

Las principales intervenciones de John Maynard Smith en la controversia en torno al equilibrio puntuado son las que llevó a cabo —y que hemos reseñado más arriba— en las páginas de *Nature* y del *New York Review of Books*. Por consiguiente, en esta sección sólo presentaremos un breve recuento de sus posiciones.

Maynard Smith coincide con los puntuacionistas en que la evolución procede a tasas de cambio muy distintas en diferentes momentos (aunque no considera que esto sea, en absoluto, un descubrimiento, sino algo ya incorporado a la síntesis moderna desde Simpson). No está de acuerdo, sin embargo, en que cuando ocurren cambios rápidos éstos estén asociados, necesariamente, con los momentos de cladogénesis.

La mayor aportación que Maynard Smith reconoce al equilibrio puntuado es haber subrayado la necesidad de buscar explicaciones para la estasis ("un fenómeno que clama por una explicación"). Con respecto al reclamo puntuacionista de una visión jerárquica de la evolución —como vimos en la p.140— declara que no tiene ningún problema con esta idea, siempre que el término de selección de especies se reserve a los aspectos de selección que derivan de propiedades de las especies, no de los individuos.

En contraposición a los intentos de Gould, Eldredge y otros autores (como Lewontin y Vrba) de disminuirle importancia a las adaptaciones, Maynard Smith es claro en que la selección natural, actuando al nivel del organismo individual, es el principal mecanismo de la evolución. A diferencia de Gould y Williamson, él no ve la necesidad de

acudir a las constricciones al desarrollo para explicar las principales transformaciones morfológicas.

En cuanto al empleo del término "gradualismo" en contraposición al de cambios puntuados, subraya que en el fondo todos los cambios puntuados también son graduales y que, en los estudios que apoyan cada modelo, siempre se han presentado poblaciones intermedias entre la especie ancestral y la descendiente.

Finalmente, concede a los puntuacionistas los méritos de haber subrayado la importancia de la estasis y de cómo las diferentes tasas de especiación y extinción de las especies han influenciado el patrón de diversidad en cada época. Pero, insiste, todo esto encaja perfectamente en la visión neodarwinista de la evolución.

Veamos ahora el caso de George C. Williams, del Departamento de Ecología y Evolución de la Universidad Estatal de Nueva York, y quien es identificado por los propios Gould (2002) y Eldredge (1995) como uno de sus principales oponentes, a pesar de que Williams se mantuvo al margen de las polémicas en las páginas de *Nature* y del *New York Review of Books*. Sin embargo, Gould y Eldredge identifican a Williams dentro del grupo de los defensores a ultranza de la selección natural, junto a Maynard Smith y a Richard Dawkins. Además, Williams (1966) y Dawkins (1976) fueron los pioneros en enfocar la selección natural al nivel de los genes, un enfoque rechazado por los puntuacionistas⁴¹. Probablemente por esto, más que por sus críticas al equilibrio puntuado, lo han etiquetado como perteneciente al grupo de los *ultradarwinistas* (Eldredge 1995).

En el caso de Williams, en realidad no hay una serie de escritos dirigidos explícitamente a exponer su posición sobre el equilibrio puntuado. Sin embargo, es posible conocer su opinión respecto a algunos de sus planteamientos en varios pasajes de su libro de 1992: *Natural Selection. Domains, Levels, and Challenges*.

Como primer punto, Williams afirma que resulta innegable que las tasas de evolución son "inmensamente variables" y que, en términos generales, parecen ser normalmente mucho más lentas de lo que cabría esperar a partir de la rápida plasticidad que exhiben las especies domésticas sujetas a selección artificial. En segundo lugar, dice

⁴¹ En el NYRB del 12 de junio de 1997, Gould escribía sobre este enfoque: "...Richard Dawkins would narrow the focus of explanation even one step further –to genes struggling for reproductive success within passive bodies (organisms) under the control of genes –a hyper-Darwinian idea that I regard as a logically flawed and basically foolish caricature of Darwin's genuinely radical intent." Maynard Smith, en cambio, ha reconocido esta idea como una gran contribución. En el NYRB del 30 de noviembre de 1995 comenta: "According to this view, evolution is a necessary consequence of the existence of replicating entities: in biology, those entities are genes, but the principle holds for any kind of replicators. I have thought for some time that Dawkins and Williams have made a more fruitful contribution to philosophy than most philosophers."

estar seguro de que los cambios ambientales rápidos suelen disparar eventos de rápida evolución, así como situaciones de alto estrés que pueden derivar en la extinción de algunas especies. Por consiguiente, es de esperarse que tanto los cambios morfológicos rápidos (incluso aparentemente instantáneos en el tiempo geológico), como la extinción de algunas especies y los eventos de cladogénesis, aparezcan con mucha frecuencia asociados en la historia de la vida. En este sentido, resulta inevitable que cambios evolutivos rápidos aparezcan asociados con eventos de cladogénesis, sin embargo, "no hay nada en este proceso que haga que la evolución rápida y los principales cambios macroevolutivos dependan de la cladogénesis" (Williams 1992, p.54).

Williams se muestra escéptico de que el registro fósil muestre realmente un patrón puntuado de cambio (y cita a su favor a Gingerich 1978), por lo que afirma, categórico:

There are two possible resolutions to the conflict between the punctuated equilibrium interpretation of the fossil record and the gradualist pattern of contemporary variation and biogeography. Either speciation and other evolutionary processes are quite different in all major groups today from what they were from the Cambrian to late Pleistocene, or the appearance of punctuated equilibria in the fossil record is misleading (Williams 1992, p.126).

En cuanto al modelo de especiación peripátrica en que se apoya el equilibrio puntuado, Williams dice que tendría sentido si de veras fueran necesarias revoluciones genéticas para que evolucionaran las nuevas adaptaciones, necesarias para los nuevos nichos ecológicos de las áreas periféricas. No obstante:

Since we now know... that radically different morphologies and ecological niches can be found within species, and even within single populations, the peripheral-isolate theory would seem to be of little use. Recent theoretical work suggests that small peripheral populations would not be specially adept at rapid evolution into new niches (p.126).

Sin embargo, Williams aclara que sus reservas para con el modelo puntuado y la teoría de especiación peripátrica no abarcan a la estasis. Al igual que Maynard Smith, considera que la estasis es un fenómeno importante que merece explicación.

Pero, así como no acepta la plausibilidad de una cohesión del genotipo, rechaza la explicación propuesta por Eldredge de que la estasis se deba al traslado que efectúan las especies cuando su medio ambiente original ha sufrido alteraciones. Así, cuando

Eldredge (1989) propone que los cambios climáticos del Pleistoceno hicieron que los organismos adaptados a la tundra fueran retrocediendo en Norteamérica y Eurasia hacia el ártico (o hacia arriba, en las montañas), siguiendo la retirada de la glaciación, y que así evitaron las presiones de selección que los hubieran llevado a cambiar (o a la extinción), Williams expresa sus dudas:

Unfortunately this fable will not bear close examination. The physical environments of arctic and alpine tundras differ in many ways from each other and from the mid-latitude, low-altitude tundras of the Pleistocene. They differ in seasonal and diel photoperiod and seasonal amplitude of insolation, in magnitude and seasonal distribution of snowfall and rainfall and associated soil moisture, in partial pressures of oxygen and other gases. Even these few environmental differences imply different selection pressures now from those prevailed 15,000 years ago.

[But] The physical changes are probably of minor importance compared to biological differences in community composition. The shifting climatic zones of recent millennia were not followed by shifting distributions of intact communities... Late Pleistocene climatic shifts may have been faster than some species could move into newly favorable regions... It seems unlikely that the community composition of a particular time and place could be closely matched anywhere after a major climatic shift (p. 130).

Entonces, ¿cómo explicar los largos periodos de estasis que exhiben muchas especies? Si el traslado no es una buena explicación, y si "no es cierto que las especies posean una cohesión genotípica o del desarrollo que resista las presiones selectivas del momento" (p.132), ¿qué opciones quedan? Williams piensa que lo que ha venido sucediendo, simplemente, es que el registro fósil no puede capturar el suficiente detalle de los cambios filogenéticos de corto plazo, y entonces propone, como posible explicación de la *estasis taxonómica*, lo que él mismo ha llamado una "hipótesis desesperada".

Según esta hipótesis, lo que puede aparecer en el registro fósil como una estasis completa esconde, en realidad, una continua variabilidad que no aparece registrada por el hecho de haberse dado más bien en forma de *racimo* que en forma de árbol: es decir, las variaciones morfológicas pueden haberse presentado constantemente, pero sin alejarse nunca demasiado de la forma ancestral, la cual resulta mucho más constante a lo largo del tiempo geológico por haber estado sujeta a una *selección normalizadora de clado*. Así, cada nueva variante tendría periodos de vida geológicamente tan cortos que sus representantes no quedarían conservados en el registro fósil, y lo que veríamos serían sólo

los fósiles de la forma ancestral, favorecida por la selección de clado. Esto produciría una apariencia de estasis completa e, inclusive, de eventos de evolución puntuada.

Por consiguiente, con esta hipótesis lo que Williams está proponiendo es que lo que está detrás del fenómeno de la estasis no es una verdadera ausencia de cambios evolutivos, sino una tendencia a que, dentro de un gran número de variedades, prevalezca la forma ancestral debido a la presión normalizadora de la selección de clado. Se trata de la prevalencia de la forma ancestral *a pesar* –y no *en ausencia*, como sería para los puntuacionistas– de las variaciones morfológicas producidas.

El siguiente autor calificado de *ultradarwinista* por los puntuacionistas es Richard Dawkins. De hecho, es visto como el más ultradarwinista de todos, a raíz de la publicación de su libro *El gen egoísta* (1976). La crítica de Dawkins al equilibrio puntuado se encuentra en el artículo de *Nature* que hemos visto más arriba (p.143), en el capítulo 6 de *The Extended Phenotype* (1982) y, sobre todo, en el capítulo 9 de *The Blind Watchmaker* (1986), cuyo título, "Puncturing punctuationism", anuncia ya su intención de "desinflar" dicha teoría.

El primer paso en la argumentación de Dawkins es demostrar que Eldredge y Gould han creado un *hombre de paja* ("el gradualismo filético") al que después les resulta muy fácil criticar, por lo absurdo de los planteamientos que le han colgado. Para conseguir esto, Dawkins emplea una analogía: el cruce del Sinaí por los israelitas, que tardó cuarenta años. Dado que la distancia a recorrer era de sólo 320 kilómetros, esto nos daría que los israelitas habrían avanzado –si suponemos un gradualismo filético para su marcha– a la absurda velocidad de veinte metros por día. Sólo que nadie cree, en realidad, que los israelitas hayan movido sus tiendas veinte metros cada día, todos los días, durante cuarenta años. Esa imagen es absurda, y es la misma imagen que Eldredge y Gould han construido del gradualismo: una transformación muy lenta, continua y a una misma tasa de cambio.

Y a partir de esa caricatura del gradualismo, Eldredge y Gould se presentarían ahora para ofrecernos una imagen revolucionaria: los israelitas, en realidad, permanecieron la mayor parte del tiempo en estasis, acampando, a menudo, años en un mismo sitio. Después se movían con bastante rapidez hasta un nuevo lugar, donde acampaban de nuevo por varios años. Por consiguiente, su progreso hacia la tierra prometida, en lugar de ser gradual y continuo, estuvo marcado por largos periodos de estasis, interrumpidos por breves eventos de movimientos rápidos. Y esta teoría es tan

revolucionaria que termina con la ortodoxia de los historiadores del pasado y, por fin, permite entender qué fue lo que realmente ocurrió.

Para Dawkins, eso es la teoría del equilibrio puntuado: una teoría que no dice nada nuevo, pero a la que se presenta como original —e incluso revolucionaria— para ofrecerla en contraposición de un “gradualismo filético” absurdo, que ha sido construido sólo para después criticarlo.

Si llevamos la caricatura del gradualismo a su conclusión lógica, del mismo modo que calculamos la velocidad media de los israelitas en 20 metros por día, así también podríamos calcular el ritmo medio de alargamiento de las patas en la línea evolutiva de descendientes entre A y C. Si, digamos, A vivió 20 millones de años antes que C (para hacer que esto encaje vagamente en la realidad, el miembro más primitivo de la familia de los caballos, el *Hyracotherium*, vivió hace unos 50 millones de años, y tenía el tamaño de un perro Terrier), tenemos un ritmo de crecimiento evolutivo de 50 centímetros cada 20 millones de años, o una millonésima de centímetro por año. Ahora, la caricatura del gradualista se supone que cree que las patas crecen de una manera continua, a lo largo de generaciones, con este ritmo tan lento: digamos 4 millonésimas de centímetro por generación, si asumimos un tiempo de generación como el del caballo, de alrededor de 4 años. El gradualista se supone que cree que, a través de todos estos millones de generaciones, los individuos con patas cuatro millonésimas de centímetro más largas que la media tenían una ventaja sobre los individuos con una longitud media. Creer esto es como creer que los israelitas recorrieron 20 metros cada día a través del desierto (Dawkins 1986, p.227).⁴²

Dawkins recuerda que la teoría de la especiación geográfica fue incorporada por Ernst Mayr a la nueva síntesis y que, en ese sentido, el único mérito de Eldredge y Gould fue el preguntarse: ¿qué se supone que deberíamos observar en el registro fósil bajo el supuesto de especiación peripátrica? De hecho, ya que la teoría fue presentada como una *continuación* de la síntesis moderna, Dawkins no comprende por qué luego se la intentó presentar como una teoría alterna.

Desde su punto de vista, los autores del equilibrio puntuado pudieron haber presentado su teoría de una manera más modesta, alegando que la aplicación de la teoría de especiación peripátrica a la paleontología permitía comprender mejor por qué el

⁴² Existe una traducción al español de *El relojero ciego*, publicada por Ed. Labor, de Barcelona, en 1988. Sin embargo, esta versión presenta numerosos errores de traducción en los términos clave del puntuacionismo, razón por la cual he cotejado todas las citas con el texto original en inglés, que es al que me refiero en los números de páginas.

registro fósil no mostraba las formas intermedias que Darwin buscaba, y diciendo, por ejemplo, algo así como que:

...esto es, en parte, porque la evolución tuvo lugar en un sitio diferente de donde encontramos la mayor parte de nuestros fósiles; y en parte, porque incluso si tenemos la suerte de excavar en una de las pequeñas áreas remotas donde transcurrieron la mayoría de los cambios evolutivos, estos cambios (aunque graduales) ocuparían un lapso de tiempo tan corto que necesitaríamos un registro fósil extra rico para seguir su pista.

Pero no, en lugar de esto, escogieron, especialmente en sus últimos escritos, seguidos con avidez por los periodistas, vender sus ideas como radicalmente *opuestas* a las de Darwin y a la síntesis neodarwinista. Lo hicieron subrayando el "gradualismo" de la visión darwinista de la evolución como opuesta al súbito, desigual y esporádico "puntuacionismo" propio (p.241).

A continuación, Dawkins muestra que, en realidad, los autores puntuacionistas son tan gradualistas como cualquier neodarwinista, ya que no aceptan que las especies se transformen de una generación a otra por macromutaciones, ni que puedan ocurrir verdaderos saltos en la evolución. Pero, si ellos son gradualistas en esos sentidos, ¿por qué critican el gradualismo en sus escritos? Para Dawkins, la respuesta yace en las dos diferentes acepciones que puede tener el término *gradualista*: uno es el empleado por Darwin, es decir, gradual como opuesto a saltacionista, y el otro el de gradual como equivalente a velocidad constante. Es evidente que los puntuacionistas critican el gradualismo pensando en el segundo significado; pero tanto Darwin como los neodarwinistas actuales no se referían al término en esta segunda acepción, sino en la primera.

La verdadera novedad que Dawkins percibe en el equilibrio puntuado está en el tratamiento que esta teoría le da al fenómeno de la estasis:

Este énfasis en la estasis puede encontrarse de una forma menos exagerada en la teoría de la especiación de Mayr... Los defensores del equilibrio puntuado tomaron esta sugerencia de Mayr, y la exageraron dentro de la creencia firme de que la 'estasis', o la ausencia de cambios evolutivos, es la norma para una especie. Creen que hay fuerzas genéticas en las grandes poblaciones que se resisten activamente a los cambios evolutivos. Para ellos, los cambios evolutivos constituyen un suceso raro, que coincide con la especiación. Coincide en el sentido de que, desde su punto de vista, las condiciones bajo las cuales se forman nuevas especies –separación geográfica de pequeñas

subpoblaciones aisladas— son las condiciones exactas bajo las cuales las fuerzas que se *resisten* normalmente a los cambios evolutivos se relajan, o desaparecen (p.243).

Aquí Dawkins tiene varios señalamientos. En primer lugar, recuerda que el propio Darwin señalaba (ver p.5), desde la cuarta edición de *El origen de las especies*, que muchas veces, una vez formadas las especies, éstas podían entrar en largos periodos en que no sufrían cambios morfológicos, y que los periodos en que sufrían modificaciones eran probablemente cortos en comparación con los periodos de ausencia de cambios. Por consiguiente, achacarle a Darwin la creencia en un gradualismo de tasas constantes de cambio es una manipulación de los puntuacionistas.⁴³

En segundo lugar, la idea de que la estasis no es sólo una ausencia de cambios evolutivos debido a que no hay ninguna fuerza que presione por el cambio, sino la consecuencia de una *resistencia* activa a los cambios evolutivos, le parece totalmente carente de sustento. Y, como método para poner a prueba su veracidad, propone tomar el caso de los animales sujetos a selección artificial: si tomamos poblaciones salvajes e intentamos imponer nuestras propias fuerzas de selección sobre ellas, deberíamos experimentar alguna resistencia al cambio, al menos en un inicio; pero el hecho es que no fracasamos al moldear la evolución de los animales en cautiverio, y que los criadores no detectan ninguna evidencia de la existencia de fuerzas intrínsecas antievolución. ¿Dónde, pues, está la evidencia de una cohesión del genotipo?

Este hecho, es decir, que siempre que intentamos criar selectivamente algún organismo no encontremos ninguna resistencia inicial, lleva a Dawkins a pensar que la cuasa probable de la estasis no es que exista una resistencia activa al cambio sino, simplemente, que no existe presión alguna de selección a favor del cambio. Las poblaciones en estasis no cambian porque sus individuos que permanecen igual sobreviven mejor que los individuos que cambian.

De lo anterior se deduce, también, que la evolución no tiene por qué estar concentrada en los eventos de especiación: si no existe una resistencia interna al cambio evolutivo, ya no aplica la tesis puntuacionista de que las condiciones en que se supera dicha resistencia para lograr la especiación son las mismas condiciones que permiten que se supere para evolucionar.

⁴³ Recordemos que también G. G. Simpson, durante la conformación de la síntesis moderna, hablaba de lo absurdo que sería pensar que las tasas de cambio son siempre constantes o lentas, y hacía énfasis en su variabilidad (ver pp.31-32).

No obstante, en su insistencia en la selección estabilizadora Dawkins no enfrenta el reclamo puntuacionista de que, a veces, la estasis perdura incluso a lo largo de épocas geológicas en que hay evidencia de numerosos cambios ambientales, cambios que necesariamente habrán causado una variedad de presiones de selección.

Para finalizar el capítulo que dedicó al equilibrio puntuado en *The Blind Watchmaker*, Dawkins reprocha a Eldredge y Gould el que la forma en que han presentado su teoría haya dado elementos de ataque a los creacionistas, e insiste en que no hay ningún reto en esta teoría que no pueda ser resuelto dentro del neodarwinismo, tal y como existe a partir de la síntesis moderna:

Eldredge y Gould no susurran, ¡gritan con elocuencia y potencia! Lo que gritan suele ser muy sutil, pero el mensaje que van dejando es que hay algo erróneo en el darwinismo. ¡Aleluya, lo han dicho los propios "científicos"!...[Y si bien] Eldredge y Gould han sido unos valientes campeones en la lucha contra el creacionismo... lo que es preciso ahora, alto y claro, es la verdad: que la teoría del equilibrio puntuado descansa con firmeza en la síntesis neodarwinista. Siempre lo hizo. Se tardará algún tiempo en deshacer el daño fraguado por la retórica pomposa, pero se logrará. La teoría del equilibrio puntuado llegará a verse, en proporción, como una arruga interesante pero de poca importancia sobre la superficie de la teoría neodarwinista (p.251).

Veamos ahora la crítica de Dawkins a la selección de especies. Por una parte, en *The Extended Phenotype*, Dawkins manifiesta su desacuerdo con la afirmación de Eldredge y Gould (ver p.65) de que la ortoselección sea una reconstrucción ficticia para presentar cambios graduales y direccionales de un carácter a través del tiempo. Dawkins afirma que el proceso es muy plausible, al menos, en los casos de *carreras armamentistas* entre las especies (como en el ejemplo clásico de los guepardos y las gacelas), donde cada pequeño paso adaptativo en un linaje provoca una contraadaptación en el otro linaje, con frecuencia en el mismo grupo de caracteres (en el caso de los guepardos y las gacelas, aquellos involucrados en permitirles una mayor velocidad).

Por otra parte, en el capítulo 10 de *The Blind Watchmaker*, Dawkins afirma comprender que, al poder establecer gracias al equilibrio puntuado que las especies tienen un origen y un final claramente definido —en términos de tiempo geológico—, es posible otorgarles un tratamiento como entidades reales y, por consiguiente, en la visión de los puntuacionistas los actores de un determinado *drama* evolutivo como, por ejemplo,

la evolución del linaje de los caballos, pueden ser todas especies, en lugar de organismos individuales. Las especies, en este caso, llegan súbitamente a escena y desaparecen de igual modo, reemplazadas por especies sucesoras. Y, ya que para los puntuacionistas no hay un linaje que va cambiando de manera continua –filéticamente– sino una historia de sucesiones, en las que unas especies dan paso a otras, le parece natural que piensen que debe haber un proceso de selección al nivel de las especies que sea más o menos análogo a la selección natural darwinista al nivel de los individuos.

Todo esto lo comprende perfectamente y, en principio, no niega la posibilidad de que pueda ser así. De hecho, afirma que “No encuentro difícil creer que algunas de las principales tendencias macroevolutivas, del tipo de la regla de Cope, que observan los paleontólogos, se deban a la selección de especies...” (1982, p.105). Pero, lo que no comparte con Eldredge y Gould, es la importancia que esto pueda tener para la evolución.

Es cierto... que hay un "pool de especies" cuya composición cambia de manera constante. El reclutamiento y la eliminación no casual de las especies de este "pool" podría constituir un tipo de selección natural a un nivel más alto. Es posible que ciertas características de especies influyan en su probabilidad de extinguirse, o de dar origen a otras nuevas... Pero soy escéptico en cuanto a la sugerencia de que esta clase de selección tenga mucha importancia para explicar la evolución (1986, p.265).

Y es que para Dawkins el objetivo principal debe ser explicar las adaptaciones, y estas adaptaciones no se consiguen por selección de especies; únicamente por selección natural darwiniana –con lo cual están plenamente de acuerdo los autores del equilibrio puntuado, como mostramos en la p.148–, ya que no son una propiedad de las especies, sino de los individuos.

Ahora bien, respecto al reclamo puntuacionista de que las tendencias macroevolutivas sólo se pueden explicar –de manera retrospectiva– gracias a la selección de especies, Dawkins opina que, en la gran mayoría de los casos, lo que realmente ha ocurrido es un fenómeno de *sucesión* de especies, no un verdadero fenómeno de selección. Sin embargo, admite que, aunque poco frecuentes, sí pueden ocurrir fenómenos genuinos de selección de especies cuando éstos dependan de rasgos que sólo los posea la especie, y no los individuos:

¿Qué clase de rasgos característicos puede decirse que tienen *las especies*? La respuesta debería ser aquellos que afectan su supervivencia y su reproducción, de una forma que no

podría reducirse a la suma de sus efectos sobre la supervivencia y la reproducción individuales (p.266).

Dawkins mismo propone posibles ejemplos: supongamos que en una especie todos los individuos se ganan la vida de la misma manera, como sucede con los koalas, que viven en eucaliptos y sólo comen hojas de eucalipto (y son, en este sentido, una especie uniforme). Ahora imaginemos otra especie muy parecida pero cuyos individuos se ganan la vida de distintas maneras. Cada individuo podría ser tan especializado como un koala, pero la especie en su totalidad mostraría una variedad de hábitos dietéticos: algunos comerían sólo hojas de eucalipto, pero otros solamente trigo, y otros únicamente pastos (en este sentido, estaríamos frente a una especie variada). Es muy fácil imaginarse, por tanto, que ante una plaga que pudiera acabar con los eucaliptos la especie variada tendría mucho más probabilidad de sobrevivir que la especie uniforme, pues en la especie variada *algunos* miembros sobrevivirían a cualquier plaga determinada de plantas comestibles, y la especie continuaría. Es fácil, también, creer que las especies variadas tienen más probabilidades de producir especies hijas que las especies uniformes. Lo interesante de este ejemplo es que, en el nivel individual, los organismos de ambas especies están igualmente especializados. La cualidad diversa sólo emerge al nivel de la especie, y es precisamente esta cualidad la que determinaría la supervivencia de la especie.

Y como un segundo ejemplo, cita el caso de la reproducción sexual:

Quizá el caso más dramático de un rasgo característico al nivel de especies se refiera al modo de reproducción, sexual versus asexual... Hace muchos años, R. A. Fisher, hostil a la idea de la existencia de una selección a niveles superiores al de los organismos individuales, estaba preparado para hacer una excepción en el caso de la sexualidad: Las especies que se reproducen sexualmente... son capaces de evolucionar con más rapidez que las especies que se reproducen asexualmente⁴⁴. Fisher sugería que la selección al nivel de especie era responsable, en parte, del hecho de que la reproducción sexual fuese tan frecuente entre los animales modernos (p.268).

⁴⁴ Compárese este argumento de Fisher al presentado por Stanley (ver p.88), según el cual la reproducción sexual se expandió no porque las especies sexuales pudieran evolucionar más rápidamente que las asexuales, sino, simplemente, porque podían especiar más rápidamente. La diferencia parece sutil, pero es importante: Gould y Stanley proponen que para que la selección de especies sea genuina no basta con que obedezca a un rasgo que sólo emerge al nivel de la especie; es necesario que dicho rasgo esté directamente conectado con la capacidad de reproducción de la especie (es decir, con su capacidad de producir especies hijas, o especiar).

Sin embargo, Dawkins hace notar que, si esto fuera así, estaríamos hablando de una simple selección única, no de una selección acumulativa. La selección de especies, por tanto, si bien llega a presentarse, además de ser un evento de ocurrencia poco frecuente, es un fenómeno de selección única (hábitos alimenticios uniformes o variados; sexo o no sexo). Pero la maquinaria de la sexualidad, los órganos sexuales, la conducta sexual, la maquinaria celular para la división celular, la capacidad de digerir hojas de eucalipto, o trigo, o pasto, etc. son todas ellas características alcanzadas exclusivamente mediante selección natural darwiniana acumulativa, no por selección de especies.

En *The Extended Phenotype*, Dawkins aporta un argumento adicional contra la posible eficacia de la selección de especies: aun si asumimos que la evolución se da en varios niveles (de los cuales la selección de especies sería sólo uno), el conjuntar cierta cantidad de cambios evolutivos demanda que un número mínimo de replicadores sean eliminados en cada nivel donde opere un proceso de selección. Ya sea que los replicadores eliminados sean genes o especies, lo cierto es que se requiere de un gran número de sustituciones en los replicadores para que se dé la evolución de una adaptación compleja. Ahora bien, el ciclo mínimo de reemplazo cuando consideramos al gen como el replicador es igual a una generación del organismo en cuestión, midiendo de cigoto a cigoto. Este tiempo se mide en años, meses o incluso unidades de tiempo menores. Pero, cuando consideramos a la especie como el replicador, el ciclo de reemplazo es el tiempo que transcurre entre un evento de especiación y el siguiente, lo cual se mide en miles de años, decenas de miles de años, o incluso cientos de miles de años. En cualquier período de tiempo geológico que se considere, el número de especies que han sido llevadas selectivamente hacia la extinción es varios órdenes de magnitud inferior al número de alelos que fueron substituidos en el mismo lapso. Por consiguiente, se pregunta Dawkins, ¿cómo un proceso de eliminación de replicadores tan extraordinariamente lento, como el que se da al nivel de especies, podría ser responsable de cualquier transformación evolutiva importante?

Y, volviendo al argumento en *The Blind Watchmaker*, Dawkins concede razón a Gould y Eldredge en que la selección de especies puede ser la responsable de explicar el patrón de especies existente en el mundo en un momento determinado y, por tanto, que puede dar cuenta de los cambios de patrón en las especies según van transcurriendo las épocas geológicas, es decir, los cambios de patrón en el registro fósil...

Pero no es una fuerza significativa en la evolución de la compleja maquinaria de la vida. Lo más que puede hacer es escoger entre varias maquinarias complejas alternativas, siempre que éstas hayan sido reunidas previamente por una verdadera selección darwiniana (p.268).

Sin embargo, si revisamos las afirmaciones de Gould y Eldredge en 1977, me parece que ellos no tendrían ningún inconveniente con la segunda conclusión de Dawkins (que sólo escoge entre alternativas previamente forjadas por la selección natural); en cuanto a la primera (que no es una fuerza significativa), depende de si estamos considerando como la función principal de la evolución el explicar las adaptaciones, o si son igualmente importantes otros fenómenos, como las constricciones morfológicas o los patrones de diversidad en un determinado momento.

Esta última decisión no tiene una respuesta directa y depende en gran medida de los valores epistémicos y culturales que estén manejando los autores. Intentaré responderla más adelante, en la sección 10.1.

7.6 La intervención de Ledyard Stebbins y Francisco J. Ayala

En agosto de 1981 G. Ledyard Stebbins y Francisco J. Ayala publicaron en *Science* un artículo titulado "Is a New Evolutionary Synthesis Necessary?", el cual aporta elementos importantes de análisis de la relación entre microevolución y macroevolución, un aspecto fundamental en la controversia del equilibrio puntuado.

Como puede inferirse a partir del título, el artículo es una respuesta a la afirmación de Gould (ver p.98), de que "La síntesis moderna, como una propuesta excluyente, se ha derrumbado en sus dos reclamos fundamentales: el extrapolacionismo (la substitución alélica gradual como modelo para todos los cambios evolutivos) y su casi excluyente dependencia en la selección..." (Gould 1980, p.119).

Para empezar, Stebbins y Ayala declaran que muchos evolucionistas se sentirían sorprendidos con la manera en que Gould ha caracterizado el núcleo de la síntesis moderna (e igualmente extrañados de su supuesto derrumbe). Sin embargo, consideran que los reclamos puntuacionistas sobre la pluralidad estructural de la teoría evolutiva, la naturaleza jerárquica de los procesos evolutivos y las características distintivas de los fenómenos macroevolutivos, son temas que merecen atención.

Stebbins y Ayala aclaran que no pretenden opinar sobre si la macroevolución procede normalmente de acuerdo al modelo puntuado o al gradual (decisión que dejan a los estudios empíricos). En todo caso, les parece que es un hecho que ambos modos han ocurrido en la evolución, por lo que lo relevante ahora sería establecer su importancia relativa y qué factores son los que determinan que ocurra de un modo o del otro. Lo que sí quieren dejar bien establecido, en cambio, es si existe alguna inconsistencia entre el modo puntuado de cambio y la manera en que la teoría sintética de la evolución entiende los procesos de especiación.

