



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN FILOSOFÍA DE LA CIENCIA

FACULTAD DE FILOSOFIA Y LETRAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES FILOSÓFICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIRECCIÓN GENERAL DE DIVULGACIÓN DE LA CIENCIA

HISTORIA DE LOS CONCEPTOS DE PARALELISMO Y CONVERGENCIA:
FORMALISMO VERSUS FUNCIONALISMO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN FILOSOFÍA DE LA CIENCIA

P R E S E N T A

M. EN C. CARLOS ALBERTO OCHOA OLMOS

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ANA ROSA BARAHONA ECHEVERRÍA

MÉXICO, D. F.

JUNIO 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

-AGRADECIMIENTOS-

-Al Posgrado en Filosofía de la Ciencia y al Instituto de Investigaciones Filosóficas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

-Al apoyo de la Beca por parte del CONACYT durante el periodo 2008-2011.

-Al Proyecto “Evolución y Herencia. Genética y Epigenética”, 2007-2010, CONACYT/DAAD (Proalmex), un convenio entre la UNAM y el Max Planck Institute for the History of Science; por el cual pude realizar una estancia de investigación de un mes en el año 2008 en Berlín, Alemania. Por supuesto, al Max Planck Institute por su cordial atención, y por permitirme ingresar a su increíble base de datos, cuyas fuentes fueron fundamentales para este proyecto.

- Al Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva de la Universitat de València, España, por su grata hospitalidad durante mi estancia de investigación en el periodo Mayo-Diciembre 2010.

-Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP), de la UNAM, por su apoyo económico para el *X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* y *VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*, que se llevó a cabo en septiembre del 2010 en La Plata, Argentina.

- A la Coordinación de Estudios de Posgrado (CEP) de la UNAM, por la beca para el fomento de la graduación.

-Al Laboratorio de Estudios Sociales de la Ciencia y la Tecnología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, porque siempre ha sido mi lugar preferido de trabajo.

-A mi tutora, la Dra. Ana Barahona Echeverría, porque ha sido la persona más influyente de mi carrera profesional y, por ende, de este trabajo. Le agradezco por su dirección, su gran apoyo y sus enseñanzas. Gracias Ana, por todo.

-A mi Comité Tutoral por su asesoramiento y sus valiosos comentarios. Dr. Ismael Ledesma Mateos, Dr. Carlos López Beltrán, Dr. Juan José Morrone Lupi y Dra. Claudia Lorena García Aguilar.

-A la M. en C. Alicia Villela, por su apoyo y por el compañerismo que hemos mantenido durante muchísimo tiempo.

- A el M. en C. Juan Carlos Zamora Cunningham, por tomarse el tiempo de revisar con detalle este trabajo, por sus comentarios y sugerencias.

- Al Dr. Diego Rasskin-Gutman, quien me asesoró durante mi estancia en Valencia, y quien me ha brindado un gran apoyo. Le agradezco también sus observaciones y sugerencias.

- Al Dr. Miquel de Renzi, por brindarme su valioso tiempo durante mi estancia en Valencia, y con quien pude tener bastantes horas de discusión sobre temas de esta tesis.

- A las secretarias del Instituto de Investigaciones Filosóficas, Noemi Vidal Reyes y Elizabeth Barajas García por su excelente atención durante todos mis trámites del posgrado.

-A los bibliotecarios de la UNAM, del Max Planck Institute y de la Universitat de València, por su amabilidad y atención durante la búsqueda del material bibliográfico.

Dedicatoria

Esta tesis está dedicada a todas las personas que estuvieron implicadas en este ciclo de mi vida. A toda mi familia, quienes siempre han estado ahí (y siempre estarán) para apoyarme en los momentos más críticos. A los miembros del laboratorio de Estudios Sociales de la Ciencia y la Tecnología de la Facultad de Ciencias, porque son mi segunda familia. A mis amigos, con quienes he compartido muchas experiencias. A mis alumnos, que me han hecho sentir que mi esfuerzo ha valido la pena. Gracias a todos con los que he compartido este breve tiempo.

-INDICE-

INTRODUCCIÓN	1
Parte 1.- Antidarwinismo versus Neodarwinismo	
Capítulo 1: Edwin Ray Lankester y el concepto de homoplasia	21
La homoplasia de Lankester, 25	
Capítulo 2: W. B. Scott, H. F. Osborn y el concepto de paralelismo	35
Los modos en la evolución según Scott, 42	
La convergencia de Scott, 45	
El paralelismo de Scott, 51	
Los factores en la evolución según Osborn, 57	
La homoplasia de Osborn, 59	
La convergencia de Osborn, 67	
El paralelismo de Osborn, 74	
Capítulo 3: Arthur Willey y el concepto de convergencia	85
Convergencia versus paralelismo, 88	
La convergencia de Willey, 91	
La homoplasia de Willey, 96	
El paralelismo de Willey, 99	
Parte 2.- Síntesis Formalista versus Síntesis Funcionalista	
Capítulo 4: Richard Goldschmidt, Otto Schindewolf y la síntesis formalista	107
La base material de la evolución de Goldschmidt, 117	
Tempo y modo en la evolución según Schindewolf, 130	
El paralelismo de Schindewolf, 144	
La convergencia de Schindewolf, 150	
Capítulo 5: Dobzhansky, Mayr, Simpson y la síntesis funcionalista	159
Dobzhansky y el origen de las especies, 169	
Mayr y el origen de las especies, 181	
Tempo y modo en la evolución según Simpson, 200	
La convergencia de Simpson, 217	
El paralelismo de Simpson, 226	
Capítulo 6: El eclipse del antidarwinismo	247
Discusión y conclusiones	277
Glosario	299
Bibliografía	307

-Introducción-

En los últimos años se han estado enfatizando las consecuencias epistemológicas que han tenido los descubrimientos de la genética y la biología del desarrollo en la teoría de la evolución (Hall, 1999; Gould, 2002; Amundson, 2005; Laubichler, 2007; Laubichler y Maienschein 2007; Laubichler y Maienschein 2009; Pigliucci y Müller, 2010). Esto nos ha hecho recapacitar en las interpretaciones que hacemos sobre la teoría de la evolución actualmente aceptada. Uno de los inconvenientes más sobresalientes, por ejemplo, es que su historiografía se ha articulado bajo el influjo del debate del esencialismo. De acuerdo con Mayr (1980a), antes de consolidarse la teoría sintética de la evolución, existía un pensamiento tipológico o esencialista que dominaba la mayoría de las disciplinas biológicas. Según Mayr, esta corriente trataba a las especies casi como fijas, a diferencia de un pensamiento poblacional que se basa en una dinámica del cambio continuo de la especie. Sin embargo, aunque esta historia comúnmente conocida como “la historia del esencialismo” ha sido generalmente aceptada (Winsor 2003), es conveniente considerar una historiografía alterna que explique el debate que se ha llevado a cabo desde el siglo XIX (Amundson, 1998, 2005). ¿Es la forma la que determina el rumbo de las estructuras anatómicas o es la función la que dirige la arquitectura orgánica? Esta tesis pretende reconstruir la historia de los conceptos de paralelismo y convergencia, a partir del debate entre formalistas y funcionalistas, desde finales del siglo XIX hasta mediados del siglo XX.

La dicotomía entre la forma y la función es bastante antigua, y ha sido uno de los temas centrales dentro de la historia de la biología (Russell, 1916; Alberch, 1989; Asma, 1996; Amundson, 1998; Gould, 2002; Amundson, 2005; Zamora, 2005; Ochoa y Barahona, 2009). El formalismo o estructuralismo es una corriente que invoca la preferencia de la forma en cuanto a la explicación del origen de las estructuras en los seres vivos. Los estructuralistas del siglo XIX argumentaban que todos los seres orgánicos poseen una forma

fundamental que simplifica o une a varios grupos de organismos en una sola entidad, y una vez partiendo de esa estructura fundamental, el organismo adquiere una forma adaptativa superficial conforme a la influencia del ambiente. En tanto, los estructuralistas modernos han hecho referencia a factores internos de los organismos (constricciones) que restringen y dirigen el cambio evolutivo en los diferentes niveles de organización. Aquí el papel que desempeña la selección natural es secundario, pues solamente actúa dentro del nivel intraespecífico, proporcionando adaptaciones a una estructura fundamental.