Para esto, consideran que primero deben aclarar dos malos entendidos que han complicado la discusión. El primero de ellos tiene que ver con un problema provocado por definición: los paleontólogos reconocen a las especies basándose en las diferencias morfológicas preservadas por el registro fósil. Por lo tanto, aquellos eventos de especiación que se hayan efectuado con muy pocos o ningún cambio morfológico resultan irreconocibles para la paleontología. Así, la especiación, tal como es vista por los paleontólogos, *necesariamente* involucra cambios morfológicos substanciales, ya que de no hacerlo no podría ser reconocida. El segundo malentendido tiene que ver con el problema de escalas —ya muy comentado en esta tesis— que hace que lo que resulta un instante para los paleontólogos (en el tiempo geológico) puedan ser varios miles de años (ciertamente mucho tiempo para la escala de un biólogo de poblaciones).

Un punto fundamental a aclarar es si la especiación rápida, incluso en su escala microevolutiva, es consistente o no con lo que se ha postulado en la teoría sintética de la evolución. Y la respuesta es que la teoría sintética reconoce que existen varios modos de especiación —incluyendo las mutaciones cromosómicas que Gould (1980, p.123) califica como cruciales para el proceso— y que algunos de ellos requieren, ciertamente, de sólo unas pocas generaciones (por lo que serían efectivamente "instantáneos" en la escala geológica del tiempo). Con respecto a las mutaciones cromosómicas, el propio Stebbins (1950) ya había descrito, mucho antes de la teoría del equilibrio puntuado, que: (1) las barreras cromosómicas más efectivas para el aislamiento reproductivo son aquellas que derivan de la acumulación de pequeños cambios cromosómicos; (2) estos cambios pueden acumularse en un período relativamente corto, del orden de 50 a 100 generaciones, a un grado suficiente para producir aislamiento reproductivo; (3) estos pequeños cambios ocurren, en gran medida, con independencia de los genes que afectan la morfología externa y, por consiguiente, (4) especies indeferenciabiles morfológicamente pueden exhibir diferencias cromosómicas substanciales.

Pero, para Stebbins y Ayala, la pregunta central que han puesto sobre la mesa de discusión los puntuacionistas, y que ellos recogen en su artículo, es si los mecanismos que explican la microevolución pueden ser extrapolados para explicar la macroevolución (pregunta a la que los puntuacionistas –como ya hemos visto– responden que no).

Desde su punto de vista esta pregunta involucra, al menos, tres cuestiones separadas: (1) si los procesos microevolutivos *operan* (y operaron en el pasado) en todos los diferentes taxones en que se observan fenómenos macroevolutivos; (2) si los procesos microevolutivos identificados por la genética de poblaciones (mutaciones, cambios cromosómicos, deriva génica, selección natural) pueden dar cuenta de los cambios morfológicos y otros fenómenos macroevolutivos observados en los taxones de rango superior, o si resulta necesario postular procesos adicionales; y (3) si las tendencias evolutivas, así como otros patrones macroevolutivos, pueden ser pronosticados a partir del conocimiento de los procesos microevolutivos.

Con respecto a la primera de estas cuestiones, a Stebbins y Ayala les parece muy poco probable que haya algún paleontólogo que quiera poner en duda que las mutaciones, los cambios cromosómicos, la deriva génica, la selección natural y otros procesos microevolutivos hayan operado en cada una de las poblaciones de los taxones superiores de que trata la macroevolución. La importancia relativa de cada uno de estos procesos puede haber cambiado en diferentes momentos y taxones, pero los procesos difícilmente pueden haber sido de otro tipo.

La segunda cuestión trae consigo más implicaciones substanciales que la primera. Uno de los fenómenos que deben explicarse son los grandes cambios morfológicos (fenotípicos) que se observan en la historia evolutiva, así como la rapidez con que suelen darse en el tiempo geológico; otro fenómeno a explicar es la estasis a lo largo de cientos de miles o millones de años. El dilema estriba en que los procesos microevolutivos conllevan, aparentemente, cambios pequeños pero continuos, mientras que los procesos macroevolutivos, en la manera en que son vistos por los puntuacionistas, ocurren mediante destellos de rápida evolución, seguidos por largos periodos de estasis.

En respuesta a este aparente dilema, Stebbins y Ayala citan varios estudios y artículos, en algunos de los cuales se muestra que mutaciones puntuales, o cambios cromosómicos únicos, pueden tener grandes consecuencias, sobre todo cuando actúan muy tempranamente en el embrión y sus efectos se ven magnificados con el desarrollo.

Sin embargo, subrayan, hay numerosos estudios que no permiten apoyar la hipótesis de que el surgimiento de macromutaciones sea necesario para la especiación.

También citan artículos en que se ha mostrado, convincentemente, que algunos importantes cambios morfológicos (como el aumento en el número de dedos o de miembros) puede darse en un tiempo geológico breve a través de la acumulación de pequeñas mutaciones, cada una de las cuales tuvo efectos fenotípicos pequeños. En general, concluyen, la evidencia respalda el argumento teórico de Fisher respecto a que la probabilidad de la incorporación de una mutación en una población es inversamente proporcional a la magnitud del efecto de la mutación en el fenotipo.

Sin embargo, insisten, una evolución fenotípica rápida resulta teóricamente posible mediante un pequeño cambio genético que afecte estadios críticos del desarrollo. Aunque, en este caso, sólo unos pocos cambios genéticos posibles podrían, en interacción con el resto del genoma, conducir a un fenotipo funcional. En este sentido, puede afirmarse que la evolución fenotípica resulta dirigida a lo largo de sólo ciertos canales, y que distintos canales podrían ser seguidos por diferentes linajes.

En cuanto a la estasis, Stebbins y Ayala piensan que se explica por medio de la selección estabilizadora y que, por consiguiente, es también compatible con los procesos microevolutivos. Además, insisten en que, al menos en algunos casos, la estasis debe ser sólo aparente, producto de la manera en que se define a las especies en paleontología.

Llegamos ahora a la tercera cuestión: ¿pueden ser pronosticadas las tendencias evolutivas, así como otros patrones macroevolutivos, a partir del conocimiento de los procesos microevolutivos? Para Stebbins y Ayala la respuesta sólo puede ser no. La teoría de la genética de poblaciones puede ser compatible tanto con el gradualismo como con el puntuacionismo. De esto se deduce que no implica a ninguno de los dos. Si la macroevolución sucede predominantemente de una manera acorde con el equilibrio puntuado, o bien con el gradualismo filético, es una cuestión que debe ser decidida a partir del estudio mismo de los patrones macroevolutivos, y no por inferencias a partir de nuestros conocimientos de los procesos microevolutivos.

Stebbins y Ayala sostienen que el estudio de los fenómenos microevolutivos es importante con respecto a la macroevolución porque cualquier teoría macroevolutiva que esté planteada de manera correcta debe ser compatible, necesariamente, con los principios microevolutivos bien establecidos. Y el equilibrio puntuado, ciertamente, cumple

con este requisito. En este sentido, afirman, la microevolución no puede ser desligada de la macroevolución.

Ahora bien, las hipótesis y modelos macroevolutivos no pueden ser *reducidos* a hipótesis y modelos microevolutivos. Stebbins y Ayala explican que, para poder reducir una rama de la ciencia en otra, se deben cumplir de manera suficiente dos condiciones: derivabilidad y conectabilidad. La condición de derivabilidad requiere que las leyes y teorías de la rama de la ciencia que será reducida puedan ser derivadas lógicamente a partir de otra rama de la ciencia. La condición de conectabilidad requiere que los términos distintivos de la rama secundaria de la ciencia sean redefinidos en el lenguaje de la rama de la ciencia a que se la quiere reducir (esta redefinición de términos es, por supuesto, necesaria para poder analizar las conexiones lógicas entre las teorías de ambas ramas de la ciencia).

Sin embargo, y como ya se ha dicho, los procesos microevolutivos resultan compatibles con ambos modelos de la macroevolución: el gradual y el puntuado. A partir de nuestro conocimiento de la microevolución, no es posible inferir cuál de estos dos patrones macroevolutivos será el que prevalezca. Por consiguiente, la condición de derivabilidad no queda satisfecha.

De esta manera, Stebbins y Ayala concluyen que:

Distinctive macroevolutionary theories and models have been advanced concerning such issues as rates of morphological evolution, patterns of species extinctions, and historical factors regulating taxonomic diversity. As long as these theories are compatible with the theories and laws of population biology, the decision as to which one among alternative hypothesis is correct cannot be reached by recourse to microevolutionary principles. Such a decision must rather be based on appropriate tests with the use of macroevolutionary evidence (Stebbins y Ayala 1981, p.971).

Así pues, la macroevolución es un campo autónomo de estudio. En esto, los genetistas Stebbins y Ayala coinciden con los paleontólogos Gould y Eldredge. Y, *en este* sentido epistemológicamente importante, Stebbins y Ayala también coinciden con Gould y Eldredge en que la macroevolución *no* está ligada con la microevolución.

7.7 Los puntos de acercamiento y de discrepancia con Sewall Wright

Gould y Eldredge, como ya hemos visto (p.69 y p.87), tomaron algunos conceptos de Wright para su propia teoría, particularmente lo que ellos denominaron la "regla de Wright" y que les permitió establecer una analogía básica para la selección de especies: así como las mutaciones en una población son estocásticas con respecto a la selección, de la misma manera la especiación resulta estocástica con respecto a la dirección de cualquier tendencia macroevolutiva.

Asimismo, han hecho referencia en más de una ocasión a las teorías de la deriva génica y de los paisajes adaptativos como ejemplos de la pluralidad de los mecanismos evolutivos. Además, y al menos en el caso de Gould, en varios comentarios de sus obras puede apreciarse que la relación personal con Wright era buena.

Por otro lado, algunos autores, como Newman *et al.* (1985), han intentado presentar una fusión del puntuacionismo con la teoría de los paisajes adaptativos de Wright (ver p.142). Sin embargo, estos intentos no fueron respaldados en su momento por Eldredge y Gould, ni por el mismo Wright.

Pero, ¿cuál fue la posición de Sewall Wright con respecto a la teoría del equilibrio puntuado? Aparentemente no se enfrentó nunca con Gould y Eldredge, aunque tampoco ofreció su respaldo a la teoría. Y la única crítica que expresó sobre el puntuacionismo (Wright 1977) —y a la que Gould (1982b) calificó como un "reto amistoso"— es la siguiente: bajo la teoría de los *equilibrios cambiantes* los demos pueden actuar como unidades de selección. En una población grande puede haber un gran número de demos lo suficientemente independientes unos de otros, y los suficientemente diversos, como para dar origen a un proceso de selección entre los mismos demos (*selección interdémica*). Por consiguiente, si los demos actúan como una unidad de selección intermedia entre los individuos y las especies, entonces el esquema conceptual que establece una inercia en las poblaciones centrales versus poblaciones periféricas aisladas que sí logran cambiar rápidamente, pierde su justificación teórica. La especiación se puede lograr *cuasi* simpátricamente a través de los propios demos y, por tanto, la evolución puede ser tan efectiva en poblaciones grandes como en las pequeñas. Quizá, incluso, más efectiva en poblaciones grandes, ya que contendrán un mayor número de demos independientes. Por lo tanto, no es indispensable que se dé un evento de especiación —como sostiene el equilibrio puntuado— para que ocurra un cambio evolutivo sustancial: el modo filético,

operando a través tanto de la selección interdémica como de la selección natural, es un agente de cambio suficientemente efectivo.

7.8 Las coincidencias y discrepancias con Ernst Mayr

Hemos visto que los autores de la teoría del equilibrio puntuado tomaron de Ernst Mayr su modelo de especiación peripátrica, así como la idea complementaria de que existe una cohesión del genotipo y que, por tanto, el aislamiento de pequeñas poblaciones resulta necesario para superar las fuerzas homeostáticas que dificultan la evolución de una nueva especie.

Pero, si hay tantas coincidencias entre las ideas de Mayr y algunas de las principales tesis del equilibrio puntuado, ¿por qué razón nunca se ha considerado a Mayr dentro del lado de los puntuacionistas? De hecho, no sólo no se le considera como tal, sino que ha mantenido una postura crítica respecto a diversos aspectos de la teoría.

Veamos primero las coincidencias. Mayr, como Eldredge y Gould, considera que la especiación alopátrica es la forma más común de aparición de nuevas especies. También están de acuerdo en que las tasas de evolución pueden variar desde una relativa estasis hasta cambios muy rápidos que coinciden, generalmente, con los eventos de especiación. Además, Mayr afirma no tener inconveniente en aceptar las interpretaciones sobre el registro fósil del tipo de las hechas por Eldredge (1971) sobre los trilobites, o las de Gould y Eldredge (1972) un año después, o las de Stanley (1979):

Almost every careful analysis of fossil sequences has revealed that a multiplication of species does not take place through a gradual splitting of single lineages into two and their subsequent divergence but rather through the sudden appearance of a new species. Early paleontologists interpreted this as evidence for instantaneous sympatric speciation, but it is now rather generally recognized that new species had originated somewhere in a peripheral isolate and had subsequently spread to the area where it is suddenly encountered in the fossil record. The parental species which had budded off the neospecies showed virtually no change during this period. The punctuation is thus caused by a localized event in an isolated founder population, while the main species displays no significant change.

The number of such occurrences in the fossil record is legion. Stanley (1979) has listed numerous such cases, and additional ones have been recorded in every recent volume of paleontological journals. (Mayr 1988, p.415).

Mayr también coincide con Eldredge y Gould en que existen varios niveles jerárquicos de evolución. Pero no cree que esto sea una novedad del equilibrio puntuado, sino algo que ha sido aceptado desde un inicio, en la práctica, por los exponentes de la síntesis moderna:

The term "hierarchical approach" introduces perhaps a new terminology but not a new concept. I agree with Grant (1983) that "adherents of the synthetic theory have in fact [consistently] employed a hierarchical approach to problems of macroevolution" (Mayr 1992, p.44).

En este mismo sentido, Mayr ha endosado la posición de Stebbins y Ayala (1981) descrita en la sección 7.6:

Stebbins and Ayala are quite correct in stating that "macroevolution is an autonomous field of study, that must develop and test its own theories" —theories that "are not reducible (at least at the present state of knowledge, and probable in principle) to microevolutionary theories" (Mayr 1988, p.403).

En el terreno de las discrepancias, no obstante aceptar un tipo de visión jerárquica de los procesos evolutivos, a Mayr no le convence el concepto de selección de especies, pues no está seguro de que exista alguna ventaja que tenga una especie sobre otra y que no haya sido alcanzada mediante selección individual de sus miembros. Según Mayr, los puntuacionistas no han sido capaces de demostrar la existencia de una sola ventaja que posea una especie sobre otra, que no posean también sus miembros individuales. Por esta razón Mayr (1997) prefiere llamar al proceso, simplemente, como "sucesión de especies".

Un punto importante de desencuentro fue la presentación que, a principios de los ochenta, Gould y Eldredge hicieron de su teoría como *opuesta* al neodarwinismo. Así, por ejemplo, mientras que para Gould (1980) el trasfondo genético de los rápidos eventos de especiación no es compatible con el neodarwinismo, para Mayr (1992), en cambio, no existe conflicto entre la visión holística del genotipo y el neodarwinismo, ya que la cohesión de los dominios genotípicos habría sido alcanzada a través de selección natural. Mayr hace notar que la visión atomística del genotipo —que sería la única que entraría en

contradicción con el equilibrio puntuado— fue defendida, solamente, por los genetistas matemáticos, como Fisher y Charlesworth.

Pero las discrepancias más importantes tienen que ver con dos de las tesis básicas del puntuacionismo (derivadas, paradójicamente, de llevar al extremo las propias ideas de Mayr sobre la cohesión genotípica): la prevalencia en el tiempo de una estasis completa⁴⁵, y la imposibilidad de cambios evolutivos sin que medien eventos de especiación:

To be sure, the claims of some punctuationists, such as the prevalence of total stasis and the impossibility of evolutionary change without speciation, are clearly invalid. Furthermore, it has been shown that "speciational evolution" (perhaps a better term than "punctuationism") is fully consistent with Darwinism; and finally, that seeming evolutionary saltations, as indicated by the fossil record, can be explained without invoking systemic mutations or other mechanisms in conflict with molecular genetics (Mayr 1992, p.48).

Y es que, aunque sea el autor del modelo de especiación peripátrica, Mayr nunca ha dejado de creer en la existencia simultánea de la anagénesis. Así, para Mayr, los puntuacionistas llevaron muy lejos sus propias propuestas, hasta un extremo que no puede ser defendible.

7.9 La propuesta de Douglas J. Futuyma

A finales de los ochenta fue presentada una propuesta que ofrece una solución teórica innovadora al reclamo puntuacionista de que la mayor parte de los cambios evolutivos sólo se observan en el registro fósil coincidiendo con eventos de especiación y, al mismo tiempo, permite una reinterpretación de la estasis en términos que podrían ser aceptables para ambos bandos. Douglas J. Futuyma (1987), de la Universidad Estatal de Nueva York en Stony Brook, ha propuesto la siguiente hipótesis:

Los cambios evolutivos pueden ocurrir en cualquier población local y en cualquier momento de su existencia. Las transformaciones morfológicas, por consiguiente, se

⁴⁵ Mayr (1992) hace notar que, aunque explícitamente no se menciona en el artículo inicial de Eldredge y Gould (1972) que la estasis deba de ser total, eso es precisamente lo que muestran sus gráficas (ver la Figura 5.4, en la p.69). Más aún, las tendencias evolutivas son presentadas como el resultado de un proceso de selección al nivel de especies, entre especies completamente estáticas.

pueden ir acumulando en cualquiera de estas poblaciones a lo largo de la trayectoria temporal de una especie, y no sólo —ni preferentemente— durante el momento geológico de su origen. Sin embargo, ninguno de estos cambios evolutivos de las poblaciones locales tendrá viabilidad macroevolutiva, a menos de que logren ser “fijados” en la población en cuestión *antes* de que resulten diluidos por recombinación genética, al entrar en contacto con otras poblaciones de la misma especie. Para Futuyma, resulta casi invariable que cualquier población local llega a entrar en contacto con otras poblaciones, por lo que los cambios evolutivos alcanzados resultan efímeros, a no ser que logren ser estabilizados mediante la individualización de la población, es decir, mediante el desarrollo de mecanismos de aislamiento que impidan el posterior amalgamamiento genético con el resto de las poblaciones de la especie.

En otras palabras: los cambios morfológicos están tan fuertemente correlacionados con la especiación no porque exista una relación de causalidad entre ambos fenómenos, sino porque dichos cambios —que ocurren en cualquier momento a lo largo de la vida de una población local— no pueden ser retenidos *a menos* que se logre la individualización (y, por consiguiente, la especiación) mediante un mecanismo de aislamiento reproductivo. Así pues, no es que la especiación promueva los cambios evolutivos, es que solamente el aislamiento reproductivo —que, por definición, da origen a una nueva especie— permite que los cambios evolutivos trasciendan en el tiempo (mientras que todas las demás transformaciones morfológicas, no preservadas por un evento de especiación, resultarán tan efímeras que ni siquiera serán capturadas por el registro fósil).

Las implicaciones de esta hipótesis de Futuyma son poderosas, pues no sólo permite explicar en términos que —en principio—, son aceptables tanto para los neodarwinistas como para los puntuacionistas, la aparente correlación que se observa entre los cambios morfológicos importantes y los eventos de especiación, sino que da una nueva posibilidad a la estasis: vista a la luz de esta alternativa, la estasis del registro fósil no implicaría que una especie no cambia a lo largo de su tiempo de vida, sino que, a *pesar* de que sus poblaciones experimentan constantes cambios a todo lo largo de su existencia, ninguno de estos cambios logra ser substancial ni preservarse excepto cuando resulta preservado *por* —y, en este sentido, cuando coincide *con*— la especiación.

De esta manera, Futuyma ha aportado una posible solución teórica a dos de los temas centrales de la controversia. Hasta ahora, sin embargo, sólo Gould (2002) parece

haber reconocido las posibles implicaciones para la controversia y la importancia de esta contribución. (Por su relevancia, recuperaré este tema en las conclusiones finales).

7.10 Sobre los protagonistas de la controversia

Hasta este momento hemos hablado de la controversia entre el equilibrio puntuado y el neodarwinismo, es decir, de la controversia entre dos teorías o, como diría Lakatos, entre dos programas de investigación. Sin embargo, detrás de cada programa de investigación hay un conjunto de autores e investigadores que son quienes imprimen a cada programa su dinámica propia. Y tanto las ideas novedosas como los argumentos que se emplean en los debates son formulados por personas específicas.

¿Quiénes son, entonces, los principales protagonistas de esta controversia? La respuesta a esta pregunta sólo puede ser adelantada de manera parcial, porque dependiendo de las preferencias teóricas del que responda, los conjuntos de investigadores con que se arma cada bando varían. Así, por ejemplo, en *Reinventing Darwin: the Great Debate at the High Table of Evolutionary Theory*, Niles Eldredge menciona que del lado de los puntuacionistas los principales actores han sido (además de él mismo): Stephen Jay Gould, Steven Stanley y Elisabeth Vrba. En el bando contrario (el de los *ultradarwinistas*, según su última etiqueta, o los *gradualistas*, según el término más comúnmente empleado), estarían: Richard Dawkins, John Maynard Smith y George C. Williams.

Pero esta clasificación es excesivamente simple y, en realidad, sólo revela a los principales teóricos de ambos lados (y sólo en las profesiones de la paleontología y la biología). Faltarían por añadir importantes actores que se han sumado a la controversia en el aspecto de la evidencia empírica, como P. G. Williamson y Donald R. Prothero, del lado puntuacionista, o Philip Gingerich y Peter Sheldon del lado de los gradualistas.

Por lo tanto, sugiero que, como una primera aproximación a la definición de los actores de la controversia se consulte el *Anexo 1* (en la p.258), que en realidad sólo incluye a los protagonistas de la polémica en *Nature*.

A esta lista todavía habría que sumar los investigadores que se citan en el resto de este capítulo y, aun así, nuestra lista quedaría incompleta. Habría que añadir, además de muchos otros autores de artículos científicos, a los filósofos de la ciencia que se han

sumado a la discusión (además del caso ya analizado de Daniel Dennett), entre ellos Michael Ruse y Elliott Sober.

Sin embargo, y a pesar de la imposibilidad de conformar un lista exhaustiva que incluya a *todos* los protagonistas, aquellos que han sido analizados en este capítulo constituyen lo que Harry M. Collins (1992) ha denominado el *conjunto central* del debate. Un conjunto constituido por alianzas en cada bando, y donde ocurre la parte central del debate. Pero, también, un conjunto central donde las alianzas que conforman los participantes en cada bando de la controversia no se han establecido, necesariamente, porque sus integrantes formen un grupo natural que ya existía previo a la controversia, o porque pertenezcan a una misma institución (si bien los participantes en una controversia científica, según señala Collins, tienden a establecer sus alianzas dependiendo de su propia formación profesional).

Como ha pasado en otros debates científicos, en este caso algunos de los participantes de un mismo bando no se conocían entre sí, ni compartían necesariamente un mismo interés profesional o académico. Algunos de ellos sólo han convergido en la controversia misma, y aunque pueda parecer que han actuado como parte de un bloque formal, en realidad probablemente no interactúen entre sí más que en el contexto del debate particular que los ha reunido. Probablemente muchos de los autores citados se encuentren unidos entre sí únicamente por su interés común en que la controversia se resuelva en una determinada dirección.

Pruebas y dificultades empíricas del equilibrio puntuado

8.1 Algunos ejemplos adicionales de evidencia empírica a favor

Muy probablemente la serie de fósiles más conocida es la que muestra la tendencia macroevolutiva del linaje de los caballos. Sin embargo, para Gould, es quizá uno de los ejemplos de interpretación más erróneos que existen en el estudio de la evolución.

La historia comenzó con Thomas Henry Huxley, quien propuso la primera secuencia de este linaje en 1870, basándose en los tres tipos de fósiles europeos. Pero esta interpretación no duró mucho tiempo. En 1876, durante su único viaje a los Estados Unidos —para participar en la celebración del centenario de su independencia— Huxley visitó al paleontólogo Othniel Marsh, quien le presentó la magnífica serie de fósiles de caballos reunida en norteamérica. A la vista de estos fósiles, Marsh logró convencer a Huxley de que la serie americana formaba el verdadero linaje principal, respecto al cual los fósiles europeos sólo eran ramificaciones desconectadas entre sí.

A partir de la reconstrucción filogenética elaborada por Marsh, quedó establecida la triple tendencia evolutiva que, aún hoy día, se muestra en los principales museos de historia natural: (1) una reducción en el número de dedos, que comenzó en la especie conocida más antigua con un número de cuatro en las patas delanteras y tres en las traseras, los cuales se redujeron después a tres dedos funcionales en las cuatro patas, evolucionando más adelante a un dedo central con dos dedos laterales reducidos y no funcionales, hasta llegar a la especie moderna, con un solo dedo central y estructuras vestigiales de los laterales; (2) un aumento continuo en la altura de los molares, junto con una mayor elaboración de las cúspides de las coronas; y (3) otro aumento sostenido, esta vez en la talla de las especies, que pasó del tamaño inicial equivalente a un perro fox terrier, hasta la altura mucho mayor de la especie actual (ver Figura 8.1).

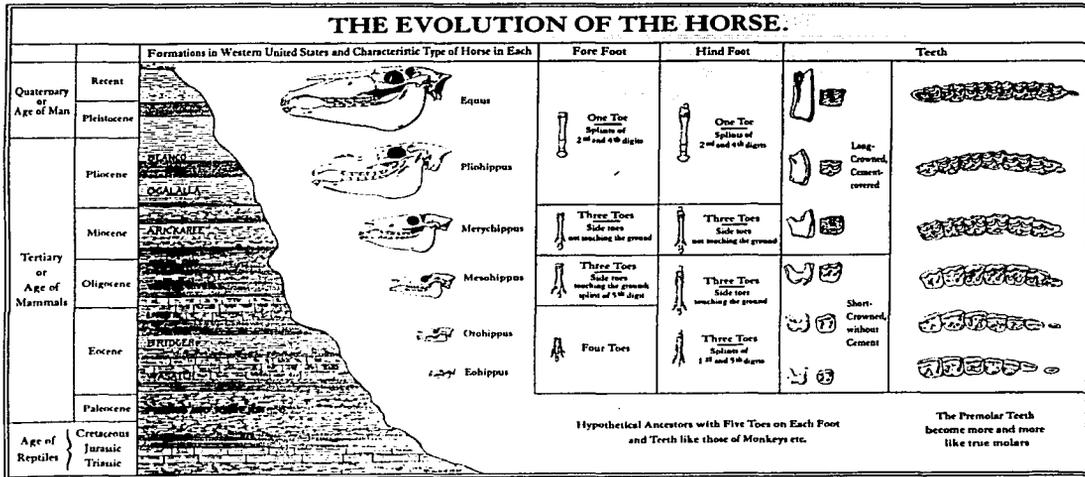


Figura 8.1 La evolución lineal y progresiva del linaje de los caballos, mostrando en orden estratigráfico el número decreciente de los dedos y la altura creciente de la talla y los molares (tomada de Gould 1996, a partir de la ilustración original de W.D. Matthew).

Para Gould (1996), estas tendencias son correctas en un sentido legítimo, aunque muy limitado. Los caballos del género ancestral *Hyracotherium* (antes *Eohippus*), eran efectivamente pequeños, con molares bajos y con cuatro dedos al frente y tres en las patas traseras. Asimismo, también es probablemente correcta la interpretación estándar sobre la causa de estas modificaciones, que apunta hacia un cambio en su hábitat (desde áreas boscosas iniciales, donde los tres dedos eran útiles para no hundirse en la tierra húmeda, hasta las llanuras de tierra seca y comprimida, donde un único dedo proporcionaba mayor velocidad), y en su modo de alimentación (desde el ramoneo inicial hasta el pastizaje, para el cual hacen falta muelas mucho más resistentes debido al contenido de sílice de los pastos). Si se trazan rectas que unan los puntos de las ocho principales especies fósiles, tendremos entre *Hyracotherium* y el género actual *Equus* una línea que mostrará, efectivamente, las tres tendencias.

Pero el linaje que va de *Hyracotherium* a *Equus* representa solamente un sendero en medio de un árbol evolutivo muy ramificado, el cual se fue complicando y reduciendo a lo largo de los últimos 55 millones de años. Dentro de este complejo patrón evolutivo, no hay nada que permita interpretar que las citadas tendencias del linaje sobreviviente representarían una tendencia general; ni siquiera una tendencia principal.

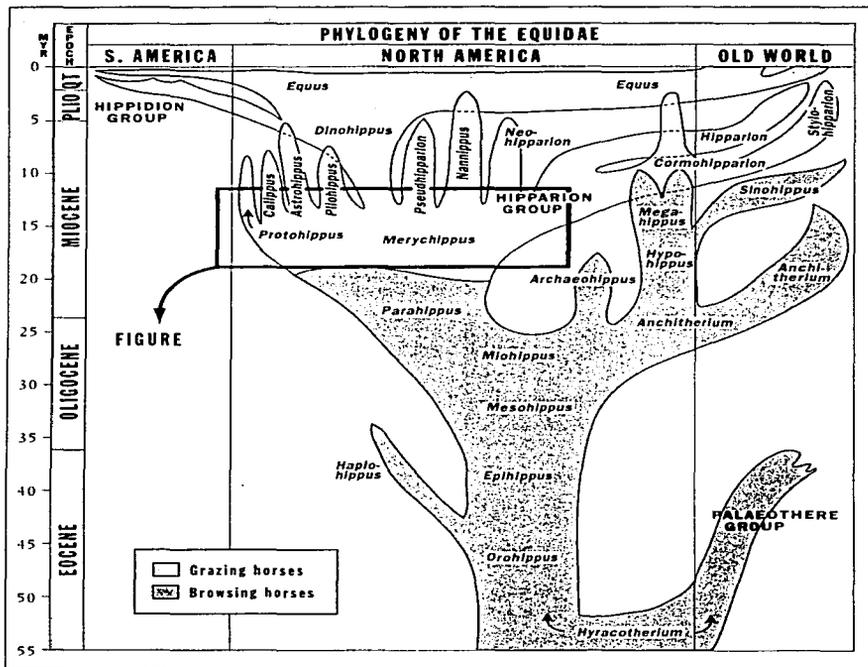


Figura 8.2 La filogenia compleja y ramificada del linaje de los caballos (tomada de Gould 1996, a partir de la reconstrucción filogenética de Bruce MacFadden).

Gould afirma, metafóricamente, que el gradualismo filético tradicional tiende a mostrar *escaleras* (una única tendencia evolutiva ascendente) donde realmente hubo *arbustos* (una multitud de tendencias evolutivas, en diferentes direcciones, donde ninguna

de ellas era más importante que el resto)⁴⁶. De hecho, el caso de los caballos —como muchos otros ejemplos de tendencias evolutivas que ha adoptado el gradualismo filético— está más cerca de ser una historia filogenética de numerosos fracasos, con un único linaje sobreviviente, que una historia sobre una tendencia general ascendente y exitosa.

En la Figura 8.2, elaborada por Bruce MacFadden, del Museo de Historia Natural de Florida, puede observarse que el árbol evolutivo de los caballos está copiosamente ramificado, así como el hecho de que ninguna rama podría ser considerada como la principal y a partir de la cual parten las demás. De hecho, MacFadden no pudo incluir en la escala de este diagrama toda la complejidad de las ramificaciones, así que expandió una porción importante (aquella que se indica en un recuadro) y que hace referencia a la siguiente figura:

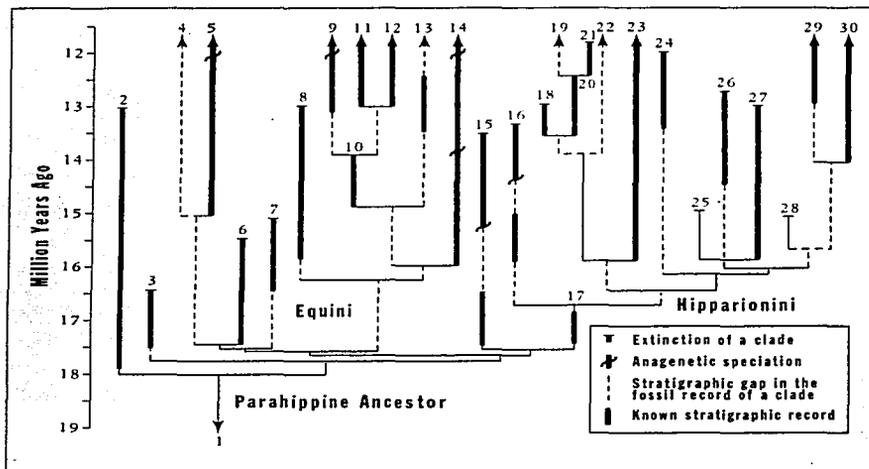


Figura 8.3 Las copiosas ramificaciones en la evolución de los caballos durante el Mioceno medio (tomada de Gould 1996, a partir de la reconstrucción filogenética de Bruce MacFadden).

En esta Figura 8.3 podemos observar que, tan sólo en Norteamérica y durante el Mioceno medio, cuando menos 19 especies se originaron por cladogénesis. Hace unos

⁴⁶ La metáfora de los *arbustos* en contraposición a las *escaleras* fue empleada por Gould, por primera vez, en su artículo sobre la evolución humana de 1976.

quince millones de años había 16 especies contemporáneas que pastaban en las llanuras de Norteamérica (mientras que varios linajes más antiguos coexistían con ellas, en América y en el viejo continente). Esta diversidad prácticamente no cambió durante los siguientes 7 millones de años. Más adelante, sin embargo, hubo una declinación importante y todos los linajes americanos desaparecieron.

A partir de esta reconstrucción histórica Gould hace notar que: (1) ¿dónde, en medio del bosque de ramificaciones, podríamos hablar de que está surgiendo una tendencia evolutiva? El *arbusto* presenta numerosas ramificaciones igualmente importantes, si bien sólo la del género *Equus* ha sobrevivido hasta nuestros días; (2) el árbol evolutivo presenta varias puntas —o terminaciones de las ramas— y a partir de cada una de estas puntas podemos trazar un linaje válido hacia atrás, hasta llegar a *Hyracotherium*, sólo que cada linaje que trazáramos de esta manera nos permitiría inferir diferentes *tendencias*, y la mayoría de ellas discreparían de la deducida originalmente por Othniel Marsh.

Sin embargo, algunos defensores de la visión de la *escalera* aducen que, si bien la filogenia de los caballos se ramificó mucho durante su último tercio de historia evolutiva, no sucede lo mismo durante sus primeros 40 millones de años. Este período inicial (ver Figura 8.2) ha sido, tradicionalmente, el bastión de quienes defienden un gradualismo filético y una tendencia lineal en los caballos. Incluso George Gaylord Simpson (1951), que trazó la primer filogenia arborescente de los caballos, defendía que este período inicial había sido básicamente lineal, sobre todo en el caso de la transición entre *Meshippus* y *Miohippus*.

Pero la gran cantidad de evidencia fósil adicional que se ha acumulado desde que fue publicado el libro de Simpson ha permitido establecer una conclusión diferente. En particular, los paleontólogos Donald Prothero y Neil Shubin (1989) han reunido una gran cantidad de evidencia empírica que introduce ramificaciones extensivas en esta parte de la historia de los caballos, y que apunta hacia un modo de evolución de acuerdo con la teoría del equilibrio puntuado. Prothero y Shubin hicieron cuatro descubrimientos en este segmento temprano de la filogenia de los equidae (el mismo que Simpson había postulado como el caso más sólido de una secuencia gradual de transformación lineal):

Primero, ambos géneros (*Meshippus* y *Miohippus*) pueden distinguirse claramente mediante características de los huesos de las patas (previamente no descubiertos). No hay una transformación gradual entre *Meshippus* y *Miohippus* (la tesis

que en el pasado sostenía este cambio gradual se apoyaba exclusivamente en características dentales).

Segundo, *Mesohippus* no evolucionó gradualmente en *Miohippus*. Por el contrario, *Miohippus* se ramifica a partir de sólo una población de *Mesohippus*, después de lo cual ambas especies coexistieron durante, por lo menos, cuatro millones de años.

Tercero, cada uno de estos dos géneros formó, por sí mismo, un nuevo *arbusto* evolutivo compuesto por numerosas especies nuevas, ninguna de las cuales mostraba una tendencia definida. Con frecuencia, estas especies coexistieron e interactuaron en las mismas áreas (por ejemplo, en un solo estrato de Wyoming se encontraron tres especies de *Mesohippus* y dos de *Miohippus*, todas ellas contemporáneas).

Cuarto, estas nuevas especies aparecen en el registro fósil repentinamente, en un sentido geológico, y después de su aparición persisten con muy pocos o ningún cambio durante largos períodos. Las transformaciones evolutivas ocurren en los eventos de cladogénesis y, finalmente, las tendencias que pueden observarse no forman líneas continuas, sino concatenaciones de eventos logrados en los nodos de ramificaciones durante los eventos de especiación. Prothero y Shubin concluyen que:

This is contrary to the widely held myth about horse species as gradualistically varying parts of a continuum, with no real distinctions between species. Throughout the history of horses, the species are well-marked and static over millions of years. At high resolution, the gradualistic picture of horse evolution becomes a complex bush of overlapping, closely related species (Prothero y Shubin 1989).

Veamos ahora un segundo ejemplo de cómo el registro fósil, cuando las muestras son analizadas de una manera estadística apropiada y cuando se cuenta con suficientes especímenes, puede aportar evidencia empírica a favor del equilibrio puntuado. Me refiero al estudio llevado a cabo por Tim Heaton (1993), uno de los estudiantes de posgrado de Gould (según lo refiere en 1994b), quien investigó el caso de los *Ischyromys*, un género de roedores del Oligoceno.

Los *Ischyromys* del oeste norteamericano durante el Orellense (la parte media del Oligoceno) habían sido objeto de una interpretación tradicional consecuente con el gradualismo filético. La secuencia orellense había sido interpretada como la crónica de un incremento constante de tamaño en el seno de una sola especie evolutiva. De esta manera, se había presentado a *I. parvidens* como evolucionando por anagénesis hasta convertirse en *I. typus*. Sin embargo, el trabajo estadístico realizado por Heaton sobre

varios miles de especímenes permitió refutar esta idea, en favor de una interpretación puntuada. En el Orellense inferior, Heaton descubrió que, en realidad, ambas especies tuvieron un período en que existieron simultáneamente:

Statistical investigation of large samples suggests instead that two closely related species coexisted, and the shift in mean size that was thought to represent anagenesis actually represents replacement (Heaton 1993, p.297).

Después de un tiempo de haber coexistido, *I. parvidens*, la especie menor, se extingue y sólo la de mayor tamaño, *I. typus*, perdura en el Orellense superior. Ninguna de las dos especies muestra modificaciones significativas durante su rango de existencia; por el contrario, exhiben estasis la mayor parte del tiempo. La antigua idea sobre un incremento gradual de tamaño se debía, por tanto, al resultado de confundir ambas especies y tratarlas como si constituyeran una sola forma. A medida que la especie de menor tamaño decrece en abundancia (hasta llegar, finalmente, a desaparecer), la talla media del complejo entero va aumentando gradualmente, pero no porque tenga lugar una evolución gradual, sino por el simple efecto de obtener una media estadística confundiendo ambas especies: en los estratos superiores se va encontrando un número progresivamente mayor de especímenes (y finalmente todos) de *I. typus*, y un número progresivamente menor (y finalmente ninguno) de *I. parvidens*.

He querido presentar los casos anteriores sólo como ejemplos adicionales de evidencia empírica a favor del modelo puntuado. No pretendo que sean los mejores ni los más conocidos. De hecho, los casos más citados y con seguridad los más representativos de la teoría del equilibrio puntuado son el de la evolución de los trilobites *Phacops rana* (Eldredge 1971, 1972) y el de los moluscos del lago Turkana (Williamson 1981a), ya analizados en las secciones 5.2 y 7.2.2, respectivamente.

8.2 Las dificultades empíricas para poder validar o descartar la teoría

Si bien el registro fósil ha aportado la evidencia que da soporte a la teoría del equilibrio puntuado, también está inevitablemente identificado con los principales obstáculos para poder validar suficientemente la teoría. Y es que, desde su surgimiento, ha sido difícil "poner a prueba" el modelo puntuado. La naturaleza del registro fósil ha hecho que resulte sumamente difícil —si no es que imposible— obtener evidencia irrefutable, tanto para los casos de gradualismo como para los de evolución puntuada.

En opinión de algunos investigadores (Hoffman 1992; Ruse 1992) los resultados paleontológicos nunca serán decisivos, pues el registro fósil no permite identificar inequívocamente si tenemos un patrón gradual o puntuado a lo largo de la evolución de una especie. Y es que, para poder mostrar más allá de toda duda que ocurrió una evolución gradual, no basta con que uno pruebe con el registro fósil que un grupo orgánico sufrió un cambio fenotípico gradual y significativo a lo largo del tiempo en cierta área geográfica. Uno tendría que mostrar, también, que dicha área era lo suficientemente grande y ecológicamente heterogénea como para poder descartar la explicación alternativa de que el aparente cambio fenotípico gradual obedece, en realidad, a eventos de inmigración de otra población de la misma especie, o incluso de una especie cercanamente emparentada. Y esta tarea es muy difícil de llevar a cabo —e incluso, a veces, imposible—, ya que requiere de correlaciones precisas del tiempo en que ocurrieron diversos eventos biológicos, que además tuvieron lugar en una variedad de áreas, a veces muy distantes unas de otras.

Pero si el cambio fenotípico gradual es difícil de probar más allá de toda duda razonable, resulta todavía más complicado demostrar o refutar casos de evolución puntuada mediante el registro fósil. Aparte de los muy raros casos que se han documentado de evidencia paleontológica directa sobre el momento de la ramificación de un linaje filético (que aportan pruebas convincentes sobre un evento real de cladogénesis), a los eventos de especiación se los identifica en paleontología —como señalaron Stebbins y Ayala (ver p.179)— sólo gracias a cambios morfológicos importantes. La asociación de tales eventos de especiación con cambios fenotípicos resulta entonces inevitable, a pesar de que bien podría tratarse de algo más aparente que real. Más interesante todavía resulta la evidencia paleontológica de evolución fenotípica intermedia entre los patrones gradual y puntuado. En algunos casos, la tasa de evolución fenotípica

sufrió una aceleración considerable sin que hubiera ninguna relación detectable con algún evento de ramificación de los linajes filéticos.

Y qué decir sobre las dificultades asociadas a querer establecer, de manera elocuente, si la evolución de un par de especies ancestro-descendiente se dio mediante eventos de especiación peripátrica —como lo propone el modelo puntuado— o por anagénesis. Si bien, para esta distinción en particular, debemos admitir que Gould y Eldredge han hecho una propuesta útil: una especie que haya evolucionado de acuerdo al modelo puntuado deberá presentarse en el registro fósil, por algún tiempo, de manera simultánea con su especie parental (lo cual sería imposible de observar bajo el supuesto de anagénesis). Sin duda, el protocolo de investigación que Gould y Eldredge propusieron en 1977 (ver p.97) ha sido una aportación importante para lograr extraer inferencias útiles a partir de la evidencia del registro fósil.

Pero incluso el estudio de los moluscos del lago Turkana de Williamson (1981a), el caso más sólido de evidencia empírica a favor del equilibrio puntuado —y que se apegó al protocolo de investigación de 1977—, recientemente ha sido objeto de serios cuestionamientos acerca de la validez de las interpretaciones inferidas de su base empírica (lo cual ilustra mi argumento sobre la gran dificultad en obtener evidencia irrefutable a partir de los datos paleontológicos). Sarah Samadi, Patrice David y Philippe Jarne (2000) decidieron utilizar los mismos parámetros empleados por Williamson —es decir, los diseñados por David Raup (1966) para el análisis geométrico de la morfología de las conchas—, en poblaciones naturales de *Melanooides tuberculata*, uno de los principales especímenes estudiados entre los fósiles del lago Turkana. Dado que *M. tuberculata* no se ha extinguido, y que hoy en día se le encuentra en casi todos los trópicos, Samadi *et al.* pudieron trabajar con las variaciones en las conchas de numerosos ejemplares vivos de diferentes poblaciones. Su objetivo era averiguar si, a partir de los mismos parámetros morfológicos empleados por Williamson, era posible discernir las variaciones de origen genético de las no genéticas. Puesto que se trataba de especímenes vivos, los resultados morfológicos podían contrastarse con los datos genéticos —lo que es imposible en el caso de los especímenes fósiles—, de esa manera podrían saber si el empleo exclusivo de los parámetros de la concha permitía hacer inferencias válidas sobre eventos de especiación. Y los resultados fueron que, en todos los casos estudiados, no era posible saber, a partir de la aplicación exclusiva de herramientas morfométricas, si los ejemplares estudiados estaban separados o no por grandes distancias genéticas. Muchos casos de dimorfismo sexual y de plasticidad

fenotípica resultaban fácilmente confundibles con casos de especiación si no se contaba con información adicional.

Debido a este tipo de complicaciones, algunos investigadores como Elizabeth M. Harper (1998), opinan que las dificultades para alcanzar un resultado coherente no derivan tanto de la calidad del registro fósil (que en el caso de los moluscos bivalvos es muy buena), como de que los caracteres seleccionados sean fáciles de definir y de ser medidos.

Pero hay otro señalamiento importante que hace Harper: menciona que muchos de los principales eventos de radiación adaptativa en el pasado de los bivalvos estuvieron asociados con innovaciones clave en las partes blandas de su anatomía y, por tanto, no son observables en las partes duras preservadas en el registro fósil. Así, por ejemplo, dos de las adaptaciones más importantes experimentadas por estos organismos fueron la evolución de branquias alimentadoras y la fusión del manto para producir sifones. La evolución de un sistema de branquias que podía ser empleado tanto para la alimentación como para la respiración liberó al pie de su función de recoger detritus y le permitió, por tanto, emplearlo para cavar madrigueras o adherirse al fondo. Por otra parte, la fusión del manto permitió la formación de sifones que complementaban los esfuerzos del pie para cavar madrigueras más hondas en el sedimento. Sin embargo, ambas innovaciones, aunque favorecieron una radiación significativa de géneros durante el Mesozoico temprano, resultan indistinguibles a partir de la evidencia preservada de las partes duras.

Harper concluye que, si bien con el registro fósil de algunos moluscos bivalvos —en particular el de la familia gryphaea—, hay mucho desacuerdo sobre si éste presenta un patrón evolutivo por equilibrio puntuado o uno gradual, el principal problema no es tanto la adecuación del registro fósil para este tipo de análisis, como la falta de acuerdo que hay entre los distintos investigadores sobre los estándares biométricos y la selección de caracteres a ser examinados (complicado por la inmensa variación ecofenotípica que despliega la mayor parte de las ostras).

Y, en efecto, varios autores coinciden en que éste es el principal problema para evaluar qué patrón evolutivo es el más común: que los dos bandos en la controversia simplemente no han logrado ponerse de acuerdo sobre la forma de estimar, cuantitativamente, las frecuencias relativas de la evolución gradual y la puntuada.

Pero este asunto no es pueril y no será fácil de resolver, ya que es muy difícil trazar adecuadamente una muestra aleatoria de linajes filéticos, a lo largo de la diversidad taxonómica y de los diversos espectros ambientales, en la que los patrones de la

evolución fenotípica puedan ser determinados empíricamente. Hasta ahora los intentos más serios al respecto los han llevado a cabo los puntuacionistas: Cheetham (1986) con un estudio sobre *Metrarabdotos* (un género de briozoarios marinos) y sobre todo Stanley y Yang (1987), quienes analizaron un grupo de fósiles de bivalvos originarios de la región oeste del Atlántico. Estudiaron 24 variables (normalizadas para el tamaño de la concha) en 19 linajes diferentes, con un total de más de 43,000 mediciones, siguiendo un exhaustivo método de muestreo que abarcó a todas las especies dentro de cuatro taxones de bivalvos (Lucinidae, Tellinacea, Veneridae y Arcticea), y todo ello a lo largo de un rango de tiempo de más de 4 millones de años (del Plioceno temprano al reciente). Además, con el objeto de reforzar el sustento empírico de sus resultados, Stanley y Yang también analizaron las variaciones morfológicas de la concha en poblaciones naturales actuales —ya que de las 19 especies estudiadas 12 existen todavía, y en otros 4 casos existen lo que probablemente sean sus descendientes inmediatos—, con lo cual obtuvieron sus estándares de comparación para los especímenes fósiles, además de que lograron establecer una similitud entre las variaciones geográficas de poblaciones actuales con las variaciones en el tiempo presentadas a lo largo de los 4 millones de años estudiados. Sus resultados confirmaron un patrón de cambio puntuado, pero también establecieron importantes estándares de medición para cualquier estudio ulterior.

Sin embargo, y a pesar de lo exhaustivo de estos estudios, sus resultados no han sido totalmente aceptados por la contraparte. Hoffman (1992) alega que sus muestras —si bien son un primer paso en la dirección correcta— se han concentrado en un solo medio ambiente, una sola área geográfica y muy pocos grupos orgánicos (todos los taxones pertenecen a los moluscos), conocidos previamente por ser particularmente favorables para mostrar patrones puntuados de cambio fenotípico. De manera análoga, Stanley (1992) acusa a los gradualistas de asumir que especies fósiles distintas pertenecen a un mismo linaje filético, con tan pocos fósiles intermedios que no es posible demostrar que hubo un cambio morfológico gradual dentro de un solo linaje, y además pasando por alto que, con frecuencia, se presentan traslapes entre ellas (lo que resulta inconsistente bajo el supuesto de anagénesis).

Así pues, en tanto no se pongan de acuerdo ambos bandos de la controversia en un mismo grupo de normas para la valoración de los datos fósiles, y en la forma en que se deben de estimar cuantitativamente las frecuencias relativas de la evolución fenotípica gradual y puntuada, de poco servirá que sigan acumulándose estudios de campo a favor y en contra del equilibrio puntuado, ya que su valor no será reconocido por la contraparte.

¿Sigue vigente la teoría del equilibrio puntuado?

La teoría del equilibrio puntuado ha cumplido ya treinta años de vida. Pero, ¿sigue vigente? Hemos mostrado, en el capítulo 7, que la polémica en *Nature* parece haberse diluido a principios de los años noventa, lo cual no impidió algunos enfrentamientos posteriores en el *New York Review of Books*. Sin embargo, y dado que este último sitio no es una publicación científica, es pertinente preguntarse de nuevo: ¿Sigue vigente la teoría? ¿Ha continuado viva dentro de las revistas científicas?

En este capítulo mostraré que la respuesta es sí. Que al finalizar el siglo veinte muchos investigadores siguen haciendo referencia a la teoría del equilibrio puntuado, si bien la polémica en torno suyo parece haber disminuido.

9.1 La teoría dentro de las páginas de *Paleobiology* y *Evolution*

Además de los artículos aparecidos en *Nature*, la controversia se hizo presente, de manera paralela —aunque de forma mucho más esporádica— en otras publicaciones científicas, como en *Systematic Zoology* (ver Vrba 1984; Gould y Eldredge 1986), en *Science* (ver Stebbins y Ayala 1981; Gould 1986), en *Skeptic* (ver Prothero 1992), en *Cladistics* (ver Murphy y Lovejoy 1998), en *Paleobiology* (ver Landé 1980) y en *Evolution* (ver Gingerich 1978).

Sin embargo, la manera en que analizaré en esta sección la permanencia o no de la teoría del equilibrio puntuado será, únicamente, basándome en las dos últimas de estas revistas especializadas: *Paleobiology* y *Evolution*. La razón de haber elegido estas dos publicaciones se debe a que considero que, si el equilibrio puntuado ha tenido algún grado de aceptación dentro de la comunidad científica, es en estas revistas especializadas, más que en ninguna otra, donde esta aceptación debería evidenciarse. Al

hacer esto, estoy aplicando el criterio de Michael Ruse (1999) de que a una teoría científica se la puede considerar viva en tanto continúen las referencias a la misma en trabajos posteriores.

La metodología seguida fue diseñada por Ruse, y consiste en analizar cuántos artículos han hecho referencia al equilibrio puntuado, entre todos aquellos artículos aparecidos en *Paleobiology*⁴⁷ y en *Evolution*.

En los siguientes dos cuadros se muestra el resultado global de este estudio. Los datos se presentan agrupados en períodos de cinco años (con excepción del último período, que corresponde a seis años, con el objeto de cerrar la estadística en el año 2000). El año inicial es 1975 porque *Paleobiology* comenzó a publicarse en ese año. Los datos para el lapso que abarca de 1975 hasta 1994 fueron recabados por Ruse (1999), y los últimos seis años fueron completados por mí.

En el Cuadro 9.1 se puede ver qué ha pasado en el caso de *Paleobiology*, y en Cuadro 9.2 se muestran los datos para *Evolution*:

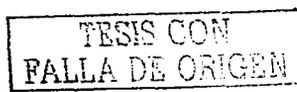
Artículos aparecidos en *Paleobiology* que citan obras del equilibrio puntuado

<i>Años de las publicaciones</i>	<i>Total de artículos en esos 5 años</i>	<i>Art. que citan al equilibrio puntuado</i>	<i>Contenido a favor de la teoría</i>	<i>Contenido en contra de la teoría</i>	<i>El contenido resulta neutral</i>
1975-79	177	18	8	3	7
1980-84	216	42	10	10	22
1985-89	226	30	9	8	13
1990-94	194	9	5	3	1
1995-00	200	27	4	0	23
Total:	1,013	126	36	24	66

Cuadro 9.1

Obsérvese que poco más del 12% (126/1,013) de los artículos totales han hecho alguna referencia al modelo puntuado. Asimismo, puede apreciarse que, aunque la mitad de las referencias son de carácter neutral, dentro de la otra mitad, son más las referencias de artículos que suscriben la teoría que aquellas que la rechazan.

⁴⁷ Gould y Eldredge han participado entusiastamente en la revista especializada en paleontología y paleobiología *Paleobiology* desde su fundación, en 1975. Gould, incluso, era mencionado en algunas contraportadas como uno de sus patrocinadores económicos. Desde su aparición, esta revista ha ocupado un lugar destacado entre las publicaciones profesionales de paleontología e historia natural. Por todas estas razones, es comprensible que la publicación científica *natural* para publicar trabajos empíricos sobre el equilibrio puntuado haya sido, precisamente, *Paleobiology*.



Artículos aparecidos en *Evolution* que citan obras del equilibrio puntuado

<i>Años de las publicaciones</i>	<i>Total de artículos en esos 5 años</i>	<i>Art. que citan al equilibrio puntuado</i>	<i>Contenido a favor de la teoría</i>	<i>Contenido en contra de la teoría</i>	<i>El contenido resulta neutral</i>
1975-79	469	6	0	1	5
1980-84	613	22	6	5	11
1985-89	538	7	2	3	2
1990-94	752	15	2	1	12
1995-00	1,065	13	1	1	11
Total:	3,437	63	11	11	41

Cuadro 9.2

En este caso, sólo el 1.8% (63/3,437) de los artículos totales hicieron alguna referencia al modelo puntuado. ¿Significa esto que *Evolution* no le presta atención a esta teoría? No creo que esta afirmación sea válida; el resultado mostrado tiene que ver mucho más con el hecho de que el contenido temático de esta revista es mucho más amplio que el de *Paleobiology*, abarcando temas tan diversos como la evolución a nivel molecular, estudios de campo en diversas áreas, reportes de experimentos de laboratorio, evolución en plantas –tema en el que, por cierto, no parece haberse publicado nada con relación a esta teoría– y estudios de genética de poblaciones. Así pues, esta menor frecuencia relativa no es un indicador, en sí mismo, de una declinación de la teoría del equilibrio puntuado.

¿Dónde, entonces, podríamos buscar una guía al respecto? Un indicador más apropiado lo encontramos en la tendencia que ha seguido la cantidad de artículos que citan a esta teoría (obsérvese la tercera columna del Cuadro 9.2). Aunque el número más alto lo tenemos para el quinquenio 1980-84, con 22 artículos, el promedio en estos 25 años ha sido de 13 artículos cada cinco años, y es justo esa cifra promedio la que ocupa el período más reciente de 1995 al 2000. Y lo mismo ocurre para la revista *Paleobiology*, donde el promedio de artículos que efectuaron citas al respecto es de poco más de 25 cada cinco años, cifra cercana a los 27 artículos en el período de seis años 1995-2000.

Así pues, no se aprecia una disminución en la presencia relativa de la teoría del equilibrio puntuado a través de las referencias en los artículos publicados tanto en *Paleobiology* como en *Evolution*. Por el contrario, más bien se observa una presencia estable en las páginas de estas dos revistas especializadas a lo largo de los 26 años mostrados. Esta conclusión difiere de la de Ruse (1999), pues él sostiene que sí ha habido una declinación en el interés por esta teoría (aunque podríamos reconciliar nuestras conclusiones de la siguiente manera: la teoría ha mantenido una presencia

estable en las páginas de estas revistas, pero el interés por ella parece disminuir con el tiempo, ya que la mayoría de las veces las referencias son de carácter neutral).

En el siguiente cuadro se muestran, de manera conjunta, los datos previos de lo que ha sucedido en *Paleobiology* y en *Evolution* con relación al equilibrio puntuado:

Artículos aparecidos en *Paleobiology* y en *Evolution*, firmados por autores distintos a Gould y Eldredge, que citan obras del equilibrio puntuado

<i>Años de las publicaciones</i>	<i>Artículos en Paleobiology que citan al equilibrio puntuado</i>	<i>Artículos en Evolution que citan al equilibrio puntuado</i>	<i>Total de artículos con citas al respecto</i>
1975-79	18	6	24
1980-84	42	22	64
1985-89	30	7	37
1990-94	9	15	24
1995-00	27	13	40
Total:	126	63	189

Cuadro 9.3

Como puede apreciarse, el promedio de artículos con citas a la teoría, visto de manera conjunta, ha sido de 38 cada cinco años (189/5). El mayor interés se alcanzó, en ambos casos, entre 1980 y 1984 (durante la fase radical de la teoría), y después de una aparente declinación las cifras han retornado a su promedio histórico.

Analicemos ahora, con mayor detalle, lo ocurrido durante el último período que presentamos (1995-2000) en cada una de ambas revistas. En el siguiente cuadro sobre *Paleobiology* se puede apreciar tanto la frecuencia de publicación (*Paleobiology* edita cuatro números al año), como el número de artículos que emplearon citas sobre obras de la teoría del equilibrio puntuado en cada uno de estos años:

Números de *Paleobiology* con artículos de autores distintos a Gould y Eldredge y que citan obras del equilibrio puntuado

<i>Número de la revista y año de publicación</i>	<i>#1</i>	<i>#2</i>	<i>#3</i>	<i>#4</i>	<i>Total de artículos con citas</i>
1995	2	2			4
1996	2	2	3		7
1997		1	1		2
1998	3	2	2	1	8
1999	1		1	1	3
2000			2	1	3
Total:					27

Cuadro 9.4

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Durante 1995-2000 esta revista publicó 200 artículos. Entre estos, hubo 27 artículos (de autores distintos a Gould y Eldredge) que emplearon en alguna medida la teoría en su texto, puesto que la citan (en 51 ocasiones), a lo largo de los 6 años y 24 números de la revista que se analizaron. Esta cifra significa que el 13.5% (27/200) de los artículos publicados en este lapso han hecho referencia a la teoría. Además, y como puede apreciarse, en la mayor parte de las revistas ha aparecido al menos un artículo con citas al respecto: el porcentaje de números (revistas) de *Paleobiology* que incluyeron citas sobre el tema, en comparación con el total de números publicados en este período, es del 67% (16/24).

Y sin embargo, al revisar el contenido de los artículos de estos seis años, podemos notar que la mayoría de las citas que han aparecido corresponden a meras referencias secundarias, a citas de pasada, y que los artículos que las incluyen no participan de la teoría ni de la controversia que inicialmente despertó. Cabe preguntarse, entonces, ¿qué artículos sostuvieron, realmente, a la teoría del equilibrio puntuado como un modo de evolución? Apenas los siguientes cuatro entre 1995 y el 2000:

- Lieberman, B.S., C. Brett y N. Eldredge. 1995. "A study of stasis and change in two species lineages from the Middle Devonian of New York State." *Paleobiology* 21:15-27
- Norris, R.D., R.M. Corfield y J. Cartlidge. 1996. "What is gradualism? Cryptic speciation in globarotaliid foraminifera." *Paleobiology* 22:386-405
- Miller, A.I. 1997. "Coordinated stasis or coincident relative stability?" *Paleobiology* 23:155-164
- Chiba, S. 1998. "Synchronized evolution in lineages of land snails in oceanic islands." *Paleobiology* 24:99-108

Hagamos a continuación el mismo ejercicio para el caso de *Evolution*, la cual editaba, hasta el 2000, seis números al año:

Números de *Evolution* con artículos de autores distintos a Gould y Eldredge y que citan obras del equilibrio puntuado

Número de la revista y año de publicación	#1	#2	#3	#4	#5	#6	Total de artículos con citas
1995		2			1		3
1996		1		2		1	4
1997			2		1		3
1998			1	1			2
1999							0
2000		1					1
Total:							13

Cuadro 9.5

Durante 1995-2000 *Evolution* publicó 1,065 artículos. Ahora bien, hay que recordar lo arriba explicado acerca del contenido temático mucho más amplio de esta revista. Por consiguiente, era de esperarse una menor representación de artículos con interés en la teoría del equilibrio puntuado en relación a lo encontrado en *Paleobiology*. A pesar de esto, y como puede apreciarse, hubo 13 artículos (de autores distintos a Gould y Eldredge) que emplearon en alguna medida la teoría en su texto, y que la citan (en 19 ocasiones), a lo largo de los 6 años y 36 números analizados de esta revista. Esta cifra significa que el 1.2% (13/1,065) de los artículos publicados en este lapso han hecho referencia al modelo del equilibrio puntuado. Además, la presencia del puntuacionismo también puede medirse en el hecho de que en casi todos estos años —la excepción es el año de 1999— han aparecido entre uno y cuatro artículos que citan la teoría. El porcentaje de números (revistas) de *Evolution* que incluyeron citas sobre el tema, en comparación con el total de números publicados en este período, es del 28% (10/36); es decir, uno de cada tres números, en promedio, ha publicado algún artículo que sigue citando en su bibliografía obras relativas a la teoría del equilibrio puntuado.