Por otro lado, el funcionalismo es una corriente que da preferencia a la función en cuanto a la explicación del origen de la forma en los seres vivos. Los funcionalistas del siglo XIX hacían hincapié en que las estructuras se originaban por un propósito adaptativo. Los órganos debían tener una finalidad, es decir, estaban estructurados para cumplir una función específica. Asimismo, los funcionalistas modernos han tratado de explicar todos los niveles de organización (la variación intraespecífica, el origen de las especies y categorías taxonómicas superiores) basándose en el trabajo continuo y casi exclusivo de la selección natural, de ahí que la historia evolutiva de los caracteres se explica preferentemente por la adaptación.

Para una mejor comprensión de los conceptos actuales de paralelismo y convergencia será preciso entender el debate entre el formalismo y el funcionalismo de finales del siglo XIX y mediados del siglo XX. Aunque es preciso señalar que la discusión desarrollada en este trabajo es más bien lo que concierne al problema de los conceptos de homología y analogía. Las homologías se han definido como aquellas estructuras compartidas por diferentes organismos que derivan de un ancestro común; mientras que las analogías son aquellas estructuras similares en diferentes organismos que no provienen de un ancestro en común. Y pese a que estos conceptos son los más importantes de la anatomía comparada; desde finales del siglo XIX (Lankester, 1870) y mediados del siglo XX (Boyden, 1943) se ha detectado la imprecisión de sus definiciones. En la actualidad, uno de los problemas que ha ocasionado esta irregularidad es el reconocimiento de que la homología opera en distintos niveles de complejidad. Así, por ejemplo, los genes homólogos a veces no coinciden con las estructuras que consideramos homólogas a un nivel

ontogénico y fenotípico (De Beer, 1971; Wagner, 1989; Wray, 1999 y Hall 2007a). Por otro lado, este problema ha sido también metodológico, pues a veces dudamos si las estructuras similares han surgido por herencia directa de un ancestro común o si han surgido por evolución independiente. Esto es a lo que llamo “la ambigüedad de reconocimiento”, porque si tenemos una base genética similar y rutas del desarrollo diferentes, podríamos tener casos de evolución independiente más que de homologías. Muchos autores han estado concientes de este escenario, por ejemplo, Bock (1963) se refiere a éste como el pseudohomólogo, de Beer (1971) lo ha llamado *homología latente*, Saether (1979) como *sinapomorfía subyacente*, mientras que Riedl (1978) se ha referido a la *homoiología* como un punto intermedio entre la homología y la analogía.

De hecho, sobre este contexto es precisamente en el que se da la discusión del reconocimiento del paralelismo y la convergencia. Hoy en día, la palabra analogía has sido remplazada por la palabra homoplasia. Asimismo, la homoplasia incluye el paralelismo y la convergencia. El paralelismo es la evolución independiente de estructuras similares debido a la influencia del parentesco. La convergencia es la evolución independiente de estructuras similares debido a la selección natural trabajando en ambiente parecidos en linajes separados. Sin embargo, de acuerdo con Gould (2002) y Diogo (2005), aunque la diferenciación de ambos conceptos es de suma importancia, ésta no ha sido debidamente contemplada en la historia del pensamiento evolutivo, puesto que el paralelismo se ha incluido dentro de homoplasia, y ésta se ha presentado como el sentido antagónico de la homología, es decir, que tiene que ver más por razones funcionales. Incluso, Diogo (2005) argumenta que el problema de esta contemplación podría deberse a que existe una gran dificultad al tratar de definir los límites entre el paralelismo y la convergencia, incluso entre el paralelismo y la homología. Por otro lado, Wake (1991) ha señalado que la convergencia y el paralelismo habían sido considerados pruebas del funcionalismo estricto basado en el poder de la selección natural. No obstante, menciona que el paralelismo debía separarse como evidencia de la constricción interna, un elemento que está más inclinado hacia la perspectiva de la forma que a la función.

Russell (2007) enfatiza que el paralelismo es diferente a la convergencia, pues el paralelismo representa el resultado de las constricciones internas del desarrollo que restringe las variantes posibles en la cual la selección natural puede operar, en cambio las convergencias han sido evidencias de la selección natural trabajando de manera similar en estructuras de origen totalmente independiente. Esto último confirmaría que las estructuras, que definen un grupo taxonómico, no son consecuencias de las constricciones internas, sino se explicarían como un punto óptimo ecológico de soluciones a un problema funcional relativamente estable. De hecho, Hall ha mencionado (2007 a, 2007b, 2003) que, aunque la diferenciación entre homología y homoplasia se debe concebir más por un continuo y no por dicotomía, el paralelismo está más relacionado a la homología que a la homoplasia. Pero Hodin (2000, p. 9), por otro lado, también recalca el hecho que, pese a que las constricciones del desarrollo se utilizan para explicar los patrones de la variación morfológica, en la práctica es difícil determinar si la falta de variabilidad en los caracteres morfológicos se debe a las constricciones o a la selección estabilizadora de la morfología.

Por esos motivos, es conveniente identificar el formalismo y el funcionalismo a través de la historia, para trazar las diferentes concepciones de los conceptos de la evolución independiente, y probar los argumentos antes mencionados. Y como Gould (2004, p. 1104) correctamente ha mencionado, no existe mejor ejemplo para ilustrar la historia del debate entre la forma y la función posterior a Darwin, que la confusión conceptual del término de homoplasia, porque “paralelismo y convergencia comparten la propiedad descriptiva común de definir un origen independiente para estructuras similares en dos o más linajes. Pero en términos causales [...] de los factores formales y funcionales en el cambio evolutivo [...] el paralelismo representa la influencia formal de la restricción interna, mientras que la convergencia refleja la acción de la selección natural sobre dos sustratos lo bastante diferentes para excluir cualquier influencia interna en la similitud resultante.

Los trabajos que se han hecho en la historia de los conceptos del paralelismo y la convergencia son relativamente pocos. Por ejemplo, Haas y Simpson (1946) hicieron uno de los estudios históricos más completos de los diferentes términos de la taxonomía. Sus objetivos estaban enfocados en

esclarecer la ambigüedad de los términos, los cuales eran causados por sus distintos usos en las diferentes disciplinas. Al final intentaron estandarizar todas las definiciones; pero se toparon con un problema al tratar de ajustar el paralelismo. Por otro lado, Gould (2002), al abordar el origen del término homoplasia para explicar el origen del paralelismo y la convergencia, relata que Edwin Ray Lankester desarrolló el concepto de homoplasia a través de un fenómeno que hoy podríamos adjudicar al paralelismo. Después traza la historia del paralelismo a través de la tradición de la paleontología de finales del siglo XIX, y concede a William Berryman Scott y a Henry Fairfield Osborn como los responsables de los términos de paralelismo y convergencia en su sentido moderno. De ahí cuenta que ellos se sintieron frustrados al no poder explicar la causa del paralelismo. Sin embargo, como estructuralistas, se sintieron atraídos con la separación del paralelismo de la homoplasia, al reconocer una causa interna operando en la semejanza de la estructura. Finalmente, Hall (2007a) describe una historia de los conceptos que resulta ser aún más sencilla (ya que solo utiliza el contexto histórico para su explicación posterior de los términos de homología y homoplasia moderno). Aun así, Hall traza el origen de la homoplasia con Lankester, después ubica el origen de la convergencia con Arthur Willey, y finalmente otorga el origen del paralelismo con George Gaylord Simpson.

En cuanto al debate entre el formalismo y funcionalismo, para los periodos de finales del siglo XIX hasta mediados del siglo XX, se ha tratado particularmente en *La estructura de la teoría de la evolución* de Gould (2002, 2004). Aquí Gould ha enfatizado en dicha dicotomía durante toda la parte histórica de su libro, y ha analizado algunas las teorías detalladamente del estructuralismo como el saltacionismo y la ortogénesis; así como el problema de la síntesis moderna y su desarrollo teórico dentro de la teoría de la evolución. Mientras que Amundson, en su *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*, ha incluido el debate de la forma y la función hasta mediados del siglo XX, enfocándose principalmente en la historia de la biología del desarrollo. La importancia del trabajo de Amundson subyace en que es uno de los primeros trabajos en abordar el debate entre la forma y la función para el siglo XX y bajo un enfoque estructuralista. De hecho, Amundson destaca que la mayoría de la historiografía de esta época se ha documentado por historiadores

que consideran la síntesis moderna como correcta y que han tomado al estructuralismo bajo el pensamiento esencialista. Por ejemplo, Ernst Mayr, David Hull, Peter Bowler, William Coleman y Michael Ruse. Así pues, este trabajo seguirá una historiografía parecida a la de Amundson, la diferencia radica en que Amundson investiga en detalle la relación de este debate con la biología del desarrollo; en cambio, aquí trataré diversas disciplinas y, aun más, propondré una historiografía de la síntesis basada en el debate de la forma y la función (véase más adelante).