Pero, nuevamente, cabe preguntarse ¿cuántos de estos artículos trataron, realmente, sobre el tema del equilibrio puntuado como un modo de evolución? Esta vez, tan sólo dos entre 1995 y el 2000:

- Marko, P.B. 1998. "Historical allopatry and the biogeography of speciation in the Prosobranch Snail genus *Nucella*." *Evolution* 52:757-774
- Samadi, S., P. David y P. Jarne. 2000. "Variation of shell shape in the clonal snail *Melanoides tuberculata* and its consequences for the interpretation of fossil series." *Evolution* 54:492-502

En el *Anexo 2* al final de esta tesis (p.259), se muestra el detalle y la ubicación de las citas a la teoría del equilibrio puntuado, así como la relación de las citas totales que se han hecho sobre obras de Gould y Eldredge, tanto en *Paleobiology* como en *Evolution*, durante los años 1995-2000.

A partir de los datos que hemos analizado podemos concluir que: (1) La teoría del equilibrio puntuado ha permanecido viva, desde su surgimiento y hasta ahora, a través de referencias en las páginas de —por lo menos— estas dos revistas especializadas; (2) sin embargo, el interés por la misma ha declinado, ya que la gran mayoría de las citas no se refieren a artículos que traten directamente sobre el tema, ya sea respaldando o rechazando el modelo puntuado. En otras palabras, la polémica entre el equilibrio puntuado y el neodarwinismo ha perdido tanto intensidad como presencia en ambas publicaciones.

Esta segunda conclusión merece una explicación. Si continúa viva la teoría, ¿por qué la controversia ha disminuido? En el capítulo final de esta tesis presentaré una hipótesis que busca explicar el porqué de esta situación.

9.2 La vigencia del equilibrio puntuado en otras publicaciones científicas

En apoyo a la conclusión de que la teoría del equilibrio puntuado sigue vigente, en esta sección mostraré que, además de los artículos ya citados en las revistas analizadas en secciones anteriores (*Nature*, *Paleobiology* y *Evolution*), de 1988 a la fecha se han publicado, de acuerdo al índice temático que elabora la revista *Isis*, cuando menos los siguientes libros y artículos científicos cuyo contenido tiene que ver, enteramente, con la teoría del equilibrio puntuado y/o con la controversia que desató con el neodarwinismo:

- Fortey, R. A. 1988. "Seeing is believing: gradualism and punctuated equilibria in the fossil record." *Science Progress* 72:1-19
- Blitz, D. y M. Bunge. 1989. "Gradualism vs. saltationism in evolutionary biology from Darwin to Gould". En: Paul Weingartner y Gerhard Schutz (ed). *Philosophie der Naturwissenschaften*. Hölder-Pichler-Tempsky, pp. 297-301

- Wagner, G. 1989. "The variance allocation hypothesis of stasis punctuation". En: Hoyningen-Heune y F. Wuketits (ed.) *Reductionism and systems theory in the life sciences: Some problems and perspectives*. Kluwer Academic.
- Gould, S. J. 1990. "Speciation and sorting as the source of evolutionary trends, or things are seldom what they seem." En: K.J. McNamara (ed.) *Evolutionary Trends*. Belhaven, London.
- Shermer, M., et. al. 1992. "Is there a revolution in evolution?" En: *Skeptic*, 1(3), pp.18-85. (Contiene: Michel Shermer: "The mismeasurement of history: Darwin, Gould, and the nature of change". Donald Prothero: "Punctuated equilibrium at twenty: A paleontological perspective". S.J. Gould: "Punctuated equilibrium in fact and theory").
- Somit, A. y S. Peterson (ed.). 1992. *The dynamics of evolution: The punctuated equilibrium debate in the natural and social sciences*. Cornell University Press, New York. (Este libro está dedicado, en su totalidad, a analizar la controversia desatada por esta teoría, y contiene artículos de A. Somit, S. Peterson, S.J. Gould, S.M. Stanley, N. Eldredge, A. Hoffman, M. Ruse, K. Boulding, S. Cachel, A. Mazur, B. Gladue, G. Schubert y R. Masters).
- Prothero, D.R. 1992. "Punctuated Equilibrium at Twenty: a Paleontological Perspective." *Skeptic* 1:38-47
- Nichol, S.T., J.E. Rowe y W. Fitch. 1993. "Punctuated equilibrium and positive Darwinian evolution in vesicular stomatitis virus." *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 90:10424-10428
- Eldredge, N. 1996. "Hierarchies in macroevolution." En: D. Jablonski, D.H. Erwin y J.H. Lipps (ed.) *Evolutionary paleobiology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Murphy, R.W. y N.R. Lovejoy. 1998. "Punctuated Equilibrium or Gradualism in the Lizard Genus *Sceloporus*? Lost in Plesiograms and a Forest of Trees." *Cladistics* 14:95-103

Y a esta lista debemos añadir la siguiente, que se refiere a los libros profesionales sobre biología y evolución que dedican un capítulo, o al menos una sección, al tema del equilibrio puntuado (también a partir de 1988):

- Mayr, E. 1988. *Toward a new philosophy of Biology. Observations of an evolutionist*. Harvard University Press, Cambridge (artículo dedicado al equilibrio puntuado en pp.457-488).

- Eldredge, N. 1989. *Macroevolutionary Dynamics. Species, niches and adaptative peaks*. McGraw Hill, New York (un capítulo dedicado al equilibrio puntuado).
- Ridley, M. 1993. *Evolution*. Blackwell Scientific Publications, New York (ver pp.511-525; 576-579).
- Dennett, D. 1995. *Darwin dangerous idea: Evolution and the meanings of life*. Simon & Schuster, New York (capítulo sobre el equilibrio puntuado –al cual critica- en pp.429-513).
- Eldredge, N. 1995. *Reinventing Darwin: The great debate at the high table of evolutionary theory*. Wiley, New York (ver pp.64-79).
- Mayr, E. 1997. *This is Biology. The Science of the Living World*. Harvard University Press, Cambridge (sección sobre el equilibrio puntuado en pp.195-203).
- Futuyma, D.J. 1998. *Evolutionary Biology*. Sinauer Ass., Massachusetts (ver secciones especiales en los capítulos 6 y 24).
- Eldredge, N. 1999. *The Pattern of Evolution*. Freeman & Co., New York (ver pp.16-23 y 140-145).
- Ruse, M. 1999. *Mystery of Mysteries. Is Evoutlon a Social Construction?* Harvard University Press, Massachusetts (capítulo sobre Gould y el equilibrio puntuado en pp.135-152).
- Schwartz, J. H. 1999. *Sudden Origins. Fossils, Genes, and the Emergence of Species*. John Wiley and Sons, New York (ver pp.320-330).
- Gould, S.J. 2002. *The Estructure of Evolutionary Theory*. Harvard University Press, Cambridge (todo el capítulo 9 dedicado al equilibrio puntuado).

Estas dos listas, además de que sólo se refieren a publicaciones en idioma inglés, no son exhaustivas. Por el contrario, apenas representan una muestra, construida a partir de un solo índice (el de *Isis*), de la literatura científica que sigue ocupándose del tema.

9.3 La teoría del equilibrio puntuado en los libros de divulgación científica

Tanto Eldredge como Gould son, además de científicos profesionales, excelentes escritores de divulgación de la ciencia. Lo mismo ocurre con Richard Dawkins, en el lado contrario de la polémica. Y ello ha propiciado que una parte de la controversia se haya ventilado, desde su inicio y hasta la fecha, a través de este tipo de publicaciones. Esta situación a veces ha contaminado, con cierta carga de retórica, el debate que se lleva a cabo dentro del terreno de la ciencia profesional, pero también ha servido para popularizar la polémica. El aspecto positivo de esta popularización ha sido que muchas veces estas obras de divulgación han sido la puerta de entrada para que el público en general, y algunos biólogos profesionales, conozcan la controversia y se adentren en ella; un aspecto negativo ha sido que, en la medida en que la mayoría de los lectores de este tipo de textos no se toman la molestia de leer las fuentes primarias —además de que el lector no científico no tienen un fácil acceso a las mismas—, normalmente se quedan con una imagen deformada o parcial, y casi siempre incompleta, del contenido de la polémica.

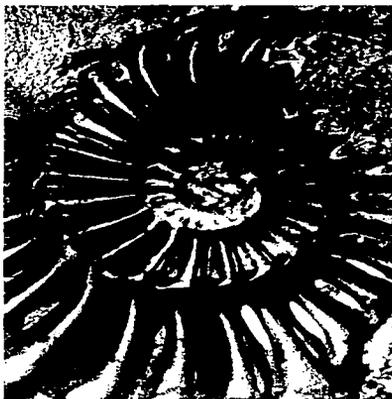
Veamos, pues, algunos de los libros que se han publicado en el ámbito de la divulgación científica —que hacen referencia explícita a la teoría— en los últimos años:

- Gould, S. J. 1993. *Eight little piggies: Reflections in natural history*. Norton, New York (ver pp. pp.263-265)
- Dawkins, R. 1996. *Climbing Mount Improbable*. W. W. Norton & Co. Inc., Londres (ver pp.105-107)
- Gould, S. J. 1996. *Full house: The spread of excellence from Plato to Darwin*. Harmony Books, New York (ver capítulo 5).
- Gould, S. J. 1996. *Dinosaur in a haystack: Reflections in natural history*. Harmony Books, New York (ver pp.127-136; 142-144)
- Stanley, S. M. 1998. *Children of the Ice Age*. Freeman & Co., New York (ver pp.188-198)

Nuevamente, se trata de una lista incompleta y sólo de publicaciones en inglés. Pero sirve para ilustrar la presencia importante del equilibrio puntuado —y quizá, aún más, la de los protagonistas de la controversia— en el terreno de la divulgación científica.

Parte III

**La teoría del equilibrio puntuado
desde la perspectiva de la
filosofía de la ciencia**



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

La importancia de los valores epistémicos y de la retórica en la controversia

10.1 Valores epistémicos y culturales de los principales protagonistas

En varios aspectos, los valores epistémicos de los autores de la teoría del equilibrio puntuado y los neodarwinistas coinciden. Finalmente, ambos bandos de la controversia son científicos dedicados al estudio de la evolución. También, por ello mismo, resultan parecidas sus propias concepciones sobre la historia evolutiva de la vida en nuestro planeta. Y, sin embargo, en los pocos puntos en que discrepan, las diferencias son profundas. Sus respectivas visiones de lo que resulta importante en el estudio de la evolución representan diferentes tradiciones históricas, e implican distintas preferencias culturales y epistemológicas.

Antes de concentrarnos en estas distinciones veamos, primero, las coincidencias básicas. Tanto los neodarwinistas como Gould y Eldredge están de acuerdo en que la evolución en la Tierra ha procedido por causas exclusivamente naturales; ninguno de ellos posee el menor rasgo de pensamiento teleológico. Tanto neodarwinistas como puntuacionistas coinciden en que sólo la selección natural produce adaptaciones y la consiguiente adecuación al medio; que no hay nada de inevitable en las *tendencias* evolutivas y que el azar juega un papel importante en la producción de las variaciones sobre las que podrá actuar la selección natural. Ambas corrientes de pensamiento están de acuerdo en que las nuevas especies no evolucionan mediante saltos —ambas son igualmente antisaltacionistas— y que las macromutaciones con grandes efectos fenotípicos son, además de raras, casi siempre terriblemente desventajosas. Coinciden, por tanto, en que la historia evolutiva de las adaptaciones normalmente está constituida por una serie de pequeños cambios, que se van acumulando. En todos estos aspectos, ambos bandos de la controversia son igualmente darwinistas.

Tanto neodarwinistas como puntuacionistas son, además, igualmente gradualistas en el sentido que hemos definido al término en la p.37 (sí bien, por supuesto, no lo son bajo otras definiciones, particularmente la que hace al gradualismo equivalente con tasas constantes de cambio).

Veamos ahora en qué valores difieren. Aquí será necesario personalizar en algunos casos. Para empezar, Steven Gould y Nilkes Eldredge, por un lado, y John Maynard Smith y Richard Dawkins, por el otro, son representantes de diferentes tradiciones nacionales y culturales de la biología evolutiva. Maynard Smith estudió genética directamente con John B. S. Haldane, mientras que Dawkins hizo su doctorado bajo la tutela de Niko Tinbergen, el famoso etólogo. Los dos fueron formados bajo una tradición que pone el acento en las adaptaciones.

Eldredge y Gould, por su parte, estudiaron paleontología en un medio universitario con menor propensión por el aspecto adaptativo, y en el caso particular de Gould se formó a sí mismo, también, en la tradición morfológica alemana. Resulta obvio, por lo demás, que el aspecto adaptativo es más evidente en el estudio de animales vivos que en el estudio de los fósiles (sin que esto quiera decir que no sea, también, muy importante en la paleontología).

En cuanto a su historia personal, Gould creció en una familia judía laica y se educó en escuelas públicas estadounidenses (un ambiente, ciertamente, muy distinto a la educación en universidades privadas y conservadoras que recibieron, en Inglaterra, Maynard Smith y Richard Dawkins). Además, el padre de Gould era marxista y Gould alardeaba de ello —ver cita de la p.95—, así como de la relevancia de una *filosofía general del cambio* para el pensamiento científico. Sin embargo, no hay elementos para creer que este último detalle biográfico haya sido decisivo en las preferencias conceptuales de Gould, puesto que Maynard Smith, su adversario teórico, también simpatiza con ideas marxistas y comparte muchas de las inquietudes sociales de Gould.

Los neodarwinistas como Maynard Smith, Richard Dawkins y George Williams, por un lado, y del otro lado los puntuacionistas, parten de dos perspectivas distintas de la biología evolutiva. Para los primeros, la adecuación de los organismos —sus adaptaciones, o su *buen diseño*— es el problema central a ser explicado. En un mundo sin diseñadores divinos, el poder explicar cómo han evolucionado las complejas estructuras adaptativas es lo más importante ("lo que espero de una teoría sobre la evolución es que explique los mecanismos complejos, bien diseñados, como los corazones, las manos, los ojos y la ecolocalización" dice Dawkins 1986, p.265). Y la selección natural es el único mecanismo

natural que puede explicarlas. Por consiguiente, es de esperar en esta perspectiva evolutiva que se ponga el acento en la selección y en las adaptaciones.

Sin embargo, Eldredge y Gould parten de otra perspectiva, naturalmente influenciada por las características de su profesión. Lo que ellos ven es que muchas formas vivas que existieron en el pasado de pronto se extinguen, y que otras parecen transformarse casi instantáneamente, mientras que la mayoría permanece sin cambio por largos períodos de tiempo. Estos tres fenómenos son más evidentes en el registro fósil que la selección natural. Además, para ellos –sobre todo para Gould– el aspecto conservativo de los diseños corporales y de las morfologías a lo largo de los linajes es mucho más impactante que las adaptaciones que implican; estas adaptaciones son importantes, pero no son *lo más* importante, sino, en todo caso, tan importantes como las constricciones al desarrollo o los patrones de diversidad producidos por la selección de especies. Para ellos resulta mucho más desafiante comprender –ver cita de la p.148– por qué existen millones de especies de escarabajos y sólo unas pocas de pognóforos, que buscar la explicación del diseño de los escarabajos. Y, en todo caso, la explicación adaptativa del diseño de los escarabajos no basta para explicar porqué ese grupo ha especiado tanto, mientras que los pognóforos, que también cuentan con un buen diseño, no lo han hecho.

Es comprensible, entonces, que para Eldredge y Gould las explicaciones a otros niveles se vuelvan tan importantes como la de la selección natural al nivel de los individuos. No pueden entender los patrones que observan sin esos mecanismos adicionales. Y, por lo tanto, no pueden estar de acuerdo en que las explicaciones privilegien el aspecto adaptativo, no porque no sea importante a su nivel, sino porque sólo explica eso: un nivel.

Para Gould el pluralismo explicativo es un valor tan importante, que cuando ha tenido que denominar al grupo al que pertenece lo hace diciendo que son los “pluralistas”, en contraposición a los “fundamentalistas”. Tal fue el caso, por ejemplo, en la polémica que tuvo lugar en el *New York Review of Books*:

The “fundamentalists” among evolutionary theorists revel in the belief that one overarching law –Darwin’s central principle of natural selection– can render the full complexity of outcomes (by working in conjunction with auxiliary principles, like sexual reproduction, that enhances its rate and power). The “pluralists”, on the other hand –a long line of thinkers including Darwin himself, however ironic this may seem since the fundamentalists use the cloak of his name for the distortion of his position– accept natural selection as a

paramount principle (truly *primus inter pares*), but then argue that a set of additional laws, as well as a large role for history's unpredictable contingencies, must also be invoked to explain the basic patterns and regularities of the evolutionary pathways of life (Gould, NYRB, jun.26, 1997).

El valor del pluralismo explicativo surge, para Gould, de la diversidad de la propia vida. Por ello es un valor epistémico: porque no podría –en su manera de enfocar la biología– estudiarse la diversidad y complejidad de la naturaleza con una teoría que no refleje en sí misma esta diversidad y complejidad. En el mismo artículo de junio 26 (donde emplea el término de *algoritmos* en referencia al uso que hace del mismo Daniel Dennett) termina su ensayo diciendo:

We live in a world of enormous complexity in organic design and diversity –a world where some features of organisms evolved by an algorithmic form of natural selection, some by an equally algorithmic theory of unselected neutrality, some by the vagaries of history's contingency, and some as by products of other processes. Why should such a complex and various world yield to one narrowly construed cause? (Gould, NYRB, jun.26, 1997).

Es por todo esto que sostengo que el pluralismo explicativo es un valor epistémico fundamental para los puntuacionistas.

Michael Ruse (1999) señala una importante influencia cultural para el caso de Gould. Cuando éste se preparó para escribir *Ontogeny and Phylogeny* se sumió en el estudio de la tradición morfológica alemana, y a partir de entonces la *Naturphilosophie* (la filosofía holística que recalca que los rasgos más importantes de la vida orgánica son los isomorfismos que vinculan a los seres entre sí) lo influenció de manera permanente. Es por esta influencia cultural que la adaptación comenzó a parecerle, en muchos casos, secundaria o inexistente, y la unidad de los planes corporales o *Baupläne*, lo esencial. De esta influencia parte su crítica ulterior al adaptacionismo:

Then remember that all of this was reinforced in the 1970's when Gould embarked on researching and writing his magisterial *Ontogeny and Phylogeny*⁴⁸. From thence forward Gould was inclined, if not more inclined, to think from the Naturphilosophie paradigm as

⁴⁸ Como puede apreciarse en el Anexo 2, de todas las obras de Gould citadas por otros autores en los últimos años en *Evolution y Paleobiology*, la de *Ontogeny and Phylogeny* ocupa, con mucho, el primer lugar. El artículo conjunto de 1972 con Eldredge se encuentra en segundo lugar.

from the Darwinian one. And here certainly one feels that there was (and is) more than disinterested understanding. There is positive enthusiasm—pride in standing in line with the great German biologists of the past (Ruse 1999, p.144).

Es por esto que Gould hace tanto énfasis en las constricciones al desarrollo. Y es que, en su concepción, estas constricciones durante el desarrollo embrionario tal vez impliquen que las nuevas formas orgánicas, los *Baupläne*, no sean tan completamente funcionales como tradicionalmente se ha interpretado. A lo mejor son más accidentales que adaptativos y, entonces, la adaptación ha jugado un papel mucho más reducido de lo que piensan los neodarwinistas.

Esta posición tenía que enfrentarse, inevitablemente, con la de Richard Dawkins, George Williams y Maynard Smith, para quienes —como ya hemos dicho—, no hay nada más importante que explicar los procesos de cambio que han llevado a un buen diseño adaptativo. Para Gould, en cambio, hay otras cosas igual de importantes, como encontrar la explicación de por qué no han surgido nuevos *Baupläne* en los últimos cientos de millones de años.

Kim Sterelny (2001) hace notar que Gould, de hecho, tiene una diferente concepción del mecanismo de la evolución que la que manejan los neodarwinistas, pues para Gould la selección está fuertemente constreñida por los límites de la variación en los linajes. Debido a esto, para Gould las constricciones genéticas revisten un mismo nivel de importancia que la selección natural. La selección, por tanto, no es *el* factor fundamental, sino uno de varios.

Además, para Gould el aspecto aleatorio en la historia de la vida juega un papel mucho más importante que para la mayoría de los neodarwinistas, sobre todo cuando recalca que, al menos a veces, el azar puede jugar un papel más importante que las adaptaciones. Así, por ejemplo, en *La vida maravillosa* escribe:

No sabemos con seguridad que la diezmación en Burgess Shale fuera una lotería. Pero no tenemos pruebas de que los ganadores gozaran de superioridad adaptativa, o de que un pronosticador contemporáneo pudiera haber designado a los supervivientes. Todo lo que hemos aprendido... retrata a los perdedores de Burgess Shale como adecuadamente especializados y eminentemente capaces.

La idea de la diezmación como una lotería convierte la nueva iconografía de Burgess Shale en una concepción radical sobre las rutas de la vida y la naturaleza de la historia (Gould 1991, p.242).

Me parece que un neodarwinista estaría de acuerdo en que, para los casos de extinciones masivas, esta afirmación es razonable. Pero dudo que, fuera del contexto de este tipo de extinciones, le asignara un peso tan grande en la historia de la vida como Gould lo hace aquí e, incluso de una manera más clara, en *Full House*:

Si un pequeño y extraño linaje de peces no hubiera desarrollado aletas capaces de soportar su peso sobre la tierra (aunque las aletas evolucionaran por razones diferentes en lagos y mares), nunca hubieran surgido los vertebrados terrestres. Si un objeto extraterrestre de gran tamaño (el acontecimiento aleatorio imprevisible definitivo) no hubiera precipitado la extinción de los dinosaurios hace 65 millones de años, los mamíferos seguirían siendo criaturas pequeñas, confinadas a los rincones y grietas del mundo de los dinosaurios... Si una pequeña y frágil población de protohumanos no hubiera sobrevivido [como decía Shakespeare] a los tiros y flechazos de la insultante fortuna (y a una extinción potencial) en las sabanas de África, *Homo sapiens* no habría surgido ni se habría propagado por todo el globo. Somos un accidente glorioso de un proceso impredecible sin ninguna tendencia a la complejidad... (Gould 1996, p.216).

Por otra parte, Eldredge, y sobre todo Gould, han sido muy críticos del enfoque de Williams y Dawkins sobre la selección al nivel de los genes. Esto podría parecer una contradicción, si pensamos que Eldredge y Gould han sido los principales promotores de la idea de múltiples niveles de selección. Pero en realidad no lo es, ya que para los puntuacionistas –en su mayor parte partidarios de una cohesión del genotipo– el efecto de un gen particular en el fenotipo depende de los demás genes (además, por supuesto, de una serie de factores ambientales). Por consiguiente, son escépticos de que un gen particular pueda tener un efecto suficientemente consistente sobre el organismo que lo carga como para afectar, individualmente, su valor de adecuación.

En cuanto a la selección de especies, hemos mostrado que neodarwinistas como Maynard Smith y Dawkins (ver, respectivamente, p.140 y pp.175-176) no tienen ningún problema en aceptarla. La discrepancia está en el valor que le asignan dentro del proceso evolutivo general, comparado con la importancia que le confieren los puntuacionistas.

Finalmente, hay diferencias incluso en la forma en que los protagonistas de esta controversia piensan en la ciencia en general. Stereiny (2001) afirma que Dawkins se concibe a sí mismo como un heredero de la Ilustración y piensa que la ciencia debería regir las descripciones que nos hagamos de nosotros mismos y del mundo, en tanto que

es cierta, bella y completa. Por ello, para Dawkins la ciencia debería regir como nuestro único estándar de racionalidad. Ruse (1999) añade que en los textos de Dawkins es característica, también, una inmensa hostilidad contra la religión, que refleja claramente los propios valores del autor. Gould, en cambio, no piensa que la ciencia sea completa. Para Gould las humanidades, la historia, e incluso la religión, ofrecen elementos valiosos sobre cómo deberíamos vivir, independientemente de cualquier posible descubrimiento científico.

Un factor no propiamente epistémico que para Eldredge y Gould (sobre todo para éste último), representa una de sus motivaciones principales –ver la sección 6.3.2 y, también, Gould 1983b– ha sido el elevar el rango de su especialidad: la paleontología. Gould ha señalado en varias ocasiones que la paleontología debe tener, al menos, el mismo rango que la genética en la jerarquía científica. Ruse (1999) ha llamado a esto un metavalor epistémico (es decir, una norma que se aplica a la ciencia pero que no es interna a ella, algo que configura y justifica su contenido más que un contenido propio de la ciencia). Y este metavalor ha definido el tono de los principales artículos que configuran la teoría del equilibrio puntuado.

De hecho, la crítica de Eldredge y Gould al "reduccionismo" de la síntesis moderna debe a este metavalor casi tanto, como a su concepción de que la teoría de la evolución debe de ser jerárquica. Y es que el reduccionismo es cuestionado no solamente en el sentido de que los fenómenos de un nivel no pueden ser reducidos a las categorías explicativas del nivel inferior (la explicación usual que argumentan los puntuacionistas), sino también en otro sentido que no se llega a decir explícitamente, pero que subyace en las explicaciones: que lo que ocurre en el nivel superior es importante para la adecuada comprensión de los mecanismos causales del nivel inferior. Dicho de una manera más sencilla (y un tanto simplista): lo que la paleontología descubre debe de ser tomado en cuenta para revisar nuestros conocimientos en genética.

Es por todo esto que, para Eldredge y Gould, el neodarwinismo debe de ser *expandido*. No es que esté equivocado. Es que está, fundamentalmente, incompleto.

Ahora bien, desde un punto de vista estrictamente epistémico, debemos recordar que una de las justificaciones –ver pp.65 a la 67– del artículo de Eldredge y Gould en 1972, fue que las interpretaciones convencionales del registro fósil eran *ad hoc* y, además, inconsistentes con las concepciones modernas del proceso evolutivo. Por lo

tanto, la consistencia ha sido un principio epistémico endosado por los puntuacionistas desde su mismo origen.

Además de la consistencia, Eldredge y Gould se han esforzado porque su obra tenga capacidad predictiva y otras virtudes epistémicas, como mayor capacidad explicativa. En el primer punto (la capacidad predictiva) la teoría sobre los niveles jerárquicos de selección ha mostrado ser fértil y conducir a la explicación de cuestiones hasta entonces inexploradas o ignoradas (como, por ejemplo, la comprensión que permite de los patrones actuales de biodiversidad). En el segundo punto (mayor capacidad explicativa), la aplicación de la teoría de especiación de Mayr a la paleontología —es decir, la primera parte de la teoría del equilibrio puntuado— ha mostrado tener una mayor capacidad de explicar la evolución de numerosos casos concretos (*Phacops rana*, los moluscos del lago Turkana, los caracoles del género *Cerion*, etc.), y el enfoque de la selección de especies ha ofrecido, también, alternativas explicativas más convincentes para varias *tendencias* evolutivas (como los analizados en las pp.89-90 y 192).

Por último, desde el lado de los neodarwinistas, los valores epistémicos de consistencia, capacidad predictiva y mayor poder explicativo son plenamente compartidos por todos ellos. No me parece, sin embargo, que el pluralismo explicativo sea un valor que les interese defender *per se*. Al menos en esto último, sí existe una diferencia genuinamente epistémica con los puntuacionistas, en medio de muchas otras diferencias que, como hemos visto, son más bien culturales y de metavalores.

10.2 Las herramientas retóricas empleadas en la controversia

La retórica tiene que ver con *las condiciones necesarias y suficientes para crear un discurso persuasivo*. Y, en opinión de Alan G. Gross (1996), esto aplica para cualquier campo, incluido el científico. Es por esto que, en esta sección sobre la retórica de la controversia, no estoy pretendiendo decir que la polémica en torno al equilibrio puntuado sea como la oratoria, pero sí que, al igual que en la oratoria, todas las controversias —y la transmisión de cualquier teoría científica— son, también, empresas retóricas, centradas en la persuasión.

Para Aristóteles la retórica debía limitarse a aquellas actividades en las cuales el conocimiento era incuestionablemente una cuestión de persuasión: la política y el derecho. Sin embargo, en la acepción anterior a Aristóteles, es decir, la de los sofistas, la

retórica abarcaba a toda la creación de conocimiento, y es en este sentido sofista que Gross considera que también abarca a la ciencia. En su opinión, la visión retórica de la ciencia no niega "los hechos en bruto de la naturaleza", sino que afirma, simplemente, que cualesquiera que sean estos hechos, no son conocimiento ni ciencia *por sí mismos*.

Para Gross, el conocimiento científico consiste en la respuesta que se dé, en un determinado momento, a estas tres preguntas: ¿qué rango de hechos de la naturaleza merece la pena investigar? ¿Cómo debe investigarse este rango? ¿Qué significan los resultados de esta investigación? Pero los hechos en bruto, por sí mismos, no significan nada. Sólo las declaraciones (la exposición de los hechos), tienen significado, y siempre necesitamos persuadir a los otros sobre la verdad de estas declaraciones. Ahora bien, este proceso por el cual los problemas a estudiar son seleccionados y los resultados son interpretados, es un proceso esencialmente retórico: sólo a través de la persuasión se logra establecer la importancia y el significado de cualquier hecho.

Por todo esto, para Gross el avance científico a lo largo de la historia ha sido tanto un triunfo epistemológico como retórico. Más allá de si uno coincide plenamente o no con esta afirmación, lo cierto es que la controversia en torno a la teoría del equilibrio puntuado ha sido, típicamente, un caso en que los argumentos científicos se han mezclado, desde su inicio, con toda una serie de herramientas retóricas, donde cada bando ha buscado obtener el establecimiento de su propia interpretación de la evolución. Veamos, a continuación, cuáles han sido los principales recursos retóricos empleados por los protagonistas de la controversia.

10.2.1 Los recursos retóricos de Eldredge y Gould

En el artículo inicial de la teoría del equilibrio puntuado, en 1972, Eldredge y Gould elaboran una argumentación en cuatro pasos —cada uno de ellos con recursos retóricos particulares— para convencernos de por qué su teoría es mejor que la del gradualismo filético:

En el primer paso (ver pp. 59-60), sostienen que nuestras expectativas teóricas colorean nuestra percepción a tal grado, que difícilmente podemos llegar a nuevas concepciones a partir de los hechos que han sido colectados, precisamente, bajo la influencia de estas expectativas teóricas. Además, al no darnos cuenta de que nuestras percepciones y descripciones se llevan a cabo bajo la influencia de alguna teoría,

creemos que observamos de manera objetiva. Entonces, a pesar de que nuestra teoría esté equivocada, no podemos refutarla. Para sustraernos de este dilema, primero debemos poseer una mejor teoría, pero ésta no podrá surgir de los datos acumulados bajo la luz de la teoría anterior. Es decir, debemos dar el beneficio de la duda, primero, a una nueva teoría, y después coleccionar datos bajo su propia y nueva iluminación para ver si la evidencia empírica la respalda. Y esta nueva teoría que se propone, por supuesto, es la del equilibrio puntuado.