Uno de los problemas con la historiografía y con la comprensión del desarrollo de estos conceptos se debe quizá a una interpretación incorrecta de los fenómenos o hechos que eran observados por los científicos del pasado, así como también de sus teorías, de la historia y de los conceptos que desarrollaron. Por ejemplo, aquí intentaremos ubicar los fenómenos descritos por aquellos evolucionistas, y del mismo modo, estudiaremos la manera en cómo analizaban y explicaban esos fenómenos. Esto nos permitirá observar desde distintos ángulos las diferentes interpretaciones de los conceptos estudiados. Así podemos decir que este trabajo es original al tener presente distintos elementos que pueden influir en la determinación de los conceptos. Por ejemplo, Haas y Simpson hacen una historiografía basada sólo en la descripción de los conceptos, y al momento de analizar sus diferentes explicaciones, lo hacen asumiendo que las teorías estructuralistas poco tenían que decir acerca de sus causas. En cambio, aquí trataremos el debate forma y función, argumentando que los estructuralistas veían un fenómeno bastante común de la evolución, y que mantenían explicaciones congruentes basadas en evidencia empírica. Y aunque la historiografía de Gould mantiene el debate de la forma y la función y no tiene prejuicios por los estructuralistas, el desarrollo histórico del origen de los conceptos es rápido y carece de detalle. Y el mismo problema sucede con la historia de Hall, quien tan sólo ubica con un único personaje el origen para cada concepto.

Aquí, por ejemplo, veremos en detalle a los principales personajes que contribuyeron en los conceptos de homología, paralelismo y convergencia, estudiaremos las teorías sin ningún prejuicio histórico hacia los estructuralistas, y haremos una comparación de los distintos conceptos bajo las diferentes perspectivas. Con esto veremos la evolución de los conceptos y notaremos que

su ajuste ha dependido de las preferencias teóricas dentro del debate de la forma y la función. Incluso, veremos al final, que el factor decisivo para la aceptación y el reconocimiento de los conceptos se debió básicamente a problemas históricos, filosóficos y sociales. Factores que son muy importantes y que no se habían tomado en consideración hasta este momento. Además veremos que los conceptos no han sido bien delimitados, ya que bajo una teoría funcionalista no se percibe adecuadamente algunos fenómenos de constricción que son fundamentales para la evolución. Teniendo en cuenta este marco historiográfico, la contribución principal de este trabajo será desarrollar la historia del pensamiento evolutivo en la dicotomía entre la forma y la función, pues bajo este enfoque pretendo esclarecer una parte del debate de la homología mediante la comprensión histórica del desarrollo de los conceptos de paralelismo y convergencia durante finales del siglo XIX hasta mediados del siglo XX. Por eso, he dividido este trabajo en dos partes principales, las cuales necesitarán su propia introducción. La primera parte trata sobre las teorías de finales del siglo XIX y principios del siglo XX que rivalizaban con el darwinismo. Y la segunda parte tratará acerca de la historiografía de la síntesis moderna, la cual se consolidó a mediados del siglo XX.

Primera parte

A finales del siglo XIX y principios del XX, la selección natural era considerada por muchos naturalistas como un factor secundario para el cambio evolutivo. Peter J. Bowler, en sus libros, *The eclipse of Darwinism* (1983) y *The Non-Darwinian Revolution* (1988), señaló este hecho histórico, que el darwinismo no fue la teoría ortodoxa durante ese periodo. Sobre esto, Bowler aconseja replantearnos la llamada “revolución darwiniana”, frase que se utiliza para realzar un periodo de cambio abrupto en el pensamiento evolutivo inclinado principalmente por el dominio de la teoría de la selección natural de Darwin.

Vernon L. Kellogg (1907), Peter J. Bowler (1983) y Stephen J. Gould (2002) identificaron tres teorías contrarias o parcialmente alternas a la perspectiva ortodoxa del darwinismo de finales del siglo XIX y principios del XX; éstas son el lamarckismo, la ortogénesis y el saltacionismo (conocida también

como heterogénesis o mutacionismo). El lamarckismo es la teoría que indica que algunos caracteres adaptativos se adquieren a través de las células somáticas durante la vida de un organismo, ya sea por la interacción del ambiente o por las necesidades mecánicas demandadas por el buen funcionamiento de la vida de un animal; así pues, una vez obtenidas estas variaciones favorables, consecutivamente se transmiten a las células germinales y pasan a la siguiente generación. La ortogénesis es la teoría que indica que algunos caracteres de los seres vivos siguen un curso continuo durante su evolución el cual se debe principalmente a factores internos. Algunos decían que las limitaciones de la estructura conducían esos cambios lineales, otros proponían que la selección actuaba para acelerar esos cambios al trabajar con pocas alternativas en la variación. Finalmente, el saltacionismo es la teoría que consiste principalmente en que cambios abruptos en los fenotipos de los individuos son los responsables del origen de las nuevas especies y de categorías taxonómicas elevadas. Los científicos que se apoyaban en esta teoría, argumentaban que las variaciones continuas, observadas en la diferenciación intraespecífica, no eran las responsables de las discontinuidades observadas entre las especies, más bien decían que cambios genéticos, con resultados letales en el sistema del desarrollo, podrían propiciar el origen de un nuevo complejo y, por lo tanto, de nuevos caracteres de valor taxonómico.

¿Por qué se dice que estas teorías son contrarias al postulado original de la selección natural? De acuerdo con Gould (2004, pp. 166-169), la selección natural posee un papel primordial sólo si no existe ningún factor que conduzca la variación hacia caminos dirigidos; que la transformación debe ser continua, lenta y paulatina, de tal manera que la selección natural pueda supervisar cada uno de estos cambios, para poder tener el control total de la dirección evolutiva. Siguiendo estos principios, Gould subraya que hay ciertas propiedades necesarias en la variación para catalogar a la selección natural como la fuerza creativa del cambio evolutivo. Primero, que la variación debe ser *copiosa*, esto es que se dé en cantidades suficientes para que la selección natural pueda escoger, entre las variantes, la que tengan algún valor adaptativo; si hubiera una escasez en la producción de la variación, entonces la selección natural no podría hacer nada por sí misma para generar cambio.

Segundo, que la variación sea pequeña en amplitud o *continua*, esto es que surja por pasos pequeños e imperceptibles, porque si los caracteres complejos y adaptativos se generaran de golpe, entonces la selección natural perdería su papel creativo al no poder participar en la configuración detallada de la estructura orgánica, por tanto, sería un mecanismo relegado a un trabajo secundario. Tercero, que la variación sea ilimitada o *isotrópica*,¹ esto quiere decir que la variación no esté dirigida, o que en sí misma no tenga una preferencia hacia una dirección adaptativa. Quizás esta condición es la más importante, pues como Gould (2004, p. 169) indica, la variación dirigida es una amenaza más fuerte para el darwinismo que cualquiera de los dos requerimientos anteriores. La variación insuficiente retardaría la acción de la selección natural; la discontinuidad en la variación le restaría creatividad, pero aquí la selección seguiría siendo importante; en cambio la variación dirigida tomaría el control del cambio evolutivo, por lo que, la selección se mencionaría si acaso sólo actuando para acelerar un cambio morfológico secundario.

Entonces, el saltacionismo era una teoría que rechazaba la idea de que la variación continua tuviera gran importancia para el cambio evolutivo; por ejemplo, algunos naturalistas, como William Bateson (1861-1926) y Hugo De Vries (1848-1935), enfatizaban que los saltos morfológicos conducían el ritmo de cualquier avance evolutivo. Mientras que, el lamarckismo y la ortogénesis atacaban principalmente en la variación isotrópica. En cuanto el lamarckismo, el ambiente o la acción mecánica del individuo guiaban la variación en una dirección favorable, de esta manera la variación obtenida, a través del medio, podría heredarse a las siguientes generaciones. En la ortogénesis, en su forma más estricta, las variaciones surgían en un solo sentido teniendo en ocasiones un valor adaptativo sin ayuda del medio; en cambio, en su forma más flexible, solamente restringía la variación hacia pocas alternativas, e incluso podría ser ayudada por una fuerza externa.