En este párrafo he tratado de resumir el argumento de la primera parte del artículo. Se trata de un argumento retórico poderoso: Eldredge y Gould nos dicen que hemos estado coleccionando e interpretando evidencia paleontológica de manera sesgada, y que ni siquiera nos hemos dado cuenta. Y al mismo tiempo nos ofrecen una salida: su propia teoría. No nos piden que la aceptemos *a priori*, pero sí que le demos el beneficio de la duda y que la pongamos a prueba, es decir, que nos atrevamos a coleccionar e interpretar las evidencias, a partir de ahora, bajo la luz nueva de la interpretación puntuacionista. ¿Cómo negarnos a intentarlo? ¿Quién quiere seguir haciendo interpretaciones sesgadas?

A continuación hacen uso de un nuevo recurso: la proclama de que la consistencia *también* nos obligaría a darles crédito. Y es que, en el segundo paso, Eldredge y Gould nos advierten que su propia interpretación también puede estar sesgada, así que nos piden que les demos crédito no por sí mismos, sino por el crédito que nos merezca la nueva síntesis, ya que la imagen que ellos ofrecen es mucho más consistente con la moderna teoría de la evolución que la que los propios paleontólogos del pasado han venido ofreciendo:

The idea of *punctuated equilibria* is just as much a preconceived picture as that of phyletic gradualism. We readily admit our bias towards it and urge readers, in the ensuing discussion, to *remember that our interpretations are as colored by our preconceptions as are the claims of the champions of phyletic gradualism by theirs*. We merely reiterate: (1) that one must have some picture of speciation in mind, (2) *that the data of paleontology cannot decide which picture is more adequate*, and (3) that the picture of punctuated equilibria is more in accord with the process of speciation as understood by modern evolutionists. (Eldredge y Gould 1972, p.98; las cursivas son mías).

El tercer paso es, probablemente, el que conlleva una intención más deliberadamente retórica: Eldredge y Gould caracterizan al gradualismo filético (ver p.61) de una manera que, en seguida, les facilitará su crítica. De esta forma, hacen lo que

Maynard Smith (1993) y Daniel Dennett (1997) han calificado como el truco básico de los puntuacionistas: crear un “hombre de paja” (*strawperson*) para, después, poder desbaratarlo fácilmente; se trata del recurso retórico de la refutación por medio de la caricaturización del oponente.

En el cuarto paso de su argumento, Eldredge y Gould nos dicen que además debemos darle mayor credibilidad a su teoría no sólo porque ésta es más consistente con la síntesis moderna, sino también porque posee mayor *poder heurístico* en la reconstrucción de los hechos del pasado, y para ello nos ofrecen el ejemplo de los trilobites *Phacops rana* (ver pp.72-73).

En el artículo de 1972 incluso las representaciones gráficas jugaron un papel retórico. En las ilustraciones del artículo números 5-8 y, particularmente, en la 5-10 –ésta última se encuentra reproducida en la Figura 5.4, en la p.70– se nos muestra un árbol filogenético con una imagen radical del proceso: los cambios en el diseño morfológico ocurren únicamente durante la especiación, y tienen lugar casi instantáneamente. Además, las especies no cambian absolutamente nada desde su inicio y hasta su extinción. El patrón dominante es, como puede apreciarse gráficamente y de forma abrumadora, la estasis. ¿Cómo podríamos dudarle, si lo estamos viendo?

Revisemos ahora las estrategias retóricas empleadas a lo largo de la controversia. Quizá la más empleada ha sido la que describimos arriba como el tercer paso retórico en el artículo de 1972: la caricaturización del oponente. En numerosas ocasiones, Eldredge (ver 1985a y 1995) y Gould (cuando menos en 1980, 1993, 1997a,b y 2002) han etiquetado a los neodarwinistas –sobre todo a los que se atrevieron a expresar opiniones en contra de la teoría del equilibrio puntuado– de “fundamentalistas”, “ultradarwinistas” o “ultraortodoxos”, y les han achacado posiciones que no sostienen. En algunos casos –y aquí es donde se hace más evidente la intención retórica– la estrategia ha consistido en achacarles creencias que, aunque ellos difícilmente compartirían, sí las tenía Darwin (y, puesto que son los fieles seguidores de Darwin, entonces *deben* de compartirlas). Como ejemplo, cito a Gould en el *New York Review of Books* del 14 de enero de 1993:

Dennett writes “I can no see why any adaptationist would be so foolish as to endorse anything like ‘extrapolationism’ in a form so ‘pure’ as to deny the possibility or even likelihood that mass extinction would play a major role...” But Darwin himself took just such a position in trying to identify mass extinction as an artifact of an imperfect fossil record (see “On Extinction”, pp. 317-322 in the 1859 first edition of the *Origin of Species*).

Y bien, por supuesto que Darwin estaba en contra del argumento de las grandes extinciones, tanto porque lo consideraba una posible mala interpretación de las discontinuidades del registro fósil, como por el abuso que de dicha idea había hecho Cuvier. Pero, ¿acaso no habría podido cambiar Darwin de opinión si hubiera podido conocer las investigaciones de Walter Álvarez sobre la capa de iridio en el límite K/T? En todo caso, los neodarwinistas ya no comparten esa idea, en particular, de Darwin. Pero Gould nos quiere convencer de que sí, puesto que son neodarwinistas. (Puestos en un plan tan purista, también deberíamos de esperar que los neodarwinistas creyeran en la existencia de caracteres adquiridos, puesto que en *El origen de las especies* Darwin todavía hace mención de ellos).

Lo paradójico de esta estrategia es que resulta inconsistente con otro camino que, a veces —como en el *New York Review of Books* del 12 de junio de 1997—, también empleó Gould: decir que los puntuacionistas son plurales como Darwin, mientras que los neodarwinistas son *más* ortodoxos que el mismo Darwin, sobre todo en lo relativo a la importancia relativa de la selección natural (en esa ocasión, Gould cita a su favor la frase de Darwin al final de la introducción del *El origen de las especies*: "I am convinced that natural selection has been the main but not the exclusive means of modification"). En este caso, es Gould quien se presenta a sí mismo y a su grupo ("los pluralistas") como los seguidores más directos de Darwin, a diferencia de sus oponentes (permítaseme citar de nuevo la siguiente frase):

The "pluralists", on the other hand —a long line of thinkers including Darwin himself, however ironic this may seem since the fundamentalists use the cloak of his name for the distortion of his position— accept natural selection as a paramount principle (truly *primus inter pares*), but then argue that a set of additional laws, as well as a large role for history's unpredictable contingencies, must also be invoked to explain the basic patterns and regularities of the evolutionary pathways of life (Gould, NYRB, jun. 12, 1997).

En otras ocasiones, Gould rechazó la posibilidad de coincidir con quienes había diferido en el pasado, incluso cuando su oponente le concedía una buena parte de razón. En esos casos, la estrategia retórica consistió en seguir presentando discrepancias en puntos donde prácticamente ya no las había. Así sucedió, por ejemplo, cuando Maynard Smith le concedió razón a Gould sobre la importancia estocástica de las extinciones en masa (ver pp.141-142) y, también, cuando respaldó su postura contra el

panadaptacionismo, en su comentario sobre el artículo de Gould y Lewontin (1979) sobre las pechinas de San Marcos:

By and large, I think their paper had a healthy effect. There are plenty of bad adaptive stories: we can all laugh at the suggestion that flamingos are pink because it camouflages them against the sunset. Their critique forced us to clean up our act and provide evidence for our stories. But adaptationism remains the core of biological thinking. Confronted with feathers, or eyes, or ribosomes, we cannot but ask what they are for (Maynard Smith, NYRB, nov. 30, 1995).

Otra herramienta retórica empleada ha sido la prolepsis, es decir, la "refutación anticipatoria", en la cual "un argumento opositor es anticipado y respondido directamente por el retórico" (Cecarrelli 2001, p.39). La prolepsis ha sido empleada por Gould y Eldredge en muchos de los ejemplos que han ofrecido sobre el equilibrio puntuado y la selección de especies: primero nos muestran la interpretación evolutiva o la reconstrucción filogenética que ha elaborado el gradualismo filético tradicional, junto con sus argumentos, y luego nos presentan su propia propuesta, en la cual los argumentos resaltan con un mayor poder explicativo.

Este proceso puede apreciarse con claridad en el segundo artículo del equilibrio puntuado (Gould y Eldredge 1977), donde hablan del poder explicativo de la teoría especiacional (ver p.89) y, como ejemplo, citan el estudio de Stanley (1975b) sobre la razón de la existencia de tantas especies con reproducción sexual. Como marca la prolepsis, Gould y Eldredge presentan primero todos los argumentos tradicionales sobre la diversidad de especies sexuales que podrían oponerse al suyo (que el sexo acelera la evolución al proveer mecanismos de recombinación genética; que permite una rápida propagación en la población de las mutaciones favorables, etc.), y sólo después de revisar estas posibles refutaciones presentan su propia propuesta: la proliferación de especies sexuales no depende de los beneficios adaptativos inmediatos que el sexo proporciona sino, simplemente, de que los clones asexuales no especian fácilmente, mientras que los clados sexuales sí.

Sin duda, otro de los recursos retóricos más empleados por ambos bandos de la controversia ha sido la presentación de analogías y metáforas en apoyo a su propio discurso.

En el artículo de 1972 hay una analogía que constituye, de hecho, una parte esencial de las consecuencias macroevolutivas de la teoría del equilibrio puntuado: la que sus autores denominaron como la "regla de Wright" (ver p.87), es decir, que así como las mutaciones en una población son estocásticas con respecto a la selección, de manera análoga la especiación resulta estocástica con respecto a la dirección de cualquier tendencia macroevolutiva. La consecuencia teórica de esta analogía, como hemos visto, es que, retrospectivamente, es posible observar un *aparente* cambio direccional en la historia evolutiva de algunos linajes, pero éste, en realidad, sólo es el producto de la supervivencia diferencial de algunas de las especies de este linaje sobre otras. En este caso estamos frente a una analogía explicativa, que no conlleva otra intención más que la de persuadir sobre un nuevo concepto por medio de su comparación con uno similar ya previamente aceptado.

Pero no todas las analogías que se han empleado llevan, exclusivamente, una intención explicativa. Cuando Gould nos presenta, tanto en el caso de la evolución de los homínidos (Gould 1976) como en la de los equinos (ver sección 8.1), que el gradualismo filético tradicional tiende a mostrar *escaleras* (una única tendencia evolutiva ascendente) donde realmente hubo *arbustos* (una multitud de tendencias evolutivas, en diferentes direcciones, donde ninguna de ellas era más importante que el resto), está empleando una metáfora que no sólo tiene una intención explicativa sino, también, el propósito de descalificar la interpretación evolutiva del bando contrario.

Otras veces, las metáforas han sido empleadas con fines más bien literarios, como cuando Gould y Eldredge defendieron en *Nature* el concepto de selección de especies:

Maynard Smith ends by welcoming us back to his conceptual edifice. But while he was out crusading for his castle, the building was growing. The darwinian ground floor is as vibrant as ever, but a wonderful basement has been added for gene and cell-lineage level selection —and a lovely attic for the level of species (Gould y Eldredge 1988, p.19).

Este aspecto de la habilidad literaria como herramienta retórica no es mencionado por Alan Gross (1996) ni por Leah Ceccarelli (2001), otro autor que ha examinado la construcción retórica de algunas obras científicas. Sin embargo, me parece que entre los autores puntuacionistas, y muy particularmente en Gould, la habilidad literaria cobra una fuerza indiscutible como elemento retórico. En primer lugar, porque dicha habilidad permitió a Gould convertirse en un gran divulgador de la biología evolutiva y, desde esa otra

actividad, consiguió difundir y obtener una mayor receptividad general hacia sus ideas, muy particularmente hacia la teoría del equilibrio puntuado. Pero, también, porque la habilidad literaria es, en sí misma, un elemento fundamental de cualquier *discurso* que aspire a ser *persuasivo*. Y entonces, bajo la propia definición de Gross, es válido considerarla como otra herramienta retórica.

En la vasta obra publicada de Gould hay muchas frases de gran elocuencia literaria. Citaré, sin embargo, un solo ejemplo. En el capítulo de *Full House* dedicado a explicar la evolución de los equinos, las palabras con las que inicia son las siguientes:

Las historias más erróneas son aquellas que creemos que conocemos mejor, y que, por consiguiente, nunca cuestionamos (Gould 1996, p.57).

Gould todavía no ha expuesto uno solo de sus argumentos, ni mostrado sus evidencias. Pero la frase inicial es tan formidable, que ya nos predispuso a su favor. Y sólo necesitó dos renglones.

10.2.2 Los recursos retóricos de los neodarwinistas

En esta sección mostraremos que prácticamente todos los recursos retóricos que usaron Eldredge y Gould han sido empleados, también, por uno u otro de los autores neodarwinistas que intervinieron en la controversia del equilibrio puntuado.

Veamos, primero, la estrategia de caricaturizar las ideas del oponente. Esta estrategia resulta particularmente clara en todos los casos en que se ha hecho referencia al equilibrio puntuado como una teoría saltacionista. Pero, además de esta caricaturización, también han ocurrido caracterizaciones falsas aunque más sutiles, como en el caso que ya hemos presentado en las pp.157-158, donde Daniel Dennett hace equiparables los términos especie y linaje, para esconder el hecho de que, bajo la teoría del equilibrio puntuado, las especies pueden exhibir estasis durante toda su duración y, al mismo tiempo, formar parte de un linaje con una larga serie de transformaciones.

En lo que respecta al mayor poder heurístico del neodarwinismo (con su acento en las adaptaciones graduales), Richard Dawkins (1986) ha subrayado, en los párrafos en que concede cierto valor a la idea de la selección de especies, que finalmente este tipo de selección solamente puede "elegir" entre distintas especies que han evolucionado

previamente por selección natural darwiniana, y que lo principal de una teoría evolutiva debería ser su capacidad de explicar las adaptaciones que caracterizan a los seres vivos. Por consiguiente, y bajo estos términos, el equilibrio puntuado y la selección de especies tienen un poder heurístico muy pobre, en tanto que la selección natural darwiniana —es decir, al nivel de los individuos— muestra un poder explicativo mucho mayor.

Esta estrategia está mezclada, evidentemente, con otro recurso retórico: evaluar a la teoría del equilibrio puntuado y a la selección de especies a un nivel diferente —y bajo un criterio distinto— a aquel en el que deberían ser evaluadas. Ni el equilibrio puntuado ni la selección de especies son teorías sobre las adaptaciones. Por consiguiente, juzgarlas bajo ese criterio las muestra, ciertamente, como heurísticamente muy pobres.

En cuanto al empleo de gráficas con una intención retórica, quien mejor ha hecho uso de este recurso ha sido, una vez más, Dennett. En *La peligrosa idea de Darwin* nos presenta varios ejemplos de ello. Primero, en la Figura 7.1 (ver p.155), Dennett consigue mostrar que la diferencia entre el gradualismo y el puntuacionismo es sólo de escala. Su argumento es falso, pero visualmente es convincente. Después, con las Figuras 7.2 (p.158) y 7.3 (p.159) nos convence —de una manera casi cómica, en el caso de la figura 7.3— de que es falso que exista una distinción inherente *durante* los procesos de especiación por anagénesis o por cladogénesis. Su argumento es, nuevamente, cuestionable (al menos bajo el supuesto de que la especiación se produce de manera alopátrica). Pero sus gráficos son elocuentes.

Veamos, finalmente, cómo el discurso neodarwinista también ha sabido sacar provecho de la analogía como herramienta retórica. Como citamos en la p.149, en relación a un artículo de Maynard Smith en *Nature*, cuando Gould y Eldredge descalificaron las conclusiones de Peter Sheldon (ver p.147), Maynard Smith decidió mostrar, con una simple analogía, lo inconsistente de la crítica de los puntuacionistas:

Eldredge and Gould suggest that the changes described by Sheldon are too small to shed much light on the origin of taxa above the species level. This may, or may not, be true, but it is an odd claim for Eldredge, at least, to make. In his book [Eldredge 1985b] explaining the theory of punctuated equilibria, the only example discussed at any length is his own study of changes in the number of lenses in the eyes of trilobites. Why a change from 18 to 17 columns of lenses in the eye is relevant, whereas a change from 11 to 13 pygidial ribs is not, defeats me (Maynard Smith 1988, p.311).

La eficacia de esta analogía directa está en la gran similitud entre los casos citados. Pero, otras veces, no hace falta que la similitud sea tan exacta. De hecho, puede haber sólo una similitud vaga, con tal de que esté mezclada con aquel otro recurso retórico que ya hemos identificado como potente: la habilidad literaria. En este caso, el único autor entre los neodarwinistas que me parece que posee una habilidad literaria equiparable a la de Gould, es Richard Dawkins (no es coincidencia que también compitieran como divulgadores de la biología evolutiva). Dawkins posee una habilidad especial para hallar las analogías que mejor subrayen su argumento, como podemos apreciar en los siguientes párrafos, que constituyen el inicio de su crítica al equilibrio puntuado en *The Blind Watchmaker*:

Los hijos de Israel, de acuerdo con la descripción del Éxodo, tardaron cuarenta años en atravesar el desierto del Sinaí hasta llegar a la tierra prometida. Una distancia de unos trescientos veinte kilómetros. Su velocidad media se puede calcular, por tanto, en unos veinte metros por día, o metro por hora... si estudiamos estos cálculos, veremos que estamos tratando con una velocidad media absurdamente lenta, mucho más lenta que la marcha del caracol... Por supuesto, nadie cree que se mantuviese esta velocidad media de una manera continua y uniforme. Los israelitas viajaron a tontas y a locas, acampando quizá largos períodos de tiempo en un sitio antes de continuar... Nadie, repito, cree realmente que se mantuviese una velocidad media de manera continua y uniforme.

Pero supongamos que dos elocuentes historiadores jóvenes irrumpen en la escena. Hasta ahora, nos dicen, la historia bíblica ha estado dominada por la escuela de pensamiento "gradualista". Los historiadores "gradualistas", nos cuentan, creen de verdad que los israelitas viajaron a una velocidad de veinte metros por día... la única alternativa al "gradualismo", nos dicen, es la nueva y dinámica escuela de historia "puntuacionista". De acuerdo con los jóvenes puntuacionistas radicales, los israelitas permanecieron la mayor parte de su tiempo "en estasis", sin moverse, acampando, a menudo, años en un sitio. Luego se moverían, con bastante rapidez, a un nuevo campamento, donde permanecerían de nuevo varios años. Su progreso hacia la tierra prometida, en lugar de ser gradual y continuo, fue desigual: largos períodos de estasis interrumpidos por breves períodos de movimientos rápidos. Por otra parte, sus movimientos no eran siempre en dirección hacia la tierra prometida, sino en cualquier dirección escogida al azar. Sólo cuando miramos retrospectivamente el patrón de la *macromigración* a gran escala, podemos ver una tendencia en dirección hacia la tierra prometida.

Tal es la elocuencia de los historiadores bíblicos puntuacionistas, que causó sensación en los medios de difusión. Sus retratos adornan las portadas de las revistas de gran tiraje.

Ningún documental de televisión está completo sin una entrevista a al menos uno de los puntuacionistas más destacados. La gente que no sabe nada más de erudición bíblica recuerda sólo un hecho: que en los días oscuros antes de que los puntuacionistas irrumpieran en escena, todos los demás estaban equivocados... Los puntuacionistas se presentan como revolucionarios, por eso se les escucha (Dawkins 1986, pp.223-224).

En esta analogía explicativa que hace entre la historia bíblica y la reinterpretación de la historia evolutiva hecha por el equilibrio puntuado, Dawkins –en apenas poco más de una página– logra mostrar varios puntos:

a) La idea del “gradualismo filético” es un *hombre de paja* (o, si se prefiere, un *molino de viento*) que sólo existe en la mente de los puntuacionistas; ningún neodarwinista cree realmente que la evolución ocurra a tasas lentas y constantes de cambio.

b) Lo que proponen los puntuacionistas sobre tasas variables de cambio evolutivo ya lo sabían y apoyaban los neodarwinistas desde siempre; no hay, por tanto, una verdadera reinterpretación del pasado evolutivo, sino una caricaturización de lo que se suponía que se pensaba antes del puntuacionismo.

c) La idea de que los patrones macroevolutivos en que se aprecian tendencias en una misma dirección sólo puede ser producto de una mirada retrospectiva, es una idea tan pueril como que las tasas de transformación han sido variables.

d) Por consiguiente, no hay nada de nuevo ni de trascendente en la pretendida reinterpretación del equilibrio puntuado; lo que hay es una campaña publicitaria que lo presenta como si así fuera, y el único fundamento de dicha campaña es que los autores puntuacionistas gustan de presentarse a sí mismos como revolucionarios.

Me parece que la eficacia de esta analogía proviene no sólo del poder heurístico que tiene cualquier analogía sino, también, de la habilidad literaria de Dawkins para seleccionarla y contarla de esta manera.

¿Ha constituido la teoría del equilibrio puntuado un nuevo paradigma?

En *La estructura de las revoluciones científicas* (1962) Thomas Kuhn empleó la expresión *nuevo paradigma* como sinónimo de una nueva manera de ver el mundo, producto de una revolución científica que trastocaba la visión anterior de la realidad. Bajo este enfoque, el conocimiento científico avanza de manera discontinua: en cada revolución científica el paradigma anterior termina sepultado y sustituido por el nuevo paradigma, y a estos períodos revolucionarios les sigue un nuevo período de "ciencia normal", durante el cual se investiga y se interpretan los fenómenos dentro del paradigma dominante.

Sin embargo, quienes han escrito filosofía de la ciencia desde la biología, como Michael Ruse (1992) o Ernst Mayr (1997), opinan que en esta ciencia no existen las revoluciones científicas cataclísmicas que describe Thomas Kuhn (1971) y que cambian un paradigma por otro, ni tampoco los largos períodos de "ciencia normal" entre una revolución y la siguiente. Independientemente de si el esquema de Kuhn funciona bien para la física o no —discusión a la que no entraré por no ser tema de esta tesis— lo cierto, en todo caso, es que su aplicabilidad es dudosa para la historia de la biología.

A pesar de esto, la palabra "paradigma" ya forma parte de los términos cotidianos empleados en la ciencia en general, incluida la biología. Y, en el caso de la teoría del equilibrio puntuado, hay más de un autor que se ha referido a ella como un nuevo paradigma en la teoría evolutiva. Por consiguiente, es necesario enfrentar la cuestión y preguntarnos si, incluso en el supuesto de que el esquema de Kuhn no aplica tal cual en la biología, existe alguna otra acepción bajo la cual el equilibrio puntuado pueda ser considerado como un nuevo paradigma.

Michael Ruse (1992) ha sugerido explorar esta posibilidad desgranando el término "paradigma" en cuatro definiciones parciales, dentro del significado general que le atribuyó Thomas Kuhn. En este capítulo seguiremos su metodología.

¿Cuáles son estas cuatro definiciones posibles? En primer lugar, está lo que podemos llamar el sentido *sociológico* de un paradigma. La noción que tiene un grupo de personas de que comparten una misma visión sobre algo (independientemente de si realmente la comparten o no), y de que esa visión las sitúa en una categoría aparte respecto a los demás.

En segundo lugar tenemos el nivel *sicológico* de un paradigma. Aquellos que pertenecen al nuevo paradigma ven las cosas de una manera diferente a las personas que no se encuentran dentro de ese paradigma. Un grupo ve en el registro fósil la evolución filética de un linaje; el otro lo que ve es una sucesión de especies mediante eventos puntuados de especiación. Esta es la razón por la que Kuhn hablaba de que, durante el cambio de un paradigma por otro, sucedía algo parecido a una "conversión religiosa". Literalmente ocurre una nueva forma de mirar las cosas.

En tercer lugar está el nivel *epistemológico* del paradigma. Aquí, la manera en que un grupo hace ciencia está moldeada por el paradigma que se comparte. Aquello que es considerado como una solución apropiada está definido por el paradigma, así como aquellos problemas que merecen la pena investigarse. (Para ilustrar este nivel, Kuhn utilizó el ejemplo del problema de las diferencias entre las órbitas de los planetas interiores y los exteriores. Para los pre-copernicanos el problema no era siquiera relevante pero, para los copernicanos, era crucial, puesto que la teoría geocéntrica era incapaz de solucionarlo, mientras que la teoría heliocéntrica lo resolvía exitosamente).

Finalmente, está el aspecto *ontológico* de un paradigma. En ciertos momentos, Kuhn sugiere que el mundo no está tanto *definido* como, en cambio, *creado* por un paradigma. Aquello que existe depende, de manera crucial, de lo que el paradigma sostiene. (Para Priestley no había tal cosa como el oxígeno; Lavoisier, en cambio, no sólo creía en el oxígeno: en su mundo éste *existía*).

11.1 El caso del nuevo paradigma en los niveles sociológico y ontológico

De acuerdo con Ruse no hay razón para negarle a la teoría del equilibrio puntuado el estatus de un nuevo paradigma, en lo que respecta al aspecto sociológico del término. Debemos recordar que el término *paradigma* no está reservado, exclusivamente, para aquellas teorías de gran envergadura en cuanto a su explicación del mundo. También puede incluir teorías menos conspicuas. Ciertamente, los trabajos de Eldredge y Gould polarizaron las opiniones de los científicos dedicados a la evolución –de hecho, como

vimos en la sección 7.1, con una rapidez inusual—, y lo hicieron en un grado suficiente para que no quepa duda de la pertinencia de concederle a la teoría el estatus de paradigma *al nivel sociológico*.

Por el contrario —opina Ruse, y coincido con él—, *en el nivel ontológico* no hay razón alguna para otorgarle a la teoría el estatus de paradigma: la teoría no ha cambiado lo que "existe" en el mundo. Ni siquiera lo que existe en el registro fósil. Para cualquier paleontólogo existen los mismos fósiles ahora que antes de la teoría.

¿Pero, qué hay con las otras dos definiciones de lo que es un paradigma, la psicológica y la epistemológica? Estas dos acepciones son más difíciles de resolver y, para lograrlo, es necesario que primero analicemos las razones por las cuales la teoría del equilibrio puntuado ha sido apoyada por un sector de la comunidad científica.

11.2 ¿Cuáles han sido los atractivos del equilibrio puntuado?

¿Por qué debería uno de aceptar la teoría del equilibrio puntuado? ¿Acaso por la evidencia empírica que han aportado sus partidarios a partir de la nueva interpretación del registro fósil que la teoría permite? Ruse hace notar que, de manera un tanto paradójica, los fundadores de la teoría negaron, en un principio, que la evidencia empírica pudiera ser una razón —ver la cita de la p.62—, ya que entre la teoría del equilibrio puntuado y el gradualismo filético, "los datos de la paleontología no permiten decidir qué versión es más adecuada". Sin embargo —y como hemos mostrado en la sección 6.3— pronto rectificaron y, en el artículo de 1977, Gould y Eldredge niegan haber menospreciado la importancia de la evidencia empírica y aclaran que, todo lo que habían querido decir, es que los hechos que uno puede inferir a partir de la evidencia fósil están fuertemente influenciados por el marco teórico que cada investigador tiene.

De hecho —y como espero haber mostrado—, los puntuacionistas han hecho todo lo posible por buscar evidencia empírica a favor de su teoría. Pero, como vimos en la sección 8.2, aunque la búsqueda de esta evidencia empírica ha jugado un papel relevante en la controversia entre puntuacionistas y gradualistas, desde el principio se volvió claro que el registro fósil, por sí solo, difícilmente resolverá definitivamente la polémica.

Sin embargo —y en esto discrepo de Ruse— me parece que la teoría del equilibrio puntuado sí ha tenido un atractivo empírico importante, sobre todo para los paleontólogos. Poco importa que la evidencia empírica no haya resultado definitiva para dirimir la

controversia; algunos casos de estudio han quedado tan elegantemente resueltos por el modelo puntuado que, independientemente de su importancia relativa, son indudablemente atractivos y han consitado apoyo a la teoría.

Veamos ahora cuál ha sido la atracción política de la teoría. La palabra "política" puede referirse a la política que sucede al interior de la ciencia, o bien a la política en su sentido tradicional. Analizaremos ambos aspectos.

En el primer sentido, el de la política al interior de la ciencia, Ruse dice sospechar que los paleontólogos —y en particular Gould— han sufrido un poco un sentimiento de inferioridad frente a los genetistas en el tema de la evolución. Tradicionalmente se piensa en el registro fósil como aquel instrumento que nos sirve para desentrañar *cómo* ha sido la historia de la vida, pero no *cuál* ha sido su mecanismo de evolución. En todo caso, independientemente de lo que muestre el registro fósil, se supone que éste *tiene que* encajar con lo que se sabe de genética, y no viceversa.

Por esta razón Ruse afirma que, al principio, mucho de lo que había en el artículo inaugural de Eldredge y Gould (1972), era el simple placer de poder mostrar al resto de la comunidad científica lo útil que podía resultar la paleontología para la comprensión de la evolución. En la primera fase de la teoría los autores parecían decir: "no piensen en nosotros como en un hermano pequeño; podemos desempeñar un importante papel en defender la causa...". Sin embargo ahora, en la tercera fase de la teoría (en la división que hace Ruse), lo que se sostiene es mucho más: "Hay procesos importantes de la evolución que simplemente no pueden ser entendidos sin acudir a la paleontología. Es más: no podrían siquiera ser identificados sin la paleontología" (ver el análisis que hicimos de este punto en la p.216) Y bien, esta es una poderosa razón política para apoyar al equilibrio puntuado.

Esta tesis sobre el reposicionamiento de la paleontología gracias a la nueva visión que ofrece la teoría del equilibrio puntuado fue propuesta desde 1977 —ver la sección 6.3.2—, y quedó claramente plasmada en la conferencia que fue dictada por Gould en 1982, durante la celebración de la Conferencia por el Centenario de Darwin, en Cambridge, Inglaterra, y que fue publicada al año siguiente (Gould 1983b).

Ahora bien, en lo que toca a la política en su sentido tradicional, Ruse señala que el propio Gould (1981) ha sido uno de los principales promotores de la idea de que el pensamiento evolutivo contemporáneo no ha estado exento de una cierta ideología política. Y, paradójicamente, ha abierto la puerta a las críticas en este aspecto al haber

admitido, un tanto inocentemente, que aprendió marxismo "sobre las rodillas de su padre" (ver la cita textual en la p.95). En opinión de Ruse, el que Gould creyera pertinente declarar esto en un trabajo científico, al igual que ha admitido ver el mundo de acuerdo con las leyes del materialismo dialéctico, no es casual. Es porque una de las cualidades que él le ve a la teoría del equilibrio puntuado es, precisamente, que encaja dentro de una visión dialéctico materialista del mundo. Si esta apreciación de Ruse es correcta, entonces Gould habría promovido esta "ventaja" política del equilibrio puntuado.⁴⁹

Ciertamente Ruse no pretende decir, en modo alguno, que la teoría del equilibrio puntuado sea una teoría marxista. Lo que sí afirma, en cambio, es que las razones que pueden tener los diferentes científicos que apoyan una teoría pueden ser muy variadas, y que en ningún caso debemos asumir que los motivos que una persona tiene para apoyar una teoría son necesariamente similares a los motivos de otro colega. Gould, probablemente, encontraba políticamente atractiva la idea del equilibrio puntuado debido a su inclinación al marxismo. Sin embargo, Eldredge es coautor de la teoría y él no es marxista (y ya hemos señalado en el capítulo 7 cómo Maynard Smith, también simpatizante de ideas marxistas, no ha aceptado gran parte del equilibrio puntuado). Cada uno debe tener, entonces, distintos motivos para justificar su apoyo a la teoría. Sin embargo, dice Ruse, no podemos pasar por alto que, al menos para algunos, la teoría puede poseer un atractivo político *adicional*, similar al que parece haber tenido para Gould. Me parece que podemos concederle razón a Ruse en este punto.

Por último, exploremos la posible atracción metafísica que ha ejercido la teoría del equilibrio puntuado: si bien no se puede negar que la selección natural desempeña en ella un papel importante, también debemos admitir que esta teoría tiende a disminuir la importancia relativa de la selección natural y, sobre todo, de las adaptaciones. Recordemos la siguiente frase de Gould:

I do not claim that a new force of evolutionary change has been discovered. Selection may supply an immediate direction, but if highly constraint channels are built of nonadaptations, and if evolutionary versatility resides primarily in the nature and extent of non-adaptative

⁴⁹ Resulta difícil saber, a ciencia cierta, si Gould promovió alguna vez al equilibrio puntuado como una teoría políticamente más *conveniente*. Pero el argumento de Ruse no resulta descabellado si recordamos que Gould, junto con Lewontin y algunos de sus estudiantes, formaron una agrupación científico-política a principios de los ochenta, llamada *Ciencia para el pueblo*, uno de cuyos objetivos principales fue oponerse –por razones mucho más de índole político que científicas– a la sociobiología de Edward O. Wilson, cuyas conferencias llegaron a boicotear abiertamente (para un tratamiento de esta faceta de Gould puede consultarse a Wilson 1995, pp.329-340).

pools, then "internal" factors or organic design are an equal partner with selection. (1982a, p.384)

¿Por qué muestran los puntuacionistas, o al menos Gould, esta inclinación a disminuir el papel de la selección natural? Ruse opina que esto se debe a que el pensamiento de Gould tiene fuertes raíces en la noción trascendentalista germana de los *Baupläne* (donde se pone el énfasis en la estructura y la forma, más que en la función); y con la cual la visión marxista del desarrollo mediante cambios cualitativos podría encajar mejor. Según Ruse (1992, p.157) estamos frente a un pensador que proviene de una tradición biológica distinta a la tradición adaptacionista de Darwin. En el caso del equilibrio puntuado (sobre todo en su tercera fase), estamos frente a la teoría de alguien cuyas raíces se hunden en el idealismo trascendentalista de Goethe y otros pensadores de inicios del siglo XIX. El énfasis se ha puesto más en la *forma* que en la *función*. Por tanto, el cambio evolutivo dependerá, en muchas ocasiones, de leyes internas que determinan constricciones al desarrollo o al cambio de las formas.

Esto no significa, por supuesto, que los autores del equilibrio puntuado no sean evolucionistas. El problema está en el mecanismo propuesto. Ruse opina que, históricamente, han existido dos grandes tradiciones ideológicas en relación a la historia natural y el pensamiento evolutivo. En el lado de *la función* están Paley (quien acudía a la teleología externalista de Platón), Cuvier (cuyo pensamiento se basaba más bien en la teleología internalista de Aristóteles y Kant) y los darwinistas. En el lado de *la forma* están todos los trascendentalistas, no sólo los alemanes como Goethe, Oken y Von Baer, sino también los franceses como Geoffroy Saint-Hilaire, los ingleses como Chambers y Owen, y el suizo-americano Louis Agassiz. Y, en este lado formalista se encuentran también, en opinión de Ruse, aquellos que apoyan la teoría del equilibrio puntuado.

Ahora bien, quizá no haya casi nadie que pertenezca *exclusivamente* a una tradición o a la otra. Darwin mismo siempre se dijo orgulloso de su habilidad para explicar los *Baupläne* que identificaba en patrones repetitivos (homologías) de organismo en organismo. Sin embargo, para él los *Baupläne* no eran más que plataformas sobre las que la selección natural trabajaba para producir adaptaciones. Y por el otro lado Owen, por ejemplo, nunca negó que existiera la adaptación (del mismo modo que no lo hace Gould). De lo que se trata, entonces, es de un problema del énfasis y de la importancia relativa que se le adjudica a cada fenómeno.

Es por esto que Ruse considera —y yo coincido con él— que las verdaderas raíces de la teoría del equilibrio puntuado descansan en la tradición trascendentalista. Y ésta es la razón metafísica por la cual algunos biólogos la han apoyado: en este caso no es debido a los argumentos empíricos, ni tampoco a las razones políticas asociadas al equilibrio puntuado, sino, simplemente, porque estos biólogos se sienten atraídos hacia la visión trascendentalista del mundo y la naturaleza.

En apoyo a esta interpretación, vale la pena reproducir el siguiente fragmento del artículo de Gould sobre "el endurecimiento de la nueva síntesis":

Darwin's assertion of evolution was an event of such unrivaled importance in the history of science and human society that we tend to view it as a watershed for all concepts in biology —as though everything should be discussed primarily in terms of before or after evolutionary theory. Such a perspective is inadequate, for many traditions of thought persist through evolutionary theory, emerging with a reinterpretation of causality to be sure, but intact nonetheless. In particular, certain "national styles" persisted from the eighteenth century, through Darwin's era, and into our own time. Views on adaptation provide a good example. I have said nothing about German biology because it has generally held a view of adaptation outside the scope of this essay... Adaptation is seen as real but superficial, a kind of jiggling and minor adjustment within a *Bauplan* evolved by some other mechanism —not, in any case, a general mechanism (by extrapolation) for evolutionary change at higher levels. This viewpoint is firm in the nonevolutionist transcendental morphology of Goethe and many of the *Naturphilosophen*. It affects the entire "laws of form" tradition, underlies the pre-Darwinian evolutionism of Etienne Geoffroy Saint-Hilaire, and persists to our time among such German evolutionists as Remane, Schindewolf, and Goldschmidt. The adaptationist tradition, on the other hand, has been an English pastime for at least two centuries. If continental thinkers glorified God in nature by inferring the character of his thought from the laws of form lining his created species, or incarnated ideas (as Agassiz maintained), the Englishmen searched for him in the intricate adaptation of form and function to environment —the tradition of natural theology of Paley's watchmaker. Darwin approached evolution in a quintessentially English context —by assuming adaptation represented the main problem to be solved and by turning the traditional solution on its head. Few continental thinkers could have accepted such a perspective, since adaptation, in their view, was prevalent but superficial. The centrality of adaptation among English-speaking evolutionists in our own times, and the hardening of the synthesis itself, owes much to this continuity in national style that transcends the simple introduction of evolutionary theory itself. One might say that adaptation is nature's truth, and that we had to overthrow the ancient laws-of-form tradition to see it. But one might also say that twentieth-

century panselctionism is more a modern incarnation of an old tradition than a proven way of nature (1983a, pp.90-91).

Tal vez Gould tenga algo de razón en su última oración, pero una aseveración así tendría que probarse. En todo caso, creo que sería igual de pertinente —o igual de injusto— hacernos la pregunta inversa: ¿y si el equilibrio puntuado fuera más la moderna encarnación de una vieja tradición que un fenómeno probado de la naturaleza?

11.3 El caso del nuevo paradigma en los niveles psicológico y epistemológico

Ahora podemos volver a la segunda y tercera acepciones de paradigama que hemos dejado pendientes, es decir, el significado psicológico y epistemológico.

Como he mostrado en la sección 5.1, cuando la teoría del equilibrio puntuado fue introducida (Eldredge y Gould 1972) se la presentó como una ampliación, o más bien como una corrección, que permitiría la adecuada aplicación de un paradigma ya existente: el neodarwinismo ortodoxo. Había la pretensión, ciertamente, de que ahora el registro fósil y los procesos de especiación deberían ser vistos de diferente forma. Pero este nuevo enfoque no estaba basado en un cambio de paradigma. Al contrario: lo que se sostenía era que sólo ahora, bajo el nuevo enfoque puntuado, se estaba aplicando correctamente el paradigma neodarwinista con que ya se contaba.

Sin embargo, conforme la teoría ha madurado, y particularmente a partir de su tercera fase, el caso de un *nuevo paradigma* ha ido ganando terreno. Esto es especialmente cierto si se acepta la tesis, arriba expuesta, de que las raíces de la teoría descansan en el pensamiento trascendentalista. Ruse propone dos metáforas para ilustrar lo que sucede. Del lado de Paley/Darwin tenemos al mundo como un objeto de diseño, pero no cualquier diseño, sino un diseño de artefactos: los organismos son vistos como artefactos. El ojo es un telescopio, el corazón es una bomba, las aletas dorsales del estogosaurio son mecanismos de regulación del calor corporal, etc. En cambio, del lado de los trascendentalistas el mundo es también objeto de diseño, pero esta vez se trata de un diseño a la manera de los cristales. Hay leyes que determinan las configuraciones posibles de los cristales, los patrones en que pueden formarse, y éstos se repetirán a lo ancho y largo del organismo.

Cuando se estudia a un organismo, o a sus restos fósiles, cada quien está buscando —y dispuesto a ver— diferentes cosas. Y esto los conduce a diferencias metodológicas y de interpretación. El neodarwinista ortodoxo busca aquellas secuencias de cambio gradual en el registro fósil, e intenta interpretar los cambios en términos de respuestas adaptativas ante presiones de selección. El partidario del equilibrio puntuado sabe que estas secuencias graduales serán raras o inexistentes, y su búsqueda una pérdida de tiempo, así que busca indicios de otras razones detrás del cambio (o del no cambio, de la estasis). Asimismo, el puntuacionista considerará valioso buscar respuestas a cuestiones tales como qué sucede con los procesos evolutivos a niveles mayores al de la especie. En cambio, no es seguro que un neodarwinista ortodoxo reconozca siquiera la existencia de tales cuestiones.

Así pues, ¿estamos o no frente a un nuevo paradigma, en sus sentidos psicológico y epistemológico? Sí y no. Es decir, no, en el sentido drástico que Kuhn le atribuye a los nuevos paradigmas. Pero sí, si estamos dispuestos a aceptar una definición menos estricta. Hay dos razones para esta conclusión un tanto ambigua.

En primer lugar, nos encontramos ante un cambio de percepción que es menos rotundo que el descrito por Kuhn para los nuevos paradigmas. En la acepción kuhniana, se percibe una cosa o la otra, pero no *ambas*. Primero teníamos un cambio gradual. Ahora tenemos un patrón puntuado. Pero, para Kuhn, no habría patrones graduales en un caso y puntuados en otro (que es lo que ha venido ocurriendo durante los últimos treinta años). La metáfora de los artefactos/cristales que nos ofrece Ruse, en cambio, resulta más útil porque permite cierto solapamiento, donde todos pueden, al menos, percibir lo que están viendo *los del otro bando*. Como señalamos al principio, en el mundo real de la biología no existe la dicotomía que Kuhn proponía.

En segundo lugar, Ruse resalta que las dos posiciones han tenido una larga historia que corre paralela. En algunos momentos ha predominado una, y luego la otra. Pero a lo largo de doscientos años ambas han estado presentes. Así pues, aquí tampoco vemos la secuencia histórica de la que habla Kuhn en *La estructura de las revoluciones científicas*.

¿Qué hay, entonces, para el futuro? ¿Podemos esperar que se llegue a una solución a la polémica? ¿Al final saldrá victorioso alguno de los dos paradigmas (o de las dos metáforas de Ruse)? Intentaré responder a esta pregunta en el siguiente y último capítulo de esta tesis.

La transición de la teoría del equilibrio puntuado hacia una teoría de rango medio

En la sección 9.1 concluimos con un planteamiento que ahora debemos tratar de responder: si continúa viva la teoría del equilibrio puntuado, ¿por qué la controversia en torno suyo ha disminuido? Esta situación resulta doblemente paradójica si, además, tomamos en cuenta que el equilibrio puntuado llegó a ser presentado –sobre todo a inicios de los ochenta, como mostramos en la sección 6.4– como una teoría que cuestionaba fuertemente a la síntesis moderna y que se proponía a sí misma como un modelo alternativo, es decir, como una teoría capaz de explicar patrones universales –y no sólo casos particulares–, de la evolución biológica. Sin embargo, a treinta años del surgimiento de la teoría, el desenlace visible ha sido que ha logrado sobrevivir, pero sin haber desplazado nunca a la síntesis moderna.

Mi hipótesis es que el equilibrio puntuado ha sobrevivido hasta ahora gracias a que se ha convertido en una teoría de rango medio. Estable, periférica, y casi absorbida por la propia teoría sintética de la evolución a la que pretendió sustituir. Considero que de esta manera se explica tanto su supervivencia como la declinación de la controversia (nuestras conclusiones del capítulo 9). Y también quedaría explicada la situación actual: que el equilibrio puntuado es aceptado como posible respuesta para algunos casos particulares de la evolución, mas no como un modelo que explique patrones generales.

Para desarrollar mi argumento recuperaré el esquema conceptual de Imre Lakatos (1982) que ya empleé en el capítulo 3 (ver pp.35 y 36) para diferenciar al *núcleo firme* de la síntesis moderna de su *cinturón protector*, e incorporaré la definición acuñada por otro filósofo e historiador de la ciencia sobre las teorías de rango medio.

El concepto de *teoría de rango medio* se lo debemos a Robert Merton (1968), y se refiere a aquellas teorías a medio camino entre las hipótesis de trabajo diario que se emplean en la investigación y las teorías generales. Las teorías de rango medio tienen

que ver con aspectos delimitados de los fenómenos. Por ello, tratan casos particulares con mayor detalle que las teorías generales, en donde el nivel de abstracción suele alejarlas del detalle.

El término, sin embargo, no pretende ser peyorativo en modo alguno. Para Kenneth Schaffner (1993) estas teorías son, de hecho, las más frecuentes, tanto en la biología como en la medicina y son importantes porque, además de que sirven para organizar sus áreas de estudio, normalmente son teorías que ofrecen parámetros medibles. Por su parte, Merton cita el ejemplo de la física como una ciencia que ha crecido y está caracterizada por este tipo de teorías de rango medio que, con el tiempo, se han ido agrupando en familias de teorías.

Una vez aceptado su papel en el desarrollo de la ciencia, debemos insistir, no obstante, en que una teoría de rango medio sólo es aplicable a un rango conceptual limitado. Puede ser que, con el tiempo, evolucione progresivamente hacia niveles de generalización superiores y que llegue a converger con otras teorías de rango medio para consolidar grupos especiales de teorías, como en el caso de la física. Pero no está en su diseño el convertirse directamente en una teoría de aplicación general. No son —y no lo serán en el futuro previsible— teorías “universales”. Sin embargo, sí son teorías que han logrado estabilizarse (dentro de su rango de aplicación) y, por lo tanto, sobrevivir.

Éste es el sentido en que aplicaré el término en este capítulo. A continuación mostraré cómo, a pesar de que la teoría del equilibrio puntuado fue presentada en su segunda fase (ver p.114) como una *nueva* teoría general de la evolución⁵⁰, no sólo no consiguió serlo sino que ha derivado en una teoría de aplicación limitada, con las ventajas de ofrecer algunos casos particulares para los que cuenta con importante evidencia empírica a su favor, pero cuyo contenido, sin embargo, no le permite derivar las conclusiones de alcance general que desearía.

Veamos ahora qué circunstancias y qué razones causaron que el equilibrio puntuado derivara en la actualidad hacia una teoría de rango medio. Me parece que en esta transición han concurrido, al menos, cuatro factores diferentes:

⁵⁰ La teoría del equilibrio puntuado realmente llegó a ser vista por algunos de sus partidarios —cuando menos durante la segunda fase que define Michael Ruse— como *una alternativa* a la síntesis moderna. Siguiendo la terminología de Lakatos, podemos decir que sus autores la presentaban como un programa de investigación que superaría a su rival gracias a que era capaz de acumular más contenido empírico a su favor, concretamente el que provenía del registro fósil (lo que, como hemos visto en la sección 8.2, no resultó tan claro).

12.1 Primer factor

Un primer factor lo proporcionó la circunstancia de que el radicalismo de los autores puntuacionistas haya retrocedido. Hacía falta enfriar los ánimos y permitir que la retórica diera pie a un análisis más serio sobre las propuestas centrales de la teoría. Y esto sólo fue posible cuando se retrocedió en la postura radical del puntuacionismo, para adoptar en su lugar una versión menos polémica de la teoría: una versión en la que ya no se pretende *sustituir* a la síntesis moderna, sino solamente *ampliarla*.

La versión radical del equilibrio puntuado que hemos mostrado en la sección 6.4 resultó difícilmente defendible y, de hecho, el propio Gould (1985) abandonó sus posiciones extremas, ante el alud de críticas de los neodarwinistas. A partir de la segunda mitad de los ochenta no volvieron a publicarse artículos del equilibrio puntuado con referencias a Goldschmidt, ni con sugerencias a mecanismos que pudieran sonar a saltacionismo (como el que mostramos en la cita de la p.101). Comienza así lo que Michael Ruse (ver p.114) ha denominado la tercera fase de la teoría.

El primer paso, que fue un paso hacia atrás en las posiciones extremas que se habían asumido, estaba dado.

12.2 Segundo factor

La segunda razón del estatus de rango medio que actualmente tiene el puntuacionismo es que sus propuestas –contra lo que la retórica de la controversia inducía a creer– no atentaban, en realidad, contra el núcleo firme de la síntesis moderna. En algunos casos hubo que hacer modificaciones a su cinturón protector, pero en ninguno implicó una refutación de su núcleo firme.

Una vez abandonada la versión radical del equilibrio puntuado –y la animosidad que la rodeó– fue posible centrar el debate en los puntos relevantes de la teoría. Pero, ¿cuáles son las propuestas relevantes? Como hemos visto a lo largo de esta tesis, estas propuestas son: en primer lugar, la idea de que las especies transcurren la mayor parte de su vida evolutiva en estasis, contra el cambio gradual que cabría esperar bajo el supuesto de gradualismo filético; en segundo lugar, la teoría predice que la mayor parte de los cambios ocurren *durante* los eventos de especiación, los cuales se llevan a cabo, normalmente, bajo el esquema –propuesto originalmente por Mayr– del aislamiento

geográfico de poblaciones periféricas; por último, se habla de la necesidad de una visión *jerárquica* de los procesos evolutivos, en donde ningún nivel puede ser reducido totalmente a las categorías explicativas del nivel inferior.

Ahora bien, ¿cuáles de estas propuestas atentaron, *realmente*, contra al núcleo teórico de la síntesis moderna, contra su núcleo firme? ¿Era posible absorber estas propuestas y refutaciones en el cinturón protector?

Para responder adecuadamente a esta pregunta, debemos recordar primero qué definimos como el núcleo firme de la síntesis moderna. En las pp.36-37 concluimos que este núcleo implicaba, solamente, a los siguientes tres principios:

a) Que la selección natural es el *principal* mecanismo evolutivo y el *único* que produce adaptación. No se pretende que la selección natural sea el único agente evolutivo, pero sí que desempeña un papel preeminente, en tanto que la evolución es concebida —tanto por Darwin como por los neodarwinistas— como un proceso fundamentalmente adaptativo.

b) Que la evolución es necesariamente gradual. Pero gradual no en el sentido de que deba darse continuamente o a una tasa uniforme; sino en la doble acepción de que los cambios deben ser graduales en su magnitud, para que el cambio fenotípico producido no resulte inadaptativo, y deben ser graduales en el tiempo, ya que se trata de un proceso poblacional, donde necesariamente están involucradas varias generaciones antes de que una mutación pueda alterar visiblemente las frecuencias genotípicas de la población.

c) Cualquier mecanismo evolutivo debe ser consistente con lo que sabemos de genética y de microevolución (lo que implica que cualquier proceso macroevolutivo deberá ser consistente *con* —mas no quedar reducido a— los mecanismos microevolutivos).

Revisemos, entonces, si las propuestas puntuacionistas entran en conflicto con alguno de estos tres principios constitutivos del núcleo firme neodarwinista.

En primer lugar, revisemos el caso de la estasis. Como hemos visto en la p.140, Maynard Smith aceptó que el fenómeno representaba un reto teórico que "clama por una explicación." Aunque los primeros intentos de refutación a esta idea propusieron que la estasis era sólo el producto visible de la acción de la selección estabilizadora, Eldredge y Gould recalcaron que el fenómeno persistía aun bajo condiciones de cambios ambientales importantes (lo que volvía imposible el argumento de la selección estabilizadora). Paradójicamente, fue el mismo Eldredge (ver p.148) quien ayudó a resolver el fenómeno dentro del marco convencional de la síntesis moderna: la estasis que se observa en el

registro fósil, incluso a lo largo de épocas de cambios climáticos, se debe a que los organismos emigran, ante nuevas presiones de selección, hacia otros lugares que presenten condiciones similares a aquellas para las cuales ya presentan adaptaciones.

La explicación de Eldredge se trata sólo de una hipótesis, ciertamente, pero de momento resuelve el problema teórico que plantea la estasis prolongada. No hay, por consiguiente, necesidad de modificaciones al núcleo firme del neodarwinismo.

La heurística de la teoría sintética de la evolución agregó, además, otros argumentos en su propia defensa: no hay manera de probar que la estasis morfológica mostrada por el registro fósil corresponda a una total estasis fenotípica –ver la discusión al respecto en la sección 8.2– y, tampoco, de estar seguros de que no hayan existido variaciones morfológicas *en racimo* –como propuso George Williams (ver pp.169-170)– y que, al no ser lo suficientemente comunes ni tener períodos de vida suficientemente largos, no quedaron preservadas en el registro fósil. De esta manera, aunque la hipótesis de Eldredge no resultara confirmada, ya se modificó el cinturón protector de la síntesis moderna para asimilar el fenómeno de la estasis morfológica.

En lo que concierne al modelo de especiación peripátrica que emplea el equilibrio puntuado, ya hemos mostrado (ver sección 4.1) que la idea fue tomada de Ernst Mayr, uno de los arquitectos de la síntesis moderna. Por consiguiente esta idea, en sí misma, no necesitó siquiera ser desviada al cinturón protector: ya era parte constitutiva del mismo.

Pero, ¿qué hay con el tratamiento radical que le dieron Eldredge y Gould al afirmar que los cambios evolutivos ocurren *casi únicamente* durante estos eventos de especiación? Esta aseveración entra en conflicto directo con la creencia neodarwinista de que la anagénesis (el “gradualismo filético”) es un modo común de evolución. Incluso el mismo Mayr (ver p.186) se ha declarado sorprendido por la manera tan categórica en que fue empleada su propuesta dentro de las tesis del puntuacionismo, rechazando que su mecanismo de especiación peripátrica implique que los cambios evolutivos deberán concentrarse en los eventos de especiación.

Sin embargo, la evolución mediante especiación que proponen Eldredge y Gould no encierra ningún peligro para los tres principios que forman el núcleo firme de la síntesis moderna. Incluso si se probara, más allá de toda duda, que efectivamente la evolución se concentra en eventos de especiación, la teoría sintética seguiría en pie.

En cualquier caso, esta idea ya ha sido desviada hacia el cinturón protector: se ha argumentado que no hay evidencia suficiente que la soporte y que, por el contrario, sí

abundan ejemplos reconocidos de linajes que han evolucionado por anagénesis, a lo largo de periodos en los que no se halla evidencia alguna de eventos de cladogénesis.

La tercera propuesta importante del equilibrio puntuado es la visión jerárquica de los procesos evolutivos (que incluye al concepto de selección al nivel de especies). Fue este punto el que dio pie a Gould para su controvertida afirmación de 1980:

...if Mayr's characterization of the synthetic theory is accurate, then the theory, as a general proposition, is effectively dead, despite its persistence as text-book orthodoxy (Gould 1980, p.120).

Los detractores de Gould han reproducido esta cita una y otra vez, fuera de contexto, para iniciar sus críticas. En esta tesis, sin embargo, he intentado al máximo no descontextualizar. El contexto completo de la cita lo he reproducido en la p.98 y, lo que es más importante, debemos *ligar* esta cita con aquella de Mayr a la que hace referencia:

The proponents of the synthetic theory maintain that all evolution is due to the accumulation of small genetic changes, guided by natural selection, and that transpecific evolution is nothing but an extrapolation and magnification of the events that take place within populations and species (Mayr 1963, p.586).

Ya que esta cita de Mayr parece no dejar espacio para los procesos que emergen a partir del nivel de la especie, y hace parecer —al estilo de Fisher (1930)— que todos los eventos macroevolutivos resultan de extrapolar procesos microevolutivos, debemos concederle a Gould que, respecto a esta frase específica de Mayr, su crítica podía ser válida. Sin embargo, esta no es la posición de todos los neodarwinistas. Como ejemplo, baste recordar la posición que ya hemos presentado (ver sección 7.6) de Stebbins y Ayala (1981), es decir, que las hipótesis y modelos macroevolutivos no pueden ser *reducidos* a hipótesis y modelos microevolutivos. La intención de extrapolar la microevolución para explicar *toda* la macroevolución, de hecho, ni siquiera es parte de la manera de pensar de Mayr. Por el contrario, en varias ocasiones (1982a,b) ha criticado la estrechez de miras de los primeros genetistas de poblaciones, que pretendían explicar toda la evolución basándose únicamente en los cambios alélicos en una población.

Por consiguiente, la postura de que toda la macroevolución no es más que la extrapolación de los procesos microevolutivos, si bien ha sido expresada por algunos

neodarwinistas (sobre todo por genetistas de poblaciones), no es /a postura de la síntesis moderna. No es, tampoco, parte de su núcleo firme. No hay un conflicto con la posibilidad de que la teoría evolutiva se estructure en diferentes niveles, ya que incluso en ese caso, la selección natural seguiría siendo el único mecanismo que produce adaptación, y seguiría operando al nivel del individuo.

Por esta misma razón, el concepto de selección de especies tampoco representa un problema para el núcleo firme de la síntesis moderna, en tanto que lo más que puede hacer la selección de especies es elegir entre varias alternativas de especies cuyos individuos han logrado su nivel adaptativo previamente, y por entero, mediante selección natural. Es por esto que los autores neodarwinistas más ortodoxos, como John Maynard Smith y Richard Dawkins, no han tenido inconveniente en aceptarla (si bien nunca le han conferido la importancia que le asignan los puntuacionistas).

12.3 Tercer y cuarto factores

El tercer factor –muy ligado al segundo– lo constituye el hecho de que la síntesis moderna ha logrado incorporar algunos de los conceptos clave del puntuacionismo dentro del cuerpo teórico de su propio cinturón protector, sin mayores contratiempos. De esta manera, algunas de las ideas del equilibrio puntuado han sobrevivido *dentro* de la teoría que pretendían criticar, volviéndose así, de cierta manera, inofensivas.

Algunos años después de que Eldredge y Gould presentaran el concepto de la estasis como uno de los más desafiantes al cuerpo teórico de la síntesis moderna, algunos de los autores más ortodoxamente darwinistas no sólo no lo estaban rechazando, sino que ya lo habían incorporado a sus obras: el concepto fue lo suficientemente importante como para que George C. Williams le dedicara todo un capítulo en *Natural Selection, Domains, Levels and Challenges* (1992). Asimismo, Mayr (1992) ocupa toda una sección a hablar de la estasis morfológica y sus posibles causas. Hasta cierto punto, podría decirse que la teoría sintética de la evolución se apropió de la estasis, la convirtió en parte de su programa de investigación, y con ello le quitó su posible connotación antineodarwinista.⁵¹

⁵¹ Este fenómeno no pasó desapercibido para Gould y Eldredge, y en 1986 publicaron el artículo "Punctuated Equilibrium at the Third Stage", donde hablan, precisamente, del notable cambio de actitud de los neodarwinistas frente a sus propuestas, y de cómo los mismos conceptos que antes atacaban ahora dicen que siempre los sostuvieron ellos mismos.

Sin embargo, y como hemos visto en la sección 7.5, la estasis para los exponentes de la síntesis moderna no necesariamente significa lo mismo que para Gould y Eldredge. Mientras que para los puntuacionistas implica una fuerte estabilidad fenotípica, debida probablemente a una cohesión del genotipo que prevalece sobre eventuales presiones de selección, para Williams, en cambio (ver p.170), la estasis queda explicada como la tendencia a que, dentro de un gran número de variedades, prevalezca la forma ancestral debido a la presión normalizadora de la selección de clado.

Mayr (1992) también considera a la estasis como un fenómeno compatible con la síntesis moderna y le dedica secciones especiales. A diferencia de Williams, él no tiene problema en aceptar que su causa probable sea una cohesión del genotipo (después de todo, el propio Mayr, junto con Chetverikov y Lerner, es uno de los padres de la idea). En este sentido, su concepción de la estasis es la que más se acerca, dentro de los exponentes de la síntesis moderna, a la concepción de los propios autores puntuacionistas. Sin embargo –como hemos descrito en la sección 7.8– para Mayr la estasis no predomina sobre la evolución gradual. En todo caso, la ve como un fenómeno alternativo y sostiene que lo mejor que podría hacer uno es adoptar una posición intermedia, aceptando que en muchas especies se presenta una evolución gradual y, al mismo tiempo, admitiendo que hay un número inesperadamente alto de especies fósiles que, en efecto, no muestran cambios morfológicos a lo largo de varios millones de años.

En cualquier caso, lo importante es que el concepto de estasis ha perdido su membresía puntuacionista. La estasis es concebida ahora como uno más de los fenómenos evolutivos que deben estudiarse, independientemente de cuál sea la preferencia teórica del investigador. Podemos afirmar, entonces, que ha sido exitosamente incorporada en el cuerpo teórico del cinturón protector de la síntesis moderna.

Algo similar ha ocurrido con el concepto de tasas variables de cambio y con los eventos de rápida especiación, en los que se concentran importantes cambios evolutivos. Dawkins –como vimos en la sección 7.5–, dedica un capítulo completo a hablar de la perfecta compatibilidad de la síntesis moderna, desde su conformación inicial, con estos eventos de especiación rápida y con la realidad de que las tasas de cambio en la evolución son muy variables y que, dentro de su variabilidad, suelen incluir períodos de estasis. Una vez más, las que pretendían ser ideas puntuacionistas ajenas al neodarwinismo, son tomadas por éste como una parte de sus propias ideas auxiliares.

Finalmente —y como mostramos en la cita de la p.185— varios autores neodarwinistas, como Verne Grant (1983) y Ernst Mayr (1992), han declarado que el tratamiento jerárquico de los problemas evolutivos siempre ha sido parte de la teoría sintética de la evolución, y que lo único que introdujeron los puntuacionistas fue un nuevo nombre, mas no un nuevo concepto. De hecho, podemos encontrar un primer ejemplo de tratamiento jerárquico de los problemas evolutivos desde la primera obra de la síntesis moderna: en *Genetics and the Origin of Species* (1937) Theodosius Dobzhansky acuña el concepto de jerarquías genealógicas, refiriéndose al proceso por el cual la información genética es transmitida de una generación a otra a lo largo de diferentes niveles jerárquicos: genes de la línea germinal replicándose, haciendo más copias de ellos mismos; organismos que se reproducen, produciendo nuevos organismos como ellos mismos; demos que se reproducen a sí mismos y especies especiándose, haciendo más de ellas mismas.

Aunque lo que Dobzhansky estaba haciendo era, tan sólo, una abstracción de las implicaciones de la replicación genética a diferentes niveles, el mismo Eldredge (1999) ha aceptado que dicha abstracción es la base teórica para la comprensión de los diferentes niveles jerárquicos en que pueden y deben ser estudiados los diferentes fenómenos evolutivos. En una palabra: la visión jerárquica de la evolución, aunque no había sido completamente articulada, ya desde el principio no era algo ajeno a la síntesis moderna.