Debido a que estas teorías le dan poco valor al mecanismo de la selección natural, de esta manera podemos reconocer que son contrarias a lo

¹ Gould (2004, p. 169) propone el término variación isotrópica para descartar la mención "variación al azar" la cual contiene una expresión de probabilidad, en cambio, la palabra isotropía denota que las propiedades, de un sistema, son las mismas en todas las direcciones y que no hay una trayectoria específica para seguir.

que podríamos llamar darwinismo.² Siguiendo la terminología de Bowler (1983), utilizo la expresión “antidarwinismo” para referirme a las teorías del siglo XIX y XX que subordinan el papel de la selección natural en la evolución y no como un término que usan los creacionistas para refutar la evolución en un nivel más general. Por otro lado, es importante separar la designación “neodarwinismo” de la “síntesis moderna”, puesto que la primera se refiere a aquella corriente que surge a finales del siglo XIX en la que se mantiene la exclusividad del mecanismo de la selección natural; mientras que la segunda es una doctrina que unifica distintas disciplinas, basándose en la genética de poblaciones, para sustentar que la selección natural es la fuerza más importante de la evolución; no obstante, algunos autores utilizan la expresión “neodarwinismo” como un sinónimo de la síntesis. Como podemos ver, todas estas corrientes, aunque en diferentes contextos históricos, mantienen un postulado en común. Por esa razón, en consideración de Gould (1982a), utilizaré la expresión “darwinismo” para referirme a una corriente histórica general en la que se argumenta que la selección natural es la fuerza principal de la evolución.³

Tomando todas estas consideraciones, en esta primera parte trataré la dualidad del debate entre la forma y la función para seguir el origen de los términos de paralelismo y convergencia durante finales del siglo XIX y principios del XX. De las teorías antidarwinistas, el lamarckismo tiene un

² Bastante se ha comentado de la ambigüedad de los términos “darwinismo”, “neodarwinismo” y “síntesis moderna”. Reif, Junker y Hoßfeld (2000, pp. 43-44), por ejemplo, concuerdan con estas expresiones para identificar diferentes periodos de la historia de la teoría de la evolución. En cambio, Gayon (1995) menciona que el “darwinismo” no es para referirse a un pensamiento dominante durante un periodo determinado, sino es una tradición científica que admite sólo un cierto rango de alternativas cognitivas en el que la selección natural se emplea como el argumento principal. Y bajo el término “neodarwinismo”, Gayon reconoce tres versiones en las que existe una radicalización del principio de selección natural de Darwin: La primera es el pensamiento característico de Wallace y Weismann en el que enaltecen el mecanismo de la selección natural. La segunda es la genética de poblaciones desarrollada por Fisher, Haldane y Wright. Y la tercera es la Síntesis Moderna propuesta por Dobzhansky, Mayr y Simpson. En tanto, Beurton (1995) ha manifestado que el “neodarwinismo” es la teoría de la genética matemática de Fisher y Haldane, la cual se diferencia de la síntesis por mantener cierto reduccionismo genético.

³ Por ejemplo, Darwin aunque pensaba que otras causas podían participar en la evolución (como la herencia de caracteres adquiridos), siempre mantuvo preponderancia en las explicaciones selectivas. En cambio Wallace y Weismann, siguiendo la acción omnipotente de la selección, admitían pocas o ninguna otra alternativa evolutiva. Los fundadores de la genética de poblaciones, a mi parecer, sólo Fisher cumple con este requisito, porque Haldane y Wright tuvieron una visión más pluralista de la evolución en la que la selección era tan sólo un factor evolutivo que interactúa con algunos otros (como la mutación y la deriva génica). En la síntesis moderna, pese a que fue una corriente más compleja que se estructura por las teorías de especiación y por modelos macroevolutivos, ellos mantuvieron que la selección natural era un mecanismo suficiente que explicaba la evolución en todos sus niveles.

fundamento funcionalista, a diferencia de la ortogénesis y el saltacionismo que son teorías formalistas. Así pues, no desarrollaré un análisis completo del lamarckismo, aunque veremos algunas de sus implicaciones como su integración con las ideas ortogenéticas. Tampoco revisaré el saltacionismo, ya que me concentraré tan sólo en el origen del concepto de paralelismo, pues, como veremos más adelante, es un fenómeno que se sustenta bajo la teoría de la ortogénesis la cual veremos más en detalle.

En el capítulo uno, analizaré el origen del término paralelismo. Aquí veremos la continuación de la disputa de la homología y la analogía después de Darwin y Owen. Edwin Ray Lankester (1847-1929) propuso dos nuevos términos a partir de los ya conocidos de homología y analogía. Estos nuevos términos esclarecieron los problemas que existen al tratar de utilizar los viejos términos en la teoría darwiniana, la *homogenia* expresaba la continuidad de herencia, en cambio la *homoplasia* indicaba el origen independiente. Por consiguiente, veremos que la homoplasia de Lankester proporcionó una base epistemología para el desarrollo de los conceptos de paralelismo y convergencia durante finales del siglo XIX.

En el capítulo dos estudiaremos el origen del término paralelismo, aquí veremos que la palabra paralelismo surge directamente de las posturas formalistas, especialmente de la teoría de la ortogénesis. Sobre la ortogénesis defenderé una nueva postura que no se ha considerado con anterioridad, puesto que la ortogénesis se ha interpretado como una teoría de progreso y que contiene connotaciones metafísicas. En vez de esto argumentaré que la ortogénesis fue una teoría que intentaba explicar un fenómeno de constricción. Más adelante, estudiaré a dos personajes muy importantes para el desarrollo del paralelismo y la convergencia, los paleontólogos William Berryman Scott (1858-1947) y Henry Fairfield Osborn (1857-1935). Scott fue el primero en proponer los conceptos de paralelismo y convergencia, y es interesante señalar que los utiliza para atacar el darwinismo: el primer término lo definió bajo la teoría de la ortogénesis y el segundo bajo la teoría de la herencia de caracteres adquiridos. Por otro lado, Osborn utilizó el término de homoplasia para referirse a fenómenos de constricción, el de convergencia lo usó para las explicaciones funcionales (aunque de manera subordinada), y el paralelismo lo usa para describir la existencia de caracteres adaptativos que surgen en una dirección

determinada. El capítulo tres corresponderá al origen del término convergencia, aquí veremos una perspectiva contraria a las propuestas de Scott y Osborn. Arthur Willey (1867-1942), siendo un neodarwinista ortodoxo, cambió el sentido de todos los términos formulados por los paleontólogos, incluyendo el de paralelismo, ya que lo explicó en el sentido geométrico de la palabra, es decir, líneas paralelas que evolucionan independientemente por convergencia. Willey también explicó que hay un sentido de la convergencia que tiene que ver con la homología, en consideración de Lankester, a este fenómeno le llamó homoplasia. Así pues, podemos considerar a Willey como el primero en definir la convergencia es su sentido moderno, pues la explicó bajo la teoría de la selección natural.

De esto, podemos observar que esta primera parte consta de tres secciones, primero analizaremos el origen del concepto de homoplasia, que es el primer concepto que nos ayudará a entender el origen de las discusiones posteriores. Después veremos el origen del concepto paralelismo, aquí se intentará mostrar de qué manera las perspectivas formalistas influyeron en el origen de la palabra y del concepto, y finalmente, estudiaremos el origen del concepto de convergencia, que pese a que ya había sido definido, no es hasta este momento en el cual la convergencia tomaría su papel principal como factor dominante y que está fundada principalmente en la teoría de la selección natural.

Segunda parte

Uno de los mayores fenómenos sociales de las ciencias biológicas del siglo XX, que intervino definitivamente con la aceptación del darwinismo y que se convirtió en parte de la ortodoxia evolucionista, fue lo que muchos han denominado “la síntesis moderna” o “síntesis evolutiva”. El término de “síntesis evolutiva” proviene del libro de Julian Huxley, *Evolution: The Modern Synthesis* (1942) y, aunque ha habido una serie de discusiones que han tratado de comprender su significado (Reif, Junker y Hoßfeld, 2000; Smocovitis, 1996; Mayr, 1980a; Provine, 1980; Shapere, 1980), casi todos concuerdan en que la síntesis moderna, como proceso, se llevó a cabo entre los años treinta y

cuarenta del siglo XX y se refiere a la integración de diferentes disciplinas (como la genética de poblaciones, la genética experimental, la biogeografía, la botánica y la paleontología) para apoyar los postulados de que los mecanismos conocidos en la genética de poblaciones son suficientes para explicar la evolución en todos sus niveles y que selección natural es el principal proceso del cambio evolutivo.

Sin embargo, aunque el darwinismo se empezó a volver muy popular en los círculos de la ciencia, otros seguían aceptando el saltacionismo y la ortogénesis; pero, a diferencia de los antidarwinistas anteriores a la fundación de la genética de poblaciones, ellos se apoyaron en los avances de las diferentes disciplinas como la morfología, la biogeografía, la paleontología y, sobre todo, la genética, pero ésta no era una genética al estilo experimental de Morgan, o de tipo estadístico poblacional de Fisher, más bien era una visión de la genética muy particular que se basaba en los efectos de los genes durante el desarrollo embrionario. Por consiguiente, si existía una visión alterna, antidarwinista, a mediados del siglo XX, que estaba sustentada por diversas disciplinas, ¿podríamos decir que hubo la pretensión de establecer una síntesis diferente a la síntesis moderna que todos conocemos?

Con base en lo anterior, propongo una historia de la síntesis ahora contada bajo la dicotomía entre la forma y la función, esto implica la necesidad de presentar a las teorías antidarwinistas con la misma seriedad que el darwinismo; asimismo, hablaré de una “síntesis formalista”, puesto que por esos años también hubo el intento de integrar distintas disciplinas pero con una perspectiva saltacionista y ortogenetista. Podríamos decir que existió una versión opuesta a las ideas de la síntesis moderna, la cual está representada incluso por disciplinas equivalentes y que lejos de poseer connotaciones metafísicas, estuvo fundamentada en los hechos alcanzados en las investigaciones de la época. Sobre esto, me gustaría hacer una ligera aclaración, pues está claro que dentro de la diversidad de las teorías de la evolución de finales del siglo XIX y principios del siglo XX, existían dos que eran funcionalistas, el lamarckismo y el darwinismo, y dos que eran formalistas, el saltacionismo y la ortogénesis. Para esa época, el lamarckismo era una teoría en decadencia, en cambio las teorías fundamentadas en la forma, la ortogénesis y el paralelismo, continuaban causando polémica. Entonces,

hablaré de la síntesis funcionalista, para aquellas disciplinas que acordaron con el pensamiento del darwinismo, y de la síntesis formalista, para referirme a las disciplinas que defendían el saltacionismo y la ortogénesis.

Uno de los problemas principales a los que ambos bandos se enfrentaron fue la interpretación de dos fenómenos que son básicamente macroevolutivos: el primero es la observación de la constancia de los caracteres que definen las categorías taxonómicas como la especie, el género, la familia, el orden, la clase, etcétera; mientras que el segundo es la observación de que algunos caracteres surgen de manera independiente en los diferentes organismos. Debido a que algunos de estos fenómenos pueden ser reconocidos bajo un fenómeno de constricción (limitaciones durante el cambio evolutivo) y al tener en cuenta la terminología de Gould (2004, p. 1055) sobre constricción negativa y positiva; propongo utilizar dos términos más concisos pero que indican un sentido descriptivo más que explicativo, el primero es lo que denomino: a) *constricción por preservación del tipo*, este representa homologías estables, las estructuras aparentemente no presentan cambios significativos durante el curso evolutivo de un linaje, puesto que una vez adquirido un armazón principal, no existen transformaciones más allá de los límites que les son permitidos. Este tipo de constricción permite el reconocimiento de características de designación taxonómica, por ejemplo: géneros, familias, órdenes, clases, phyla, etcétera (véase figura I A). El segundo es lo que he llamado: b) *constricción por canalización*, éste representa homologías por evolución independiente (o estructuras que podríamos considerar homólogas pero que han tenido un origen independiente); aquí el armazón estructural mantiene pocas alternativas al cambio, es decir, que las transformaciones de los descendientes se encuentran canalizadas no permitiendo rutas alternas, sólo las que proporciona la estructura del organismo; por ejemplo, existen caracteres que surgen independientemente (es decir, no por la herencia directa) los cuales se relacionan a la cercanía del parentesco. Además, es necesario comentar que esta definición no tiene que ser estrictamente equivalente a la noción de “constricción en el desarrollo”, porque el desarrollo sería más bien un tipo de explicación de la canalización (véase figura I B).

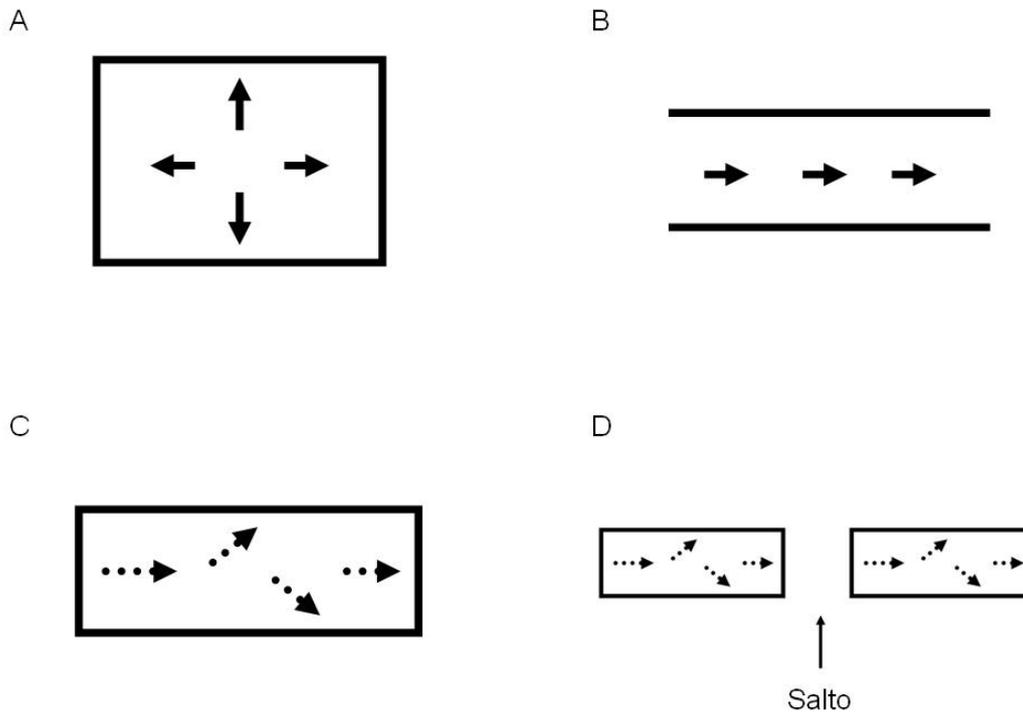


Figura I. Dos tipos de constricción. A. Constricción por preservación del tipo. Este tipo no permite cambio evolutivo alguno fuera de sus límites. B. Constricción por canalización. Aquí sí se permite el cambio evolutivo, pero únicamente en una sola dirección. C. Interacción entre los dos tipos de constricción. Obsérvese que el cambio evolutivo por constricción por canalización es gradual y sólo puede modificar en límites definidos. D. Debido a que el cambio por canalización no puede generar órganos nuevos, será necesario un cambio discontinuo o un nuevo canal, después vuelve el cambio gradual por canalización.

Bajo una perspectiva funcionalista, el saltacionismo podría explicar la constricción por preservación asumiendo que para que se lleve a cabo cualquier avance evolutivo importante debe establecerse un cambio repentino de la morfología total. Por otro lado, la ortogénesis explicaría la constricción por canalización al inferir que la estructura del organismo sólo permite ciertas vías del cambio durante su evolución y, por tanto, tendríamos estructuras por evolución independientes fuera de un modo funcional. Bajo una perspectiva funcionalista, la constricción por preservación del tipo podría explicarse por la selección estabilizadora, cualquier cambio evolutivo gradual, fuera de un margen de eficacia funcional, sería inmediatamente eliminado, permitiendo la conservación de estructuras generales. La constricción por canalización estaría

aceptada sólo como consecuencia de un gradualismo anagenético; las presiones selectivas guiarían a los organismos emparentados hacia las mismas conclusiones estructurales.

Así pues, en esta segunda parte, veremos estos dos polos de la síntesis. En el capítulo cuatro analizaremos la llamada “síntesis formalista” y veremos a dos de los principales evolucionistas que la integran: Richard Goldschmidt (1878-1958) quien basó sus teorías formalistas en la genética del desarrollo y en la biogeografía; y Otto Schindewolf (1896-1971) quien sustentó su formalismo en las observaciones de la paleontología; ambos defendieron tanto el saltacionismo como la ortogénesis y mantuvieron una fuerte crítica al darwinismo. En el capítulo cinco, veremos la versión de la llamada “síntesis funcionalista”, ahí analizaremos las ideas de Theodosius Dobzhansky (1900-1975) quien se apoyó en la genética experimental; Ernst Mayr (1904-2005), uno de los principales difusores de la síntesis quien presentó sus estudios de la biogeografía en una visión darwinista; y George Gaylord Simpson (1902-1984), el paleontólogo que llevó su disciplina hacia los terrenos del darwinismo; estos personajes interpretaron los fenómenos de constricción bajo una versión fuerte del funcionalismo. Ahora bien, el estudio de las diferentes perspectivas de las ideas evolutivas nos ayudará a entender la interpretación de los conceptos de constricción, los cuales corresponderán a una descripción determinada de los conceptos de paralelismo y convergencia. Por ejemplo, veremos que bajo una perspectiva estructuralista, la homología se puede describir mediante la constricción por preservación del tipo, y el paralelismo por medio de la constricción por canalización, mientras que bajo una perspectiva funcionalista la convergencia puede describirse mediante ambos fenómenos de constricción.