Por lo tanto, ni la estasis, ni los eventos de especiación rápida, ni la visión jerárquica de los procesos evolutivos, han sido tomados como algo que no estuviera ya contemplado dentro del cinturón protector de ideas auxiliares —y por consiguiente como parte del programa de investigación—, de la teoría sintética de la evolución.

Por último, a los tres factores ya descritos debemos agregar un cuarto: las dificultades empíricas con que se han topado los paleontólogos para poder validar la teoría a partir de la evidencia del registro fósil, tema que desarrollamos en la sección 8.2. Es evidente que estas dificultades empíricas reales también han jugado un papel importante en la suerte que ha corrido la teoría del equilibrio puntuado.

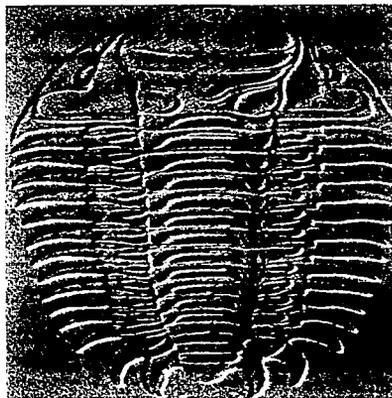
En resumen, los factores que han propiciado que el equilibrio puntuado haya derivado en una teoría de rango medio, son: (1) el repliegue de Gould y Eldredge a posiciones menos extremas; (2) la incapacidad del puntuacionismo para hacer mella en el núcleo firme de la síntesis moderna; (3) la inclusión dentro de su cinturón protector de los

conceptos de estasis, de evolución mediante tasas variables e intermitentes de cambio, y de una visión jerárquica de los procesos evolutivos; y (4) las dificultades empíricas para validar qué mecanismo es más común, si el gradual o el puntuado. La suma de estos factores explican, a mi parecer, que el equilibrio puntuado haya ido deslizándose, poco a poco, hacia una teoría de rango medio. Una teoría que ya no es crucial debatir.

Ahora bien, ¿qué podemos esperar para el futuro? ¿Podemos esperar que el equilibrio puntuado abandone su estatus actual e intente, nuevamente, poner en jaque a la síntesis moderna? Una posibilidad para que esto ocurra sería que, en el futuro, se descubra una nueva técnica que permita extraer mucho más evidencia pertinente a partir del estudio del registro fósil, o bien, que se encuentren nuevas formaciones inusualmente completas y bien representadas, que aporten una mayor y mejor evidencia empírica a favor del equilibrio puntuado, más allá de toda duda.

Sin embargo, coincido con Michael Ruse (1992) y con Antoni Hoffman (1992) en creer que es poco probable que, al final, sea la evidencia empírica la que vaya a resolver definitivamente la controversia entre el equilibrio puntuado y el neodarwinismo. Es muy difícil que la evidencia paleontológica llegue a ser tan contundente como para descartar cualquiera de los dos mecanismos evolutivos, y considero que es más probable que ambas teorías sigan coexistiendo en el futuro. En el estudio de la evolución seguramente continuará imperando la síntesis moderna como la teoría principal y, sin que afecte su núcleo firme, seguirá presente, como una teoría de rango medio, el equilibrio puntuado.

Conclusiones



Conclusiones

Al iniciar este trabajo mencioné que el estudio de las controversias científicas no sólo ayuda a la mejor comprensión de las ideas debatidas y las circunstancias en que fueron apoyadas por sus respectivos partidarios, sino que, también, las controversias permiten evidenciar importantes aspectos de la dinámica científica, como la manera en que se presentan las nuevas ideas, cómo se enfrentan a las teorías competidoras, de qué forma se establecen bandos o alianzas en torno a una postura aglutinante, y cómo se supera una controversia.

Para llevar a cabo este ejercicio con la controversia específica que he analizado, en la introducción de este trabajo establecí los siguientes objetivos: (a) mostrar cuáles fueron los planteamientos iniciales de la teoría del equilibrio puntuado y cuáles son sus antecedentes históricos y teóricos; (b) qué cambios ha experimentado esta teoría a lo largo de su existencia; (c) analizar cómo se ha desarrollado la controversia entre sus partidarios y los neodarwinistas: qué ideas se han debatido, dónde, quiénes han sostenido qué argumentos y qué ha sucedido con esta polémica, en qué terminó o en qué ha devenido; y (d) analizar cómo han influido en la controversia los valores epistémicos y culturales de sus protagonistas, y qué uso de herramientas retóricas han hecho para defender sus posiciones y articular su discurso.

Con el objeto de cubrir el primer objetivo, en los capítulos iniciales se presentaron los antecedentes históricos, técnicos y teóricos de la polémica: en el capítulo 1 se mostraron los antecedentes históricos del gradualismo en la evolución, ya que el gradualismo es una de las posturas que forma parte de la controversia. El tema fue analizado desde Darwin y hasta la polémica entre los biometristas y mendelianos. En el capítulo 2 mostré la interpretación darwinista del registro fósil, así como las posturas actuales sobre la adecuación de este registro, con lo cual busqué cubrir los antecedentes sobre las diversas interpretaciones del registro fósil. A continuación, en el capítulo 3, regresé al

tema del gradualismo, pero ahora con relación a la elaboración de la nueva síntesis evolutiva, y comencé a exponer la postura de los puntuacionistas sobre este tema. En este tercer capítulo se mostró cómo, para Gould y Eldredge, la síntesis moderna se endureció al perder su pluralismo explicativo inicial, idea que ha jugado un papel importante en el transcurso de la controversia con los neodarwinistas.

Los antecedentes teóricos directos de la teoría del equilibrio puntuado –según han admitido sus propios creadores– son las ideas de Ernst Mayr sobre la especiación peripátrica y la cohesión del genotipo, razón por la cual estas teorías fueron analizadas en el capítulo 4. En el capítulo 5 hice un análisis de las propuestas del artículo inicial de la teoría del equilibrio puntuado, y referí cómo es que este artículo, de manera casi inmediata, despertó una polémica dentro del ámbito de la paleontología. Así, con estos primeros cinco capítulos, considero que se ha cubierto adecuadamente el primer objetivo planteado en la introducción de este trabajo.

El segundo objetivo, es decir, el análisis de los cambios que ha experimentado la teoría del equilibrio puntuado, lo he cubierto con el capítulo 6. En este capítulo se mostró cómo, con el artículo de 1977, se desarrollaron los planteamientos iniciales de la teoría y se profundizó en sus consecuencias macroevolutivas, y cómo después Gould radicalizó su posición en los artículos de principios de los ochenta, para finalmente retroceder a una posición menos beligerante.

El tercer objetivo planteado en la introducción, que es el tema central de esta tesis, corresponde al análisis de la controversia entre puntuacionistas y neodarwinistas. He buscado cubrir este punto con los capítulos 7, 8 y 9. En el capítulo 7 mostré que el escenario principal de la polémica se dio en la revista *Nature*, aunque hay otras publicaciones científicas donde también han aparecido intervenciones importantes. Al seguir la cadena de réplicas que se dio en esta revista pudimos ver que, para la década de los ochenta, la controversia había rebasado ya el ámbito de la paleontología e involucraba a otras disciplinas, particularmente a la biología evolutiva. Asimismo, vimos que el debate perdió intensidad hacia principios de los noventa. Otra de las conclusiones que se derivan del análisis de las diferentes réplicas, es que la flexibilidad interpretativa de los datos que aporta el registro fósil ha favorecido las discrepancias. Por esta razón, en el capítulo 8 quise mostrar tanto algunos elementos adicionales de prueba que los

puntuacionistas han extraído del estudio del registro fósil, como las dificultades empíricas que están asociadas a la naturaleza de este mismo registro.

Puesto que al final del capítulo 7 mostré que la polémica en torno al equilibrio puntuado pareció perder presencia al iniciar los años noventa, a juzgar por lo sucedido en *Nature*, en el capítulo 9 empleé otras dos revistas, *Paleobiology* y *Evolution*, para analizar si, en efecto, había una tendencia a que la presencia de la teoría del equilibrio puntuado declinara en los artículos científicos. A partir de los datos y cuadros analizados en este capítulo, presenté dos conclusiones preliminares: (1) que la teoría del equilibrio puntuado ha permanecido viva, a treinta años de su publicación inicial; (2) que, sin embargo, el interés por la misma parece haber declinado y la polémica entre el equilibrio puntuado y el neodarwinismo ha perdido tanto intensidad como presencia en las publicaciones científicas.

El cuarto de los objetivos que me tracé lo he cubierto en el capítulo 10. En la primera sección de este capítulo he buscado mostrar de qué manera tanto los valores epistémicos como culturales de los protagonistas han influido en el desarrollo del debate. En la segunda sección, he mostrado cómo ambos bandos de la controversia han hecho un uso constante de distintas herramientas retóricas para defender sus respectivas posiciones y para articular sus discursos.

En los capítulos 11 y 12 busqué dar respuesta a la pregunta —incluida en mi tercer objetivo— sobre cuál ha sido el desenlace de la controversia, y así comprender, también, las posibles causas de la segunda conclusión preliminar del capítulo 9. Con este propósito, en el capítulo 11 exploré la posibilidad de que el desenlace haya sido que la teoría del equilibrio puntuado se ha convertido en un nuevo paradigma, y —siguiendo una análisis previo de Michael Ruse— concluimos que no es así, al menos no en el sentido amplio y kuhniiano del término, y que esta teoría podría ser considerada como un nuevo paradigma solamente en una acepción social.

Por último, en el capítulo 12 he ofrecido una hipótesis para explicar el porqué de la segunda conclusión preliminar del capítulo 9. Mi hipótesis es que la teoría del equilibrio puntuado se ha convertido en una teoría de rango medio, tanto por su incapacidad de falsar el núcleo firme de la síntesis moderna e imponer el *darwinismo ampliado* que pretendían sus autores, como por el hecho de que, en la práctica, el propio neodarwinismo ha incorporado a su cuerpo teórico las principales ideas del puntuacionismo.

Ahora bien, ¿qué conclusiones generales pueden derivarse del análisis efectuado a lo largo de este trabajo? En primer lugar, me parece que la teoría del equilibrio puntuado ha hecho importantes aportaciones a la biología evolutiva, tanto en el terreno empírico como en el teórico. En el campo de la evidencia empírica, ha impulsado una gran cantidad de estudios de campo, bajo normas metodológicas estrictas, y ha propiciado el desarrollo de estándares de medición que pueden ser usados —y mejorados— en el futuro para medir las frecuencias relativas de la evolución gradual y la puntuada en varios grupos taxonómicos.

Entre sus principales méritos teóricos están el haber señalado la importancia de un fenómeno como la estasis morfológica en la historia evolutiva de la mayoría de las especies, y por consiguiente la necesidad de buscar una explicación adecuada para el mismo; el haber articulado coherentemente una visión jerárquica de los fenómenos evolutivos; el haber introducido la lógica de la especiación alopátrica al campo de la paleontología, y el haber explorado a fondo las probables consecuencias macroevolutivas de este modelo de especiación.

En cuanto a la controversia que desató con el neodarwinismo, si bien tuvo un componente retórico que estuvo ligado a las circunstancias en que la teoría fue originalmente publicitada —como vimos en la sección 7.1—, esta polémica también tuvo consecuencias importantes en el campo científico: en primer lugar, la tensión creativa que generó el enfrentamiento tuvo un positivo efecto estimulativo. Una gran cantidad de estudios de campo se emprendieron con la intención —más o menos explícita— de recabar evidencia a favor o en contra del equilibrio puntuado. De hecho, la propia historia de la paleontología en las últimas décadas —y la manera en que la teoría del equilibrio puntuado la ha puesto sobre la mesa de discusión— es un buen ejemplo de lo productivo que ha resultado la polémica.

Adicionalmente, la controversia se tradujo en un rico intercambio de ideas, de argumentaciones y refutaciones que, al final, significaron el fortalecimiento teórico de ambos bandos. En el debate cuya historia y características he expuesto, me parece que tanto neodarwinistas como puntuacionistas han salido enriquecidos.

A pesar de las diferentes versiones que algunos autores reconocen en las distintas formulaciones que se han hecho del equilibrio puntuado —como se mostró en la sección 6.5—, desde mi punto de vista la teoría tiene tres componentes centrales que han

constituido el denominador común de las diferentes interpretaciones que sobre ella se puedan hacer. Estos tres elementos forman su propio núcleo firme, y son: en primer lugar, el fenómeno de la estasis (ya sea que se trate de un destino infalible de las especies, o sólo de un fenómeno frecuente). El segundo es su concepción de que las transformaciones evolutivas importantes sólo se consiguen mediante la especiación, nunca por anagénesis (propuesta a la que Mayr ha llamado evolución por especiación). El tercero de sus elementos centrales es la idea (que abarca a la selección de especies) de que hay diferentes niveles jerárquicos dentro de la evolución, los cuales no pueden ser entendidos sólo con las categorías explicativas del nivel jerárquico inferior.

Sin embargo, y en al menos algunas de las versiones de la teoría (particularmente las redactadas por Gould) podemos hallar un cuarto elemento distintivo, más o menos declarado: la postura de que existen constricciones internas —ya sean debidas a una cohesión del genotipo o a otro mecanismo— *tan* fuertes, que la selección natural no puede ser considerada más como la principal fuerza motora de la evolución, sino como un proceso importante pero, probablemente, no más importante que dichas constricciones. Bajo esta concepción, los cambios fenotípicos se presentan mucho más en función de cuando concurren las circunstancias que permiten superar estas constricciones, que cuando las presiones de selección aparecen. Esta idea, como ha sugerido Michael Ruse (1999), parece tener su explicación en la influencia cultural que recibió Gould de la tradición morfológica alemana, donde la adaptación es vista, en muchos casos, como secundaria, y la unidad de los planes corporales, o *Baupläne*, lo esencial.

Otra de las conclusiones que podemos obtener del desarrollo de la controversia es que, a treinta años de haber sido postulada la teoría del equilibrio puntuado, aún no hay suficiente evidencia empírica para establecer si la macroevolución procede, *normalmente*, de acuerdo al modelo puntuado o al gradual. En todo caso —como opinan Stebbins y Ayala (1981)—, me parece que es un hecho que ambos modos han ocurrido en la evolución, y que lo importante ahora sería establecer su importancia relativa y, sobre todo, qué factores son los que determinan que ocurra de un modo o del otro.

En eso estriba el reto para el futuro: no en determinar qué modelo es más adecuado —ambos parecen serlo para diferentes casos, y casi podríamos decir que para diferentes taxones—, sino qué es lo que determina que unas veces ocurra uno y otras veces el otro; ¿en qué factores genéticos, ambientales y de la historia evolutiva de cada linaje descansa la clave para comprender por qué la evolución se ajusta unas veces a un

modelo y en ocasiones al otro, pero no siempre a uno solo? Me parece que ése es el principal reto que la controversia entre el equilibrio puntuado y el neodarwinismo nos ha legado para el futuro.

En espera de que la recolección paleontológica de evidencias empíricas y la investigación en otras áreas nos aporten nuevos elementos de juicio, me parece, sin embargo, que es posible finalizar este trabajo con algunas conclusiones preliminares sobre los fenómenos de la estasis y de los patrones puntuados de cambio.

Abordaré, primero, el caso de la estasis. Como mostré en la sección 5.1, originalmente Eldredge y Gould la explicaron –basándose en Ernst Mayr– como la consecuencia de una probable cohesión del genotipo que sólo podría ser rota bajo condiciones de especiación alopátrica en pequeñas poblaciones (circunstancia que haría que coincidieran los cambios evolutivos importantes con los eventos de especiación).

Sin embargo, últimamente Eldredge ha dejado de apoyar la tesis de la cohesión del genotipo y la ha sustituido por la del traslado (*tracking*): ante los eventos de cambios en el medio ambiente, las especies se trasladan a zonas donde puedan encontrar condiciones similares a aquellas para las cuales ya estaban adaptadas.

Dado que la estasis es uno de los tres elementos centrales del equilibrio puntuado, resulta ineludible analizar las implicaciones que tiene este cambio de postura sobre la explicación causal de la misma:

a) En primer lugar, mientras se privilegió la idea de que el fenómeno de cohesión del genotipo es real, se logró dotar de una base genética potencial al equilibrio puntuado y, además, se podía pensar que la estasis y la evolución por especiación son fenómenos de aplicación general (o, al menos, tan comunes como frecuente sea la cohesión genotípica).

b) Sin embargo, si se desecha la hipótesis de la cohesión del genotipo y, en su lugar, se privilegia la del traslado, la teoría ya no tiene necesidad de una base genética propia (lo que debería hacerla más fácilmente aceptable para la contraparte), pero ya no podría aspirar a ser considerada de aplicación general, puesto que la estasis prolongada (aquella que incluso atraviesa por periodos de cambios en el medio ambiente) sólo sería desplegada por aquellas especies que, ante nuevas presiones de selección, tuvieran la habilidad de trasladarse y encontrar otros hábitats para los cuales ya presentan adaptaciones; todas las demás especies que no poseyeran esta habilidad se extinguirían

(y, aunque también mostrarían estasis durante su existencia y hasta su extinción, ésta podría ser cómodamente explicada mediante selección estabilizadora).

Pero hay una consecuencia todavía más importante que deriva del hecho de abandonar la hipótesis de la cohesión del genotipo. He expuesto cómo Eldredge ha rescatado a la estasis mediante un nuevo mecanismo que ya no requiere de la homeostasis genética. Bien, ya no hay problema teórico con la estasis. Pero recordemos que la cohesión del genotipo no sólo servía para explicar la estasis, sino también para justificar que la evolución morfológica coincidiera con los eventos de especiación (puesto que las mismas revoluciones genéticas que rompían la estasis servían para romper los diques de la especiación).

Esta reflexión nos lleva ahora a una nueva problemática, la del segundo elemento central del equilibrio puntuado: ¿se concentran los cambios evolutivos –al menos los morfológicos– en los eventos de especiación? ¿Hay, por consiguiente, una aceleración de la evolución morfológica durante la cladogénesis?

En casi todos los artículos sobre el equilibrio puntuado se mantiene que sí. Sin embargo, en un sorprendente cambio de postura, en su último libro Gould (2002, p.796) reconoce que él y Eldredge pueden haber cometido una gran equivocación al sostener esta correlación, y que muy probablemente los cambios morfológicos no estén preferentemente asociados con los eventos de especiación. Gould reconoce haber basado sus conclusiones iniciales en la convicción de que la cohesión genotípica de Ernst Mayr era un hecho, pero que la evidencia posterior no la ha confirmado.

Estamos, entonces, frente a una paradoja importante: por un lado, hay una gran cantidad de evidencia acumulada por los estudios llevados a cabo por los puntuacionistas que confirma un patrón puntuado de cambios morfológicos, los cuales parecen coincidir con los eventos de especiación. Y, por otra parte, la cohesión genotípica que permitiría explicar este patrón no sólo no ha sido confirmada, sino que incluso algunos de sus defensores máximos han dejado de apoyarla.

Sin embargo, me parece que esta aparente paradoja quedaría resuelta con la propuesta de Douglas Futuyma que se expuso en la sección 7.9. El mismo Stephen Gould (2002, p.799) ha manifestado su agrado por "la sencillez y profundidad" con que esta alternativa resuelve el problema.

En cuanto al tercer elemento central de la teoría, el reclamo por una visión jerárquica de los fenómenos evolutivos, donde no se pretenda que basta con extrapolar las categorías explicativas de los niveles inferiores para comprender lo que sucede en los

niveles superiores, me parece que el artículo de Stebbins y Ayala (1981) —expuesto en la sección 7.6— ofrece una posición que podría conciliar a ambas partes, si bien es probable que subsistan diferencias en la importancia relativa que cada quien le asigne a los fenómenos propios de cada nivel.

Por último, ¿podemos esperar que la controversia se superará en el futuro? ¿Es razonable esperar que se llegue a una solución? Como señalé en el capítulo 12, es poco probable que, al final, sea la evidencia empírica la que vaya a resolver definitivamente la cuestión, aunque autores como Ernst Mayr (1992) piensen que ése sería el único camino posible. Otros autores, como Michael Ruse (1992), opinan que resulta más probable esperar que ambas tradiciones de pensamiento simplemente seguirán coexistiendo en el futuro. Por mi parte, creo que la solución, si llega a darse, vendrá tanto de la investigación empírica como de los esfuerzos de los teóricos de la biología evolutiva: cuando logremos hacer totalmente compatibles —y aceptables para ambas partes— tanto los argumentos teóricos como la evidencia acumulada, la controversia terminará. Me parece que la propuesta de Futuyma y la posición de Stebbins y Ayala son un buen primer paso en esa dirección.

Por lo pronto, en el futuro cercano parece evidente que seguirá habiendo lugar tanto para los adaptacionistas estrictos como para los puntuacionistas, si bien me parece que, en cualquier caso, el equilibrio puntuado difícilmente será visto en lo sucesivo como algo más que una teoría de rango medio.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Anexo 1

La polémica en la revista *Nature* en torno al equilibrio puntuado

(Los autores que intervinieron más de una vez se muestran en negritas)

<i>Año</i>	<i>Volumen y páginas</i>	<i>Autores</i>	<i>Posición a favor</i>	<i>Posición en contra</i>	<i>No toma postura definida</i>
1980	286: 444-445	Mark Ridley			
1981	292: 113-122	J. Cronin, N. Boaz, C. Stringer e Y. Rak			
1981	293: 437-443	P. G. Williamson			
1981	293: 427-428	J. S. Jones			
1981	294: 214-215	P. G. Williamson			
1982	296: 609	Ernst Mayr			
1982	296: 609-610	Arthur J. Boucot			
1982	296: 610	Brian Charlesworth y Russell Lande			
1982	296: 610-611	Lev R. Ginzburg y Jay D. Rost			
1982	296: 611	D. W. Lindsay			
1982	296: 611-612	P. G. Williamson			
1983	305: 269-272	F. H. T. Rhodes			
1984	309: 116	Philip D. Gingerich			
1984	309: 116	F. H. T. Rhodes			
1984	309: 401-402	John Maynard Smith			
1985	315: 400-401	C.M. Newman, J. Cohen y C. Kipnis			
1985	316: 683-684	Richard Dawkins			
1987	330: 561-563	Peter R. Sheldon			
1987	330: 516	John Maynard Smith			
1988	332: 211-212	Stephen Jay Gould y Niles Eldredge			
1988	332: 311-312	John Maynard Smith			
1988	334: 19	Stephen Jay Gould y Niles Eldredge			
1993	366: 223-227	Stephen Jay Gould y Niles Eldredge			

TESIS CON
 TABLA DE ORIGEN

Anexo 2

Citas sobre Gould y Eldredge en *Evolution* y *Paleobiology* de 1995 al 2000

(Los artículos que tienen que ver directamente con el equilibrio puntuado se muestran sombreados)

Bibliografía citada (no incluye autocitas de Eldredge y Gould)	Año y número de <i>Paleobiology</i>	Veces citada	Año y número de <i>Evolution</i>	Veces citada
Eldredge, N. 1971. "The allopatric model and phylogeny in Paleozoic invertebrates." <i>Evolution</i> (25)	1995-2	1	1998-3	1
Eldredge, N. 1972. "Systematics and evolution of <i>Phacops rana</i> and <i>Phacops iowensis</i> (Trilobita) from the Middle Devonian of North America." <i>Bulletin of the American Museum of Natural History</i> 147:45-114	1995-1 1996-1 1998-3	3		
Eldredge, N. 1979. "Alternative approaches to evolutionary theory." <i>Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History</i> 13:7-19	1998-2 1999-4	2		
Eldredge, N. 1979. "Cladism and common sense". En Eldredge, N. y J. Cracraft. <i>Phylogenetic patterns and the evolutionary process methods and theory in comparative biology</i> . Columbia University Press; New York	1997-1 1999-4	2		
Eldredge, N. 1985. <i>Unfinished synthesis: biological hierarchies and modern evolutionary thought</i> . Oxford University Press, New York.	1996-1-3	2		
Eldredge, N. 1986. "Information, economics and evolution." <i>Annual Review of Ecology and Systematics</i> 17:351-369	1996-1-3	2		
Eldredge, N. 1989. <i>Macroevolutionary Dynamics. Species, niches and adaptive peaks</i> . McGraw Hill, New York.	1995-1 1996-1-3 1998-2 2000-3	5	1996-6	1
Eldredge, N. 1992. "Where the twain meet: causal intersections between the genealogical and ecological realms." En N. Eldredge (ed.) <i>Systematics, ecology, and the biodiversity crisis</i> . Columbia University Press, New York.	1995-1 1996-3	2		
Eldredge, N. 1995. <i>Reinventing Darwin</i> . Wiley, New York.			1997-3	1
Eldredge, N. 1996. "Hierarchies in macroevolution." En D. Jablonski, D. H. Erwin y J. H. Lipps (eds.) <i>Evolutionary paleobiology</i> . University of Chicago Press, Chicago.	1998-2 2000-4	2		
Eldredge, N. y J. Cracraft. 1980. <i>Phylogenetic patterns and the evolutionary process methods and theory in comparative biology</i> . Columbia University Press; New York	1995-1-2 1996-2-3 1997-1 1999-1	7	1996-2	1
Eldredge, N. y S. J. Gould. 1972. "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism." En: Schopf, T. J. (ed.) <i>Models of Paleobiology</i> . Freeman, Cooper & Co., San Francisco	1995-1-2 1996-2-3 1997-2 1998-1-3-4 1999-4	11	1995-2 1996-4-6 1997-4 1998-3 2000-2	6
Eldredge, N. y S. J. Gould. 1988. "Punctuated equilibrium prevails" <i>Nature</i> 332:211-212	1998-1	1		
Eldredge, N. y A. R. Ormiston. 1979. "Biogeography of Silurian and Devonian trilobites of the Malvinokaffric Realm." En J. Gray y A. J. Boucat (eds.) <i>Historical Biogeography, plate tectonics, and the changing environment</i> . Oregon State University Press.	1996-1	1		

Eldredge, N. y S. N. Salthe. 1984. "Hierarchy and evolution." <i>Oxford Surveys in Evolutionary Biology</i> 1:184-208	1996-1	1	1996-2	1
Gould, S. J. 1966. "Allometry and size in ontogeny and phylogeny." <i>Biological Reviews</i> 41:587-640	1996-4 2000-2	2	1995-6 1996-2 1997-1 1998-2	4
Gould, S.J. 1968. "Ontogeny and explanation of form: An allometric analysis." <i>Paleontological Society Memoir 2, Journal of Paleontology</i> 42 (5) Supplement.			1996-1	1
Gould, S. J. 1969. "An evolutionary microcosm: Pleistocene and Recent history of the land snail <i>Poecilozonites</i> in Bermuda." <i>Bulletin of the Museum of Comparative Zoology</i> 138:407-532	1996-2 1998-1	2	1995-3 1999-4	2
Gould, S. J. 1970. "Dollo and Dollo's law: irreversibility and the status of evolutionary laws." <i>J. Hist. Biol.</i> 3:189-212			1998-5	1
Gould, S. J. 1971. "Geometric similarity in allometric growth: A contribution to the problem of scaling in the evolution of size." <i>Am. Nat.</i> 105:113-136			1997-1	1
Gould, S. J. 1972. "Allometric fallacies and the evolution of <i>Cryphaea</i> : a new interpretation based on White's criterion of geometric similarity." <i>En T. Dobzhansky, et. al. (eds.) Evolutionary Biology</i> 6:91-119	1999-2	1		
Gould, S. J. 1973. "The origins and function of "bizarre" structures: antler size in the "Irish Elk" <i>Megaloceros giganteus</i> ." <i>Evolution</i> 28:191-220	1995-4	1	1998-2	1
Gould, S. J. 1977. <i>Ontogeny and phylogeny</i> . Harvard University Press, Cambridge.	1996-2-4 1998-3 1999-1-2-4	10	1995-4 1996-1-6 1997-5-6 1998-4 1999-2-3 2000-2-4-6	15
Gould, S. J. 1980. <i>The panda's thumb</i> . Freeman, New York.			1998-5	1
Gould, S. J. 1980. <i>The evolution of Griphaca</i> . Arno, New York.	1999-2	1		
Gould, S. J. 1980. "The evolutionary biology of constraint." <i>Daedalus</i> 109:39-52	1997-1	1	1997-2 1999-6	2
Gould, S. J. 1980. "The promise of paleobiology as a nomothetic, evolutionary discipline." <i>Paleobiology</i> 6:96-118	1999-1	1		
Gould, S. J. 1980. "Is a new and general theory of evolution emerging?" <i>Paleobiology</i> 6:119-130			1997-3	2
Gould, S. J. 1982. "Change in developmental timing as a mechanism of macroevolution." <i>En Bonner. Evolution and development</i> . Springer, New York.	1996-2	1		
Gould, S. J. 1982. "Darwinism and the expansion of evolutionary theory." <i>Science</i> 216:380-387	1995-2 1996-1 1999-1	3		
Gould, S. J. 1984. "Smooth curve of evolutionary rate: a psychological and mathematical artifact." <i>Science</i> 226:994-995	1996-1 1999-1	2	1999-6	1
Gould, S. J. 1984. "Morphological channeling by structural constraints: convergence in styles of dwarfing and gigantism in <i>Cerion</i> , with a description of two new fossil species and a report on the discovery of the largest <i>Cerion</i> ." <i>Paleobiology</i> 10:172-194	1995-4 1996-2 1998-1	3	1996-1	1
Gould, S.J. 1984. "Covariance sets and ordered geographic variation in <i>Cerion</i> from Aruba, Bonaire, and Curacao: A way of studying non-adaptation." <i>Systematic Zoology</i> 33:217-237			1996-1	1
Gould, S. J. 1985. "The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology." <i>Paleobiology</i> 11:2-12	1996-1 1998-2 2000-1-2	4	1996-2	1