Pero lo más interesante de este análisis es observar que uno de los elementos fundamentales de este debate fue sin duda alguna la interpretación de la paleontología, pues esta disciplina proporcionaba evidencias para sustentar el saltacionismo y la ortogénesis. Es por eso que he puesto como piezas claves a los paleontólogos más importantes de esta discusión, Schindewolf por la parte formalista y Simpson por la funcionalista. Aquí veremos de qué manera estos dos autores explican y definen los términos de paralelismo y convergencia. Notaremos que Schindewolf explicó el paralelismo bajo la teoría de la ortogénesis, sustentando un modo de evolución

independiente de estructuras semejantes conducido por las constricciones genéticas y del desarrollo. Mientras que la convergencia la ubicaba como parte del fenómeno del paralelismo. Aquí lo importante de este hecho es que Schindewolf mantuvo dos sentidos de la constricción por canalización, uno como paralelismo en el que la estructura dirige totalmente el cambio, y otro como convergencia la cual admitía que la selección natural participara conjuntamente con la constricción.

Por otro lado, veremos que Simpson aceptó el término de paralelismo en el sentido de constricción. Observaremos que muchas de las explicaciones de su paralelismo son muy similares a sus primeras explicaciones de la ortogénesis. Un dato curioso, pues Simpson fue uno de los científicos que luchó en contra de la ortogénesis. Incluso, hay párrafos de Simpson en donde se puede pensar que la variación toma un rumbo definido, una explicación no muy diferente a las explicaciones de los ortogenetistas. Más adelante, veremos el enfrentamiento entre Simpson y Haas. Ambos escribieron un artículo histórico de los distintos conceptos de la taxonomía. Como tuvieron que esclarecer los conceptos, se enfrentaron al problema de decidir acerca de cuál era la definición correcta del paralelismo. Simpson defendió el término original de Scott, en cambio Haas defendía el sentido geométrico de Willey. Al final terminaron por incluir el paralelismo, junto con la convergencia, dentro del concepto de homoplasia, y este sería una de las causas más significantes para el desarrollo de los conceptos de homología y paralelismo.

Finalmente, en el capítulo seis, veremos una breve discusión del por qué ha habido una mala interpretación de la historiografía actual, y principalmente comprenderemos que el rechazo hacia el formalismo se debió principalmente a la retórica de los funcionalistas, cuyas consecuencias recayeron en disciplinas como la biología del desarrollo, la paleontología y la morfología, y sobre todo en el uso y distinción de nuestros términos actuales de homología, homoplasia, paralelismo y convergencia. Al final haremos una comparación entre los términos de todos los personajes implicados en la terminología.

Así pues, es preciso destacar que todas estas interpretaciones son novedosas. Incluso el marco historiográfico se hace desde una posición contraria al darwinismo. Además, la historia de los conceptos es un tema complejo, pues requiere varios factores para una adecuada interpretación.

Espero con esto poder contribuir con este problema histórico de la homología, y ayudar de alguna manera a encontrar nuestra creciente confusión de los términos más importantes de la anatomía comparada.

PRIMERA PARTE

ANTIDARWINISMO VERSUS NEODARWINISMO



-Capítulo 1-

Edwin Ray Lankester y el concepto de homoplasia

Edwin Ray Lankester (Figura 1.1), hijo de un médico famoso, nació el 15 de mayo de 1847 en la calle Old Burlington de la ciudad de Londres. Gracias a la popularidad de su padre, desde su infancia, Lankester conoció algunas de las grandes celebridades científicas de su tiempo, por ejemplo, Joseph Dalton Hooker, Richard Owen, Edward Forbes, Thomas Henry Huxley, William B. Carpenter, John S. Henslow, Charles Lyell y Charles Darwin. De hecho, él recordaría a “esos estimados veteranos, amigos de mi padre, yo crecí bajo sus encantos e inspiración” (Lankester citado en Lester, 1995, p. 10). Lankester mostró, desde muy temprana edad, un talento natural para la ciencia. Cuando tenía siete años era poseedor de un microscopio y, antes de los nueve años, conocía el nombre científico de las aves más comunes. Estudió en *Downing College*, en Cambridge (1864); pero después, en 1866, fue trasladado a Oxford al *Christ Church*. Para finalizar sus estudios, Lankester viajó a Viena (Austria), Leipzig y Jena (Alemania).

Para Lankester, la Universidad de Jena representaba “hasta ahora, el mejor lugar para estudiar zoología”, además la universidad “ha sido testigo y ha sido seducida por grandes hombres quienes vivieron y adoraron este lugar – Goethe, Schelling, Hegel, Oken y Schiller- ustedes saben que Jena es un lugar raro y fascinante” (Lankester citado en Lester, 1995, pp. 34, 36). Lankester asistió a las pláticas de algunos de los profesores que residían ahí, especialmente de Ernst Haeckel y Carl Gegenbaur, con quienes hizo amistad. De hecho, Haeckel lo invitó para trabajar en su laboratorio, y fue un gran gusto para Lankester poder convivir y ser amigo de Haeckel y Gegenbaur. Lankester

también fue el responsable de la publicación, en Inglaterra, de los libros: *Elements of Comparative Anatomy* de Gegenbaur, e *History of Creation* de Haeckel.

En 1872, Lankester se fue a Nápoles, Italia. Ahí estudió la embriología de moluscos. Dichos estudios aparecieron en los *Annals and Magazine of Natural History*, en los cuales describía la fauna oceánica del sur de Italia. Fueron tan buenos sus trabajos que Darwin escribió a Lankester: “¡Qué gran trabajo hiciste en Nápoles! Puedo ver claramente que algún día te convertirás en nuestra estrella número uno de la Historia Natural” (Darwin citado en Lester, 1995, p. 51). Al regresar a Inglaterra, Lankester fue electo como Fellow en *Exeter College*, Oxford. Más adelante, en 1875, ocupó el puesto de profesor de zoología en la *University College*, en Londres; gracias a él, la universidad fue uno de los centros más importantes para la investigación zoológica de finales del siglo XIX. Más adelante, después de la muerte de su amigo Henry Moseley, quien ocupaba el puesto de Profesor Linacre de Anatomía Comparada en Oxford, Lankester toma su puesto, remplazándolo hasta 1891. Y finalmente, en 1898, sería el director del Museo de Historia Natural en South Kensington.⁴

Lankester realizó trabajos científicos de gran importancia para su tiempo; por ejemplo, en 1870, publicó una monografía de los *Cephalaspis*, escribiendo que era el ancestro de las modernas lampreas, una afirmación contraria a las creencias de la época. Por otro lado, Lankester se interesó en los estudios del desarrollo, pues cualquier cambio temprano durante la ontogenia de los organismos podría tener consecuencias significativas durante la filogenia. Muchos de esos estudios estuvieron influidos en los programas científicos alemanes. De hecho, Lester (1995, p. 84) comenta que, a principio de su carrera, Lankester estuvo muy influido por Haeckel, y aunque no fue un fiel seguidor o crítico de sus ideas, a veces encontraba dificultad para apartarse de la idea alemana progresista de la evolución como la teoría de la recapitulación; así pues, él estuvo conciente de esos problemas (Lester, 1995, pp. 80-84).

Sin embargo, considero que la mayor aportación de Lankester a la historia natural fue su propuesta de los términos, *homogenia* y *homoplasia*. La importancia de estos conceptos subyace en que los términos de homología y

⁴ Para una revisión biográfica más detallada, véase Lester, 1995.



Figura 1.1. Caricatura de Edwin Ray Lankester, publicada en Vanity Fair, 12 junio, 1905. "Su religión es adorar todo tipo de rarezas aladas y con aletas" (Tomada de Lester, 1995).

analogía causaban confusión en la teoría de la evolución darwiniana. Lankester buscó una solución a este enredo conceptual proponiendo dos términos alternativos, los cuales, serían útiles para explicar el origen evolutivo de las estructuras orgánicas, porque homología y analogía no lo indicaban con mucha claridad.

Hoy en día el término homoplasia es comúnmente usado para referirse a aquellas estructuras que surgen independientemente en la evolución. Gould (2004, p. 1099) apunta que, aunque muchos han citado el origen del término homoplasia a partir de Lankester, pocos biólogos identifican que Lankester define la homoplasia como una subcategoría de la homología, esto contradice el aparente uso actual según el cual el término de homoplasia es el término opuesto de homología. De acuerdo con Gould (2004, pp. 1102-1103), la homoplasia de Lankester se define mediante fenómenos que podríamos ahora considerar como “paralelismo”, es decir, origen independiente de estructuras similares establecidas sobre una constricción interna. Aunque por otro lado, Gould (2004, p. 1104) reconoce que Lankester ofreció al final una noción de homoplasia más amplia que termina por incluir la evolución independiente por convergencia.

Tomando en cuenta esto, el siguiente análisis mostrará que el término de homoplasia de Lankester posee dos situaciones particulares: la primera es la evolución independiente de rasgos semejantes a partir de estructuras similares y que se incluye dentro del término homología; la segunda es el origen independiente de estructuras similares en general, que no necesariamente incluyen el concepto de homología. Aquí propongo, que la primera situación permitió el desarrollo del paralelismo (el paralelismo de Scott, la homoplasia de Osborn y la homoplasia de Willey); mientras que la segunda situación proporcionó las bases para el desarrollo del concepto de convergencia en su sentido moderno (la convergencia de Willey). Además veremos que Lankester propone los dos términos alternos, homogenia y homoplasia, sin dejar de utilizar los “viejos” conceptos, homología y analogía. Aunque una homología podía tener dos alternativas en su significado evolutivo, ser homogenética (por afinidad de herencia) u homoplástica (por origen independiente).

La homoplasia de Lankester

Los términos de homología y analogía fueron propuestos casi independientemente por Richard Owen y Charles Darwin en el siglo XIX. La diferencia radica en que los conceptos de Owen se desarrollaron bajo una teoría formalista que indicaba una topología animal invariable. En cambio los conceptos de Darwin se fundamentaron en una teoría funcionalista cuyo principal mecanismo era la selección natural. Por ejemplo, para Owen, las homologías son aquellas estructuras similares, en diferentes organismos, que conservan la misma posición y conexión con relación a otros órganos, bajo cada variedad de forma y función. En cambio, para Darwin las homologías son estructuras que se heredan a partir de un ancestro común y cuyo origen subyace en la participación de la selección natural en condiciones ambientales del pasado. Por otro lado, para Owen, las analogías significaron que dos estructuras, en diferentes organismos, llevaban a cabo la misma función, sin necesidad de apelar a una similitud estructural; por ejemplo, el ala de la mariposa y el ala del murciélago. En cambio para Darwin, las analogías representaron estructuras similares debidas a una semejanza de función, y no por la conservación de estructuras que heredaron de un ancestro en común; por ejemplo, el ojo de la sepia y el de un pez (Ochoa y Barahona, 2009). Por supuesto, esta traducción fue fatal, y uno de los personajes que intentó solucionar este problema semántico fue Edwin Ray Lankester en su artículo “Sobre el uso del término homología en la zoología moderna, y la distinción entre homogenético y homoplástico” (1870).

Lankester comienza su artículo señalando este problema, ya que los antiguos estructuralistas basaban sus investigaciones en la concepción de una unidad abstracta que resume toda la diversidad de formas. Por otro lado, la teoría de la evolución de Darwin empezó a interpretar ese arquetipo de los estructuralistas como un ancestro que vivió en tiempos remotos, y que se formó por adaptaciones necesarias para las condiciones de épocas pasadas. Así pues, Lankester se percató que los conceptos de homología y analogía resultaron ambiguos, porque éstos surgieron de esa “vieja” perspectiva estructuralista: “todavía se siguen usando ciertos términos e ideas, que

pertenecen a la vieja escuela platónica”. Según Lankester, todo indica que es necesario definir nuevos conceptos, porque los términos de homología y analogía se han estado usando por los darwinistas, sin saber su significado original (Lankester, 1870, p. 34). Por ejemplo, como vimos, Owen definió el término de homología refiriéndose a aquellas semejanzas entre órganos de diferentes organismos bajo cada variedad de forma y función, pero se pregunta Lankester (1870, p. 35) “¿De qué manera se puede comprobar o investigar la correspondencia de un órgano bajo cada variedad de forma y función?”. De acuerdo con Lankester, éste siempre ha sido el meollo del asunto sobre el estudio de las homologías. Para reconocer las homologías, los antiguos formalistas hacían referencia al tipo ideal, es decir, que tomaban una forma fundamental por abstracción y hacían un estudio comparativo de las estructuras en los diferentes grupos animales. En otras palabras, ellos utilizaban el criterio de homología suponiendo que las piezas eran las mismas en los distintos animales siempre tomando en cuenta el tipo como común denominador.

Pero después de Darwin, muchos naturalistas convencidos en la evolución concebían una nueva explicación sobre la naturaleza de las homologías, ¿qué sería para ellos una estructura en común?, en otras palabras: “¿qué se supone que significa, para un evolucionista, cuando dice que un órgano A en un animal es homólogo con un órgano B en otro animal?” (Lankester, 1870, p. 35). Según Lankester, este concepto de homología tiene un significado diferente para el antiguo estructuralista, por lo que era sorprendente el uso que le daba el darwinista (Lankester, 1870, p. 35).

Sin mencionar los diferentes puntos de vista sobre el significado de homología, Lankester hace referencia a algunos ejemplos de homología como son: los huesos del cráneo de todos los grupos de vertebrados, el cordón nervioso ganglionar en artrópodos comparado con el sistema nervioso en vertebrados, las cuatro cavidades del corazón en aves y en mamíferos. Por otro lado, también podemos hablar de la homología serial del miembro posterior y anterior de los tetrápodos, o los dientes de la mandíbula superior e inferior en vertebrados, etcétera. Ahora bien, no habría duda que la mayoría de los darwinistas estarían de acuerdo si decimos que un órgano A en un animal α es homólogo con un órgano B en un animal β , porque, los órganos A y B

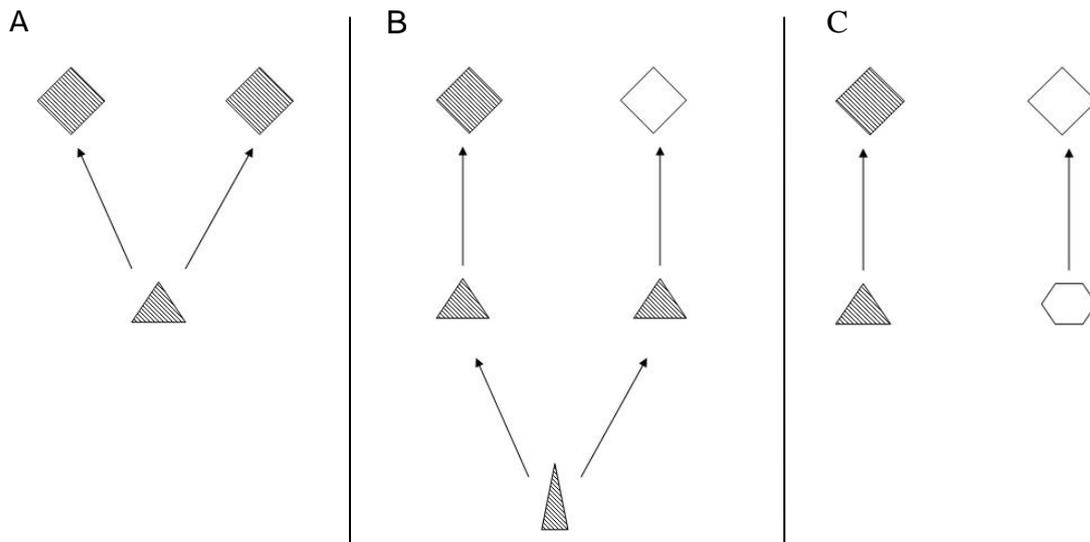


Figura 1.2. Esquema que representa los distintos modos de similitud en la evolución de las estructuras orgánicas. Las estructuras ancestrales se encuentran en la parte inferior; las estructuras de los descendientes en la parte superior; el cambio evolutivo se representa por el cambio de la forma; la coloración representa la relación hereditaria o la afinidad genética. De acuerdo con Lankester: A) es la homogeneidad u homología, B) es el primer sentido de homoplasia que incluye homología y, C) homoplasia que podría o no incluirse como homología. En el caso de B, obsérvese que la evolución de las estructuras es independiente, aunque se originan a partir de una estructura parecida (aquí representado como homogénica). En C, las estructuras llegan al mismo resultado, pero no parten de estructuras homogénicas.

estarían representados por un órgano C, el cual perteneció a algún ancestro en común ϵ . Esto quiere decir que los animales α y β han heredado sus órganos A y B a partir de ϵ . Lankester dice que si ésta es la definición de homología para un darwinista, entonces la definición de homología que ellos proporcionan no parece incluir los ejemplos de homología citados anteriormente. Ante esto, Lankester hace una observación interesante:

“Parece que hay algo más que incluye el término platónico de “homología”, por lo que debe separarse y distinguirse de la idea de la comunidad genética de origen. De hecho, será necesario tener dos términos de “homología” en lugar de uno, y en términos generales distinguir la naturaleza de las semejanzas a las que se aplican” (Lankester, 1870, p. 36).