Gould, 1988. "Trends and changes in variance: a new slant on progress and directionality in evolution." <i>Journal of Paleontology</i> 62:319-329	1995-3 1996-2 1998-3 1999-2 2000-3	5	1996-2	1
Gould, S. J. 1988. "The uses of heterochrony." <i>En</i> Mckinney. <i>Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach</i> . Plenum, N. Y.	1999-2	1		
Gould, S. J. 1988. "On replacing the idea of progress with an operational notion of directionality." <i>En</i> M. H. Nitecki (ed.) <i>Evolutionary progress</i> . University of Chicago Press, Chicago	2000-1	1	1995-6 1996-2 1997-2	3
Gould, S. J. 1989: "A development constraint in <i>Cerion</i> with comments on the definition and interpretation of constraint in evolution." <i>Evolution</i> 43:516-539	1995-4 1996-2 1998-1 1999-1-2 2000-2	6	1995-5 1996-1-6 1997-2	4
Gould, S. J. 1989. <i>Wonderful life</i> . Norton, New York.	1995-3 1996-1-3 1998-1-2-4 1999-1-2-4 2000-1-3	12	1996-2 1999-2-6	3
Gould, S. J. 1990. "Speciation and sorting as the source of evolutionary trends, or things are seldom what they seem." <i>En</i> K. J. McNamara, (ed.) <i>Evolutionary Trends</i> . Belhaven, London.	1998-1-3	2	1995-5	1
Gould, S. J. 1991. "The disparity of the Burgess Shale arthropod fauna and the limits of cladistic analysis: why we must strive to quantify morphospace." <i>Paleobiology</i> 17:411-423	1995-3 1996-3 1997-1 1998-1-2-4 1999-3-4 2000-3	10	1996-1-2	2
Gould, S. J. 1992. "Constraint and the square snail: life at the limits of a covariance set. The normal teratology of <i>Cerion disforme</i> ." <i>Biological Journal of the Linnean Society</i> 47:407-437	1995-4 2000-2	2	1996-1	1
Gould, S. J. 1993. "How to analyze Burgess Shale disparity - a reply to Ridley." <i>Paleobiology</i> 19:522-523	1995-3 1998-1	2	1996-2	1
Gould, S. J. 1994. " <i>Petalocoelchus sculpturatus</i> , a new Pliocene subspecies of vermetid gastropods lacking its defining generic character, with comments on vermetid systematics in general." <i>Journal of Paleontology</i> 68:1025	1998-1	1		
Gould, S. J. 1994. "The evolution of life on earth." <i>Scientific American</i> 271:84-94			1996-2	1
Gould, S. J. 1995. "A task for Paleobiology at the threshold of majority." <i>Paleobiology</i> 21:1-14	1996-2	1	1996-1	1
Gould, S. J. 1995. "Of it, not above it." <i>Nature</i> 377:681-682	1996-3	1		
Gould, S. J. 1996. <i>Full house: The spread of excellence from Plato to Darwin</i> . Harmony, New York [incluyo a este libro a favor de la teoria del equilibrio puntuado por su capitulo 5, el más citado].	1997-3 1998-3 2000-3	3		
Gould, S. J. 1997. "The exaptive excellence of spandrels as a term and prototype." <i>Proceeding of the National Academy of Sciences USA</i> 94:10750-10755	1999-1	1		
Gould, S. J. 1997. "Theory of the living earth." <i>Natural History Magazine</i> , Mayo de 1997:18-21; 58-64	1999-2	1		
Gould, S. J. 1997. <i>Questioning the millennium</i> . Harmony, New York.	1999-2	1		
Gould, S. J. 1997. "Cope's rule as psychological artefact." <i>Nature</i> 385:199-200			1998-5	1
Gould, S. J. 2000. "Beyond competition." <i>Paleobiology</i> 26:1-6	2000-3	1		

Gould, S. J. y C. B. Calloway. 1980. "Clams and brachiopods -ships that pass in the night." <i>Paleobiology</i> 6:383-396	1995-4 1996-3 1997-1 1998-1 1999-3	8		
Gould, S. J. y N. Eldredge. 1977. "Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered." <i>Paleobiology</i> 3:115-151	1995-1 1996-2 1997-2 1998-1 1999-3	5	1996-4	1
Gould, S. J. y N. Eldredge. 1993. "Punctuated equilibrium comes of age." <i>Nature</i> 366:223-227	1998-1 1999-3	3	1995-2 1996-4 1998-4 2000-2	4
Gould, S. J., N. L. Gilinsky y R. Z. German. 1987. "Asymetry of lineages and the direction of evolutionary time." <i>Science</i> 236:1437-1441	1996-1-3 2000-1	3	1996-1	1
Gould, S.J. y R. F. Johnston. 1972. "Geographic variation." <i>Annual Review of Ecology and Systematics</i> 3:457-498			1996-1 1999-5	2
Gould, S. J. y R. Lewontin. 1979. "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme." <i>Proceeding of the Royal Society of London B</i> 205:581-589	1995-3 1999-1	2	1995-1 1996-1-2 1997-2-5 1998-4	8
Gould, S. J., D. M. Raup, et. al. 1977. "The shape of evolution: a comparison of real and random clades." <i>Paleobiology</i> 3:23-40	1996-1 1998-4 1999-1	4	1995-2 1996-1	2
Gould, S. J. y E. S. Vrba. 1982. "Exaptation - a missing term in the science of form." <i>Paleobiology</i> 8:4-15	1995-3 1999-1	2	1996-2 1997-1-2-4-5 1998-1-6 1999-4	8
Gould, S. J., D. S. Woodruff y J. P. Martin. 1974. "Genetics and morphometrics in <i>Cerion</i> at Pongo Carpet: A new systematic approach to this enigmatic land snail." <i>Systematic Zoology</i> 25:518-535			1997-2	1
Gould, S. J. y D. S. Woodruff. 1986. "Systematics of <i>Cerion</i> on New Providence Island: A radical revision." <i>Bulletin of the American Museum of Natural History</i> 182:389-490			1996-1	1
Gould, S. J., N. D. Young y B. Kasson. 1985. "The consequences of being different: Sinistral coiling in <i>Cerion</i> ." <i>Evolution</i> 39:1364-1379			1997-3	1
Raup, D. M., S. J. Gould, et. al. 1973. "Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity." <i>The Journal of Geology</i> 81:525-542	1996-1-3 2000-2	3		
Raup, D. M. y S. J. Gould. 1974. "Stochastic simulation and evolution of morphology - towards a nomothetic paleontology." <i>Systematic Zoology</i> 23:305-322	1996-1 2000-1	2		
Vrba, E. S. y N. Eldredge. 1984. "Individuals, hierarchies and processes: towards a more complete evolutionary theory." <i>Paleobiology</i> 10:146-171	1996-1	1		
<i>Bibliografía citada de otros autores, pero con el tema del equilibrio puntuado</i>				
Forcy, R. A. 1988. "Seeing as believing: gradualism and punctuated equilibria in the fossil record." <i>Science Progress, Oxford</i> 72:1-19	1998-1	1		
Johnson, J. G. 1982. "Occurrence of phyletic gradualism and punctuated equilibria through geologic time." <i>Journal of Paleontology</i> 56:1329-1331	1998-1	1		
Lieberman, B. S., C. Breit y N. Eldredge. 1995. "A study of stasis and change in two species lineages from the Middle Devonian of New York State." <i>Paleobiology</i> 21:15-27	1995-1 1998-1	2		

Malmgren, B. A., W. A. Berggren y G. P. Lohmann. 1983. "Evidence of punctuated gradualism in the late Neogene <i>Globorotalia tumida</i> lineage of planktonic foraminifera." <i>Paleobiology</i> 9:377-384	1998-1	1		
Nichol, S. T., J. E. Rowe y W. Fitch. 1993. "Punctuated equilibrium and positive Darwinian evolution in vesicular stomatitis virus." <i>Proc. Nat. Acad. Sci. USA</i> 90:10424-10428			1997-5	1
Turner, J. R. G. 1986. "The genetics of adaptative radiation: a neo-Darwinian theory of punctuational evolution." En D. M. Raup y D. Jablonski (eds.) <i>Patterns and processes in the history of life</i> . Springer, Berlin.	1998-1	1		

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Referencias bibliográficas

- Barahona, A. 2001. "Continuidad evolutiva y discontinuidad genética. El caso de la escuela bimétrica." En: A. Barahona, E. Suárez y S. Martínez (ed.) *Filosofía e historia de la biología*. UNAM, México, pp.417-429
- Bliss, R., G. Parker y D. Gish. 1980. *Fossils: Key to the Present*. CLP Publishers, San Diego.
- Boucot, A.J. 1982. "Ecophenotypic or genotypic?" *Nature* 296:609
- Carreño, A. y M. Montellano (ed.). 1997. *Extinción masiva del límite Cretácico-Terciario: mitos y realidades*. Monografía No.4, Unión Geofísica Mexicana, Ensenada.
- Carson, H. L. 1975. "The genetics of speciation at the diploid level." *Am. Nat.* 109: 83-92
- Ceccarelli, L. 2001. *Shaping Science with Rhetoric. The Cases of Dobzhansky, Schrödinger, and Wilson*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Charlesworth, B. y R. Lande. 1982. "Morphological stasis and developmental constraint: no problem for Neo-Darwinism." *Nature* 296:610
- Cheetham, A. H. 1986. "Tempo of evolution in a Neogen bryozoan: rates of morphological evolution within an across species boundaries." *Paleobiology* 12:190-202
- Cheetham, A.H. y J.B.C. Jackson, 1998. "The Fossil Record of Cheilostome Bryozoa in the Neogene and Quaternary of Tropical America: Adequacy for Phylogenetic and Evolutionary Studies." En: S. Donovan y C. Paul (ed.) *The Adequacy of the Fossil Record*, John Wiley & Sons, Sussex, pp.227-242
- Chetverikov, S.S. 1926. "On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics." *J. Exp. Biol.* A2:3-54
- Clark, H.W. 1982. "Evolutionist fights back." *Signs of the Times* (Imprenta de los Adventistas del Séptimo Día), Vol. 109 (septiembre).
- Collins, H.M. 1992. *Changing Order. Replication and Induction in Scientific Practice*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Conway Morris, S. 1986. "The community structure of the Middle Cambrian Phyllopod Bed (Burgess Shale)." *Paleontology* 29:423-467
- Cronin, J.E., N.T. Boaz, C.B. Stringer y Y. Rak. 1981. "Tempo and mode in hominid evolution." *Nature* 292:113-122
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray, London (1a. edición)
- _____. 1872. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. (6a. edición)
- _____. 1984. *Charles Darwin: autobiografía y cartas escogidas. Selección de Francis Darwin*. Alianza Editorial, Madrid.

- Dawkins, R. 1976 [1993]. *El gen egoísta*. Salvat Editores, Barcelona.
- _____. 1982. *The Extended Phenotype*. Oxford University Press, Oxford.
- _____. 1985. "What was all the fuss about?" *Nature* 316:683-684
- _____. 1986. *The Blind Watchmaker*. W. W. Norton & Co. Inc., Londres (hay una traducción al español de 1988: *El relojero ciego*. Editorial Labor, Barcelona).
- Dennet, D.C. 1995 [1999]. *La peligrosa idea de Darwin*. Galaxia Gutenberg, Barcelona.
- _____. 1997. "Darwinian Fundamentalism: An Exchange." *New York Review of Books*, 14 de agosto.
- Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky, T., F. Ayala, G.L. Stebbins y J.W. Valentine. 1974. *Evolution*. W. H. Freeman & Co., San Francisco.
- Eldredge, N. 1971. "The allopatric model and phylogeny in Paleozoic invertebrates." *Evolution* 25:156-167
- _____. 1972. "Systematics and evolution of *Phacops rana* (Green 1832) and *Phacops iowensis* Delo, 1935 (Trilobita) in the Middle Devonian of North America." *Bulletin of the American Museum of Natural History* 47:45-114
- _____. 1982. "Phenomenological levels and evolutionary rates." *Syst. Zool.* 31:338-347
- _____. 1984. "Simpson's inverse: Bradytely and the phenomenon of living fossils." En: N. Eldredge y S. M. Stanley (ed.) *Living Fossils*. Springer, New York, pp. 272-277
- _____. 1985a. *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. Oxford University Press, New York.
- _____. 1985b. *Time Frames: The Rethinking of Darwinian Evolution and the Theory of Punctuated Equilibria*. Simon & Schuster, New York.
- _____. 1989. *Macroevolutionary Dynamics: Species, Niches and Adaptive Peaks*. MacGraw-Hill, New York.
- _____. 1995. *Reinventing Darwin: The Great Debate at the High Table of Evolutionary Theory*. Jhon Wiley & Sons, New York.
- _____. 1999. *The Pattern of Evolution*. Freeman and Co., New York.
- _____. 2000. *The Triumph of Evolution and the Failure of Creationism*. Freeman and Co., New York.
- Eldredge, N. y S.J. Gould. 1972. "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism." En: T. J. Schopf (ed.) *Models of Paleobiology*. Freeman, Cooper & Co., San Francisco, pp.82-115
- Eldredge, N. y S.J. Gould. 1988. "Punctuated equilibrium prevails." *Nature* 332:211-212
- Eldredge, N. e I. Tattersall. 1975. "Evolutionary models, phylogenetic reconstruction, and another look at hominid phylogeny." En: F.S. Szalay (ed.) *Approaches to Primate Paleobiology. Contrib. Primatol.* 5:218-242
- Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.

- Foote, M. 1996. "On the probability of ancestors in the fossil record." *Paleobiology* 22:141-151
- Foote, M. y D. Raup, 1996. "Fossil preservation and the stratigraphic ranges of taxa." *Paleobiology* 22:121-140
- Fortey, R.A. 1974. "The Ordovician trilobites of Spitsbergen I. Olenidae." *Skrift. Norsk Polarinst.* No. 160, 129 pp.
- Franklin, J. y R. Lewontin. 1970. "Is the gene the unit of selection?" *Genetics* 65:707-734
- Futuyma, D.J. 1987. "On the role of species in anagenesis." *Amer. Nat.* 130:465-473
- _____. 1998. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.
- Galton, F. 1869 [1962]. *Hereditary Genius*. Meridian Books, New York.
- _____. 1889. *Natural Inheritance*. Macmillan, London.
- Ghiselin, M. 1974. "A radical solution to the species problem." *Systematic Zoology* 23:536-544
- Gingerich, P. D. 1976. "Paleontology and phylogeny: patterns of evolution at the species level in early Tertiary mammals." *Am. J. Sci.* 276:1-28
- _____. 1978. "Evolutionary transition from ammonite *Subprionocyclus* to *Reesidites* –punctuated or gradual?" *Evolution* 32:454-456
- _____. 1984. "Darwin's gradualism and empiricism." *Nature* 309:116
- Ginzburg L.R. y J.D. Rost. 1982. "Are 'punctuations' artefacts of time-scales?" *Nature* 296:610-611
- Goldschmidt, R. 1940. *The Material Basis of Evolution*. Yale University Press, New Haven.
- Gorman, J. 1980. "The tortoise or the hare?" *Discover*, octubre.
- Gould, S.J. 1969. "An evolutionary microcosm: Pleistocene and Recent history of the land snail *Poecilozonites* in Bermuda." *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 138:407-531
- _____. 1972. "Allometrical fallacies and the evolution of *Gryphaea*: a new interpretation based on White's criterion of geometric similarity." *Evolutionary Biology* 6:91-118
- _____. 1976. "Ladders, bushes, and human evolution." *Nat. Hist.* 4:24-31
- _____. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge.
- _____. 1979. "This view of life." *Natural History* 88:40-44
- _____. 1980. "Is a new and general theory of evolution emerging?" *Paleobiology* 6:119-130
- _____. 1981. *The Mismeasure of Man*. Norton, New York.
- _____. 1982a. "Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory." *Science* 216:380-387
- _____. 1982b. "The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution." En: R. Milkman (ed.) *Perspectives on Evolution*. Sinauer Associates, Massachusetts, pp.83-104

_____. 1982c. "The Uses of Heresy: An Introduction to Richard Goldschmidt's *The Material Basis of Evolution*." En: R. Goldschmidt, *The Material Basis of Evolution*. Yale University Press, New Haven.

_____. 1983a. "The hardening of the Modern-Synthesis." En: M. Grene (ed.) *Dimensions of Darwinism*. Cambridge University Press, Cambridge.

_____. 1983b. "Irrelevance, submission, and partnership: the changing role of paleontology in Darwin's three centennials, and a modest proposal for macroevolution." En: D. S. Bendall (ed.) *Evolution from Molecules to Men*. Cambridge University Press, Cambridge, pp.347-366

_____. 1985. "The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology." *Paleobiology* 11:2-12

_____. 1986. "Punctuated equilibrium: empirical response." *Science* 232:439

_____. 1991. *La vida maravillosa. Burgess Shale y la naturaleza de la historia*. Editorial Crítica, Barcelona.

_____. 1993. "Confusion Over Evolution." *New York Review of Books*, 14 de enero.

_____. 1994a. *El pulgar del panda*. Editorial Crítica, Barcelona.

_____. 1994b. *Ocho cerditos*. Editorial Crítica, Barcelona.

_____. 1996. *Full House. The Spread of Excellence from Plato to Darwin*. Harmony Books, New York.

_____. 1997a. "Darwinian Fundamentalism." *New York Review of Books*, 12 de junio.

_____. 1997b. "Evolution: The Pleasures of Pluralism." *New York Review of Books*, 26 de junio.

_____. 1997c. "Darwinian Fundamentalism: An Exchange." *New York Review of Books*, 14 de agosto.

_____. 2002. *The Estructure of Evolutionary Theory*. Harvard University Press, Cambridge.

Gould, S.J. y N. Eldredge. 1977. "Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered." *Paleobiology* 3:115-151

Gould, S.J. y N. Eldredge. 1986. "Punctuated Equilibrium at the Third Stage." *Systematic Zoology* 35:143-148

Gould, S.J. y N. Eldredge. 1988. "Species selection: its range and power." *Nature* 334:19

Gould, S.J. y N. Eldredge. 1993. "Punctuated equilibrium comes of age." *Nature* 366:223-227

Gould, S.J. y R. Lewontin. 1979. "The Spandrels of San Marcos and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme", *Proceedings of the Royal Society*, CCV:581-598

Gould, S.J. y E. Vrba. 1981. "Exaptation: A Missing Term in the Science of Form." *Paleobiology* 8:4-15

Grant, V. 1983. "The synthetic theory strikes back." *Biol. Zentralbl.* 102:149-158

Gross, A. G. 1996. *The Rhetoric of Science*. Harvard University Press, Cambridge.

Haldane, J.B.S. 1932. *The Causes of Evolution*. Longmans Green, Londres.

- Hallam, A. 1962. "The evolution of *Gryphaea*." *Geological Magazine* 99:571-574
- Harper, C.W. 1975. "Origin of species in geologic time: alternatives to the Eldredge-Gould model." *Science* 190:47-48
- Harper, E.M. 1998. "The Fossil of Bivalve Molluscs." En: S. Donovan y C. Paul (ed.) *The Adequacy of the Fossil Record*, John Wiley & Sons, Sussex, pp.243-267
- Heaton, T.H. 1993. "The Oligocene rodent *Ischyromis* of the Great Plains: replacement mistaken for anagenesis." *Journal of Paleontology* 67:297-308
- Hecht, M.K. 1974. "Morphological transformation, the fossil record, and the mechanisms of evolution." *Evol. Biol.* 7:295-303
- Henry, J.L. y E.N.K. Clarkson. 1975. "Enrollment and coaptations in some species of the Ordovician trilobite genus *Placoparia*." *Fossils and Strata* 4:87-95
- Hoffman, A. 1982. "Punctuated versus gradual mode of evolution: a reconsideration." *Evol. Biol.* 15:411-436
- _____.1989. *Arguments on Evolution*. Oxford University Press, New York.
- _____.1992. "Twenty Years Later: Punctuated Equilibrium in Retrospect." En: A. Somit y S. Peterson (ed.) *The Dynamics of Evolution. The Punctuated Equilibrium Debate in the Natural and Social Sciences*. Cornell University Press, Ithaca, pp.121-138
- Hull, D. 1973. *Darwin and his Critics*. The University of Chicago Press.
- _____.1976. "Are species really individuals?" *Systematic Zoology* 25:174-191
- Huxley, J. 1942. *Evolution, the Modern Synthesis*. Allen & Unwin, Londres.
- _____.1960. "The Emergence of Darwinism." En: S. Tax (ed.) *Evolution after Darwin*, Vol. 1, University of Chicago Press, Chicago, pp.1-21
- Johnson, J.G. 1975. "Allopatric speciation in fossil brachiopods." *J. Paleontol.* 49:646-661
- Jones, J.S. 1981. "An uncensored page of fossil history." *Nature* 293:427-428
- Kelley, P.H. 1989. "Evolutionary trends within bivalve prey of Chesapeake Group naticid gastropods." *Historical Biology* 2:139-156
- Kellogg, D.E. y J.D. Hays. 1975. "Microevolutionary patterns in Late Cenozoic Radiolaria." *Paleobiology* 1:150-160
- Kuhn, T.S. 1962 [1971]. *La estructura de las revoluciones científicas*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Lakatos, I. 1982. *La metodología de los programas de investigación científica*. Alianza Ed., Madrid.
- Lande, R. 1980. "Microevolution in Relation to Macroevolution." *Paleobiology* 6:235-238
- Laudan, L. 1977. *Progress and its Problems: Toward a Theory of Scientific Growth*. University of California Press, Berkeley.
- Leakey, R. y A. Walker. 1976. "*Australopithecus*, *Homo erectus*, and the single species hypothesis." *Nature* 261:572-574

Lerner, I. M. 1954. *Genetic Homeostasis*. Wiley, New York.

Lesperance, P.J. y R. Bertrand. 1976. "Population systematics of the Middle and Upper Ordovician trilobite *Cryptolithus* from the St. Lawrence lowlands and adjacent areas of Quebec." *J. Paleontol.* 50:598-613

Lindsay, D.W. 1982. "Punctuated equilibria and punctuated environments." *Nature* 296:611

MacGillivray, H.J. 1968. "Modes of evolution mainly among marine invertebrates." *Bijdragen tot de dierkunde* 38:69-74

Maynard Smith, J. 1984. "Palaeontology at the high table." *Nature* 309:401-402

_____. 1987. "Darwinism stays unpunctured." *Nature* 330:516

_____. 1988. "Punctuation in perspective." *Nature* 332:311-312

_____. 1993. "Confusion Over Evolution." *New York Review of Books*, 14 de enero.

_____. 1995. "Genes, Memes and Minds." *New York Review of Books*, 30 de noviembre.

Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.

_____. 1954. "Change of genetic environment and evolution". En: J. Huxley (ed.) *Evolution as a Process*. Allen & Unwin, Londres, pp.157-180 (también se encuentra en: Mayr, E. 1976. *Evolution and the Diversity of Life*. Harvard University Press, Massachusetts, pp.188-210)

_____. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge.

_____. 1975. "The unity of the genotype." *Biol. Zentralb.* 94:377-388 (también se encuentra en: Mayr, E. 1988. *Toward a New Philosophy of Biology. Observations of an Evolutionist*. Harvard University Press, Massachusetts, pp.423-438)

_____. 1980. "Some Thoughts on the History of the Evolutionary Synthesis." En: E. Mayr y W. Provine (ed.) *The Evolutionary Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge, pp.1-48

_____. 1982a. *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance*. Harvard University Press, Cambridge.

_____. 1982b. "Speciation and macroevolution." *Evolution* 36:1119-1132

_____. 1982c. "Questions concerning especiation." *Nature* 296:609

_____. 1982d. "Process of speciation in animals." En: C. Barigozzi (ed.) *Mechanisms of Speciation*. Alan R. Liss, New York, pp. 1-20

_____. 1988. "Does microevolution explain macroevolution?" En: Mayr, E. *Toward a New Philosophy of Biology. Observations of an Evolutionist*. Harvard University Press, Massachusetts, pp.402-422

_____. 1992. "Speciational Evolution or Punctuated Equilibria." En: Somit, A. y S. Peterson. *The Dynamics of Evolution. The Punctuated Equilibrium Debate in the Natural and Social Sciences*. Cornell University Press, Ithaca, pp.21-53

_____. 1997 [1998]. *Así es la Biología*. Editorial Debate, Madrid.

- Meehl, P.E. 1983. "Consistency tests in estimating the completeness of the fossil record: a neo-Popperian approach to statistical paleontology." *Minnesota Studies in the Philosophy of Science* 10:413-473.
- Merton, R. 1968. "On Sociological Theories of the Middle-Range." En: *Social Theory and Social Structure*. Free Press, New York, pp. 39-53.
- Moore, R.C., C.G. Lalicker y A.G. Fischer, 1952. *Invertebrate Fossils*. McGraw-Hill, New York.
- Murphy, R.W. y N.R. Lovejoy. 1998. "Punctuated Equilibrium or Gradualism in the Lizard Genus *Sceloporus*? Lost in Plesioigrams and a Forest of Trees." *Cladistics* 14:95-103
- Newman, C.M., J.E. Cohen y C. Kipnis. 1985. "Neo-darwinian evolution implies punctuated equilibria." *Nature* 315:400-401
- Nicol, D. 1977. "The number of living animal species likely to be fossilized." *Florida Scientist* 40:135-139.
- Ovcharenko, V. N. 1969. "Transitional forms and species differentiation of brachiopods." *Paleontol. J.* 3:57-63
- Ozawa, T. 1975. "Evolution in *Lepidolina multiseptata* (Permian foraminifer) in East Asia." *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. D Geol.* 23:117-164
- Paley, W. 1802. *Natural Theology: Or, Evidences of the Existence and Attributes of the Deity, Collected from the Appearances of Nature*. R. Fauldner, London.
- Paul, C.R. 1998. "Adequacy, Completeness and the Fossil Record." En: S. Donovan y C. Paul (ed.) *The Adequacy of the Fossil Record*, John Wiley & Sons, Sussex, pp.1-22
- Prothero, D.R. 1992. "Punctuated Equilibrium at Twenty: a Paleontological Perspective." *Skeptical* 1:38-47
- Prothero, D.R. y N. Shubin. 1989. "The evolution of Oligocene horses." En: D.R. Prothero y R.M. Shoch (eds.) *The Evolution of Perissodactyls*, pp.142-175. Oxford University Press, Oxford.
- Provine, W. 1971. *The Origins of Theoretical Population Genetics*. The University of Chicago Press, Chicago.
- _____.1982. "Adaptation and mechanisms of evolution after Darwin: a study in persistent controversies." Ponencia sin publicar, presentada en la conferencia "Persistent controversies in evolutionary theory", celebrada en la Universidad de Chicago, en marzo de 1982.
- _____.1986. *Sewall Wright and Evolutionary Biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Raup, D. 1966. "Geometric analysis of shell coiling: general problems." *Journal of Paleontology* 40:1178-1190
- Rensch, B. 1947. *Neure Probleme der Abstammungslehre*. F. Enke, Stuttgart.
- Rhodes, F.H.T. 1983. "Gradualism, punctuated equilibrium and the Origin of Species." *Nature* 305:269-272
- _____.1984. "Reply to Gingerich." *Nature* 309:116
- Ridley, M. 1980. "Evolution and gaps in the fossil record." *Nature* 286:444-445
- _____.1993. *Evolution*. Blackwell Scientific Publications, Boston.

- Robison, R.A. 1975. "Species diversity among agnostoid trilobites." *Fossils and Strata* 4:219-226
- Romanes, G.J. 1894. *Darwin, and after Darwin: An Exposition of the Darwinian Theory and a Discussion of Post-Darwinian Questions*. Open Court Publishing Co., Chicago.
- Ruse, M. 1992. "Is the theory of Punctuated Equilibria a New Paradigm?" En: A. Somit y S. Peterson (ed.) *The Dynamics of Evolution. The Punctuated Equilibrium Debate in the Natural and Social Sciences*. Cornell University Press, Ithaca, pp.139-167
- _____.1999. *Mystery of Mysteries. Is Evoution a Social Construction?* Harvard University Press, Massachusetts.
- Ruzhentsev, V.Y. 1964. "The problem of transition in paleontology." *Int. Geol. Rev.* 6:2204-2213
- Samadi, S., P. David y P. Jarne. 2000. "Variation of shell shape in the clonal snail *Melanoides tuberculata* and its consequences for the interpretation of fossil series." *Evolution* 54:492-502
- Schaffner, K.F. 1993. *Discovery and Explanation in Biology and Medicine*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Shapin, S. y S. Schaffer. 1985. *Leviathan and the Air-Pump. Hobbes, Boyle, and the Experimental Life*. Princeton University Press, New Jersey.
- Sheldon, P.R. 1987. "Parallel gradualistic evolution of Ordovician trilobites." *Nature* 330:561-563
- Simpson, G.G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, New York.
- _____.1951. *Horses*. Oxford University Press, New York.
- _____.1953. *The Major Features of Evolution*. Columbia University Press, New York.
- Smocovitis, V.B. 1996. *Unifying Biology. The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology*. Princeton University Press, New Jersey.
- Stanley, S.M. 1968. "Post-Paleozoic adaptive radiation of infaunal bivalve molluscs: a consequence of mantle fusion and siphon formation." *Journal of Paleontology* 42: 214-229
- _____.1975a. "A theory of evolution above the species level." *Proc. Natl. Acad. Sci.* 72:646-650
- _____.1975b. "Clades versus clones in evolution: why we have sex." *Science* 190:382-383
- _____.1979. *Macroevolution: Pattern and Process*. Freeman, San Francisco.
- _____.1982a. "Speciation and the fossil record." En: C. Barigozzi (ed.) *Mechanisms of Speciation*. Alan R. Liss, New York, pp. 41-50
- _____.1982b. "Macroevolution and the fossil record." *Evolution* 36:460-473
- _____.1992. "The Empirical Case for the Punctuational Model of Evolution." En: A. Somit y S. Peterson (ed.) *The Dynamics of Evolution. The Punctuated Equilibrium Debate in the Natural and Social Sciences*. Cornell University Press, Ithaca, pp. 85-102
- _____.1998. *Childeren of the Ice Age. How a Global Catastrophe Allowed Humans to Evolve*. Freeman and Co., New York.
- Stanley, S.M. y X. Yang. 1987. "Approximate evolutionary stasis for bivalve morphology over millions of years: a multivariate, multilineage study." *Paleobiology* 13:113-139.

- Stebbins, G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York.
- Stebbins, G.L. y F.J. Ayala. 1981. "Is a New Evolutionary Synthesis Necessary?" *Science* 213:967-971
- Stereiny, K. 2001. *Dawkins vs. Gould. Survival of the Fittest*. Icon Books, Cambridge.
- Sulloway, F. 1979. "Geographic isolaton in Darwin's thinking: the vicissitudes of a crucial idea." En: *Stud. Hist. Biol.* 3:23-65
- Valentine, J.W. y C.A. Campbell. 1975. "Genetic regulation and the fossil record." *Am. Sci.* 63:673-680
- Vrba, E.S. 1980. "Evolution, species and fossils: how does life evolve?" *South African Journal of Science* 76:61-84
- _____.1984. "What is Species Selection?" *Systematic Zoology* 33:318-328
- _____.1985. "Environment and evolution: alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events." *S. Afr. J. Sci.* 81:229-236
- Wagner, M. 1889. *Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung*. Basel: Benno Schwalbe.
- Webster, T.P. 1973. "Adaptive linkage disequilibrium between two esterase loci of a salamander." *Proc. Nat. Acad. Sci.* 70:1156-1160
- Weller, J.M. 1969. *The Course of Evolution*. McGraw-Hill, New York.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, New Jersey.
- _____.1992. *Natural Selection. Domains, Levels, and Challenges*. Oxford University Press, New York.
- Williamson, P.G. 1981a. "Palaeontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin." *Nature* 293:437-443
- _____.1981b. "Morphological stasis and developmental constraint: real problems for neo-Darwinism." *Nature* 294:214-215
- _____.1982. "Replies." *Nature* 296:611-612
- Wilson, A.C. 1976. "Gene regulation in evolution." En: F. J. Ayala (ed.) *Molecular Evolution*. Sinauer Associates, Massachusett.
- Wilson, E.O. *El naturalista*. Editorial Debate, Madrid.
- Wright, S. 1967. "Comments on the preliminary working papers of Eden and Waddington." En: P. S. Moorehead y M. M. Kaplan (ed.) *Mathematical Challenges to the Neo-Darwinian Interpretation of Evolution*. The Wistar Institute Press, Philadelphia.
- _____.1977. *Evolution and the Genetics of Populations*. Vol. 3, University of Chicago Press, Chicago.
- _____.1982. "The shifting balance theory and macroevolution." *Annu. Rev. Gen.* 16:1-19