Es decir que, además de seguir usando el término homología, debemos tener términos alternos que nos indiquen de dónde y de qué manera

surgió el órgano de interés. Dos órganos, en dos especies diferentes, pueden ser homólogos porque tienen una relación en cuanto su ubicación espacial y con respecto a su conexión con otros órganos, pero cuando aclaremos el origen de ambos órganos, especialmente durante su desarrollo, nos daremos cuenta que tienen fuentes diferentes. Lankester (1870, p. 36) llamó *homogenia* a la correspondencia de las estructuras en las que podemos comprobar un origen estrictamente hereditario, de tal manera que se explicarían por la ancestría en común (Figura 1.2 A). Por ejemplo, si tomamos en cuenta el miembro anterior de un mamífero, el de un reptil, el de un anfibio y el de un pez, podemos señalar, de manera general, que los miembros anteriores, de estos grupos, son homólogos. Pero si pudiéramos regresarlos en el tiempo, hasta el ancestro común de todos ellos, veríamos que el miembro anterior es sumamente simple y no serviría para representar a todos estos grupos en un esquema común.

Según Lankester, podríamos decir también que dos órganos son homólogos sin que tengamos que recurrir al origen. Pero si comparamos el miembro anterior de un mamífero con el de un reptil, es posible hablar de la homogenia, de la cual diríamos que el ancestro común sería el ancestro inmediato de los anfibios, de tal manera que es muy probable que las estructuras que componen el miembro anterior de ambos grupos sean semejantes al ancestro inmediato de los anfibios. Sólo en ese caso podemos afirmar su homogenia, pero no más allá de eso porque no podemos seguir paso a paso su evolución. (Lankester, 1870, p. 36). Por ejemplo, si admitimos que el ancestro común de los peces óseos y de los mamíferos tuvo un cráneo no muy bien diferenciado (debido a que cuenta con una menor cantidad de segmentaciones), entonces diremos que sólo podemos contar con las partes del cráneo que están representadas por el ancestro y no con las partes extras que se incluyen en sus descendientes, por lo tanto, podemos seguir la homogenia de estos dos grupos a partir del ancestro, pero, encontraremos la homología de un gran número de huesos en ambos grupos sin que el ancestro sea poseedor de éstas. Por eso, la homogenia es un tipo de explicación, la cual carece de detalle, pero admite por lo menos la afirmación de que existe algún tipo de relación hereditaria entre las regiones en la cual estos huesos se originan.

Tomando otro caso, Lankester afirma que las cuatro cavidades del corazón de las aves han sido consideradas como homólogas a las cuatro cavidades del corazón de mamíferos. Sin embargo, el ancestro común de los mamíferos y de las aves tenía tan sólo tres cavidades en el corazón. El ventrículo, como un todo, puede considerarse como homogenético, pero no las partes por separado. Los estudios de anatomía sobre la disposición en la que se encuentra la aorta; los estudios del desarrollo sobre los músculos, las valvas del ventrículo y la aurícula del lado derecho del corazón de las aves; y los estudios de anatomía comparada del corazón de reptiles; conducen a la conclusión que el ventrículo derecho de las aves no es homogenético con el ventrículo derecho de los mamíferos, pero ¿por qué? De aquí Lankester hace una observación aún más interesante: “¿Qué hay de más que se incluya en el término homología [...] que no involucre el término homogenia?”. Como se había mencionado anteriormente, para Lankester fue necesario incluir un término extra de homología porque existen órganos, en diferentes animales, que muestran la misma posición y la misma conexión con referencia a otros órganos (homólogos), pero en el momento de valorar el origen de estas estructuras, nos percatamos que es completamente independiente (Figura 1.2 B): “¿Qué es, entonces, lo que produce una similitud estrecha en la disposición de esas partes como para llevarnos a hablar de homología?” en otras palabras “¿Cuál es el otro nivel que abarca el término homología, pero que no incluye homogenia?” (Lankester, 1870. p. 38).

Lankester señala además que si tomamos en consideración otros casos como la homología serial (o la repetición de partes en el mismo organismo) y si postulamos que “el animal vertebrado es un agregado de dos individuos, uno representado por la cabeza y los brazos, y el otro por las piernas”, ante esto, descubriremos que no hay una “identidad genética que pueda establecerse entre los miembros anteriores y posteriores”. Pero, “¿cuál es la naturaleza de la correspondencia entre el miembro anterior y el posterior el cual llamamos “homología serial”?” (Lankester, 1870. p. 38). Lankester afirma que si descubrimos que dicha naturaleza no es homogenética, y si seguimos utilizando el significado real del término “homología” (por ejemplo, para el estudio de las partes del cráneo o las extremidades), entonces tendríamos un nuevo término para describir los fenómenos de origen independiente. A este

nuevo término Lankester le llamó *homoplasia*, el cual describe los siguientes fenómenos:

“Cuando fuerzas, o ambientes, semejantes o casi similares, actúan en dos o más partes de un organismo, que son exactamente parecidas o casi parecidas, el resultado de la modificación de varias partes será exacta o casi igual. Por otro lado, si, en vez de partes similares en el mismo organismo, suponemos que las mismas fuerzas actúan en las partes de dos organismos [diferentes] cuyas partes son exactamente parecidas o casi parecidas y en ocasiones homogenéticas, el resultado que provoca las correspondencias en diversas partes, en dos organismos, será casi igual o exactamente igual” (Lankester, 1870. p. 39).

Es decir, si en las partes semejantes de un mismo individuo (como las vértebras) se ejercen fuerzas ambientales similares, entonces esas estructuras tendrán la capacidad de evolucionar de manera similar (como el miembro anterior y posterior de los vertebrados). O bien, si dos organismos de diferentes especies poseen estructuras similares, como punto de partida, si en esas partes se ejercen presiones ambientales semejantes, entonces las partes llegarán independientemente a la misma conclusión estructural (como el corazón de cuatro cavidades en mamíferos y aves).

Esta situación de la homoplasia de Lankester es muy interesante pues permitirá el desarrollo del concepto original de paralelismo. Por supuesto, el término de homoplasia de Lankester, en este sentido, no es equivalente al término moderno de paralelismo. Porque, aunque Lankester propone que las estructuras semejantes con las cuales comenzamos contribuyen al origen independiente, la guía principal, que conduce a las estructura hacia la misma ruta evolutiva, es el ambiente. Además las estructuras con las que partimos sólo deben cumplir con el parecido, es decir, pueden ser homogenéticas o no. Sin embargo, este fenómeno descrito de la homoplasia de Lankester contribuyó a la concepción de un fenómeno de constricción que más adelante sería desarrollado por paleontólogos como William Berryman Scott, Henry Fairfield Osborn, Otto Schindewolf y George Simpson. Esa constricción se refiere al

cambio evolutivo limitado de posibles alternativas estructurales, ateniéndose a caminos estrechos producidos por la estructura ancestral. A este tipo de constricción la he llamado “constricción por canalización”, y es la causa que llevó a los naturalistas hacia el desarrollo de la teoría de la ortogénesis, y su descripción estuvo desarrollada bajo los términos de “homoplasia” (de Osborn) y “paralelismo” (de Scott, Schindewolf y Simpson) como veremos más adelante.

Con esto podemos notar que la primera definición que hace Lankester de la homoplasia corresponde en un sentido estructural, porque incluye el término de homología y cuyo origen depende de las estructuras similares (homogénicas o no) en los ancestros. Una definición más exacta de esta parte de la homoplasia podría ser: la correspondencia de estructuras similares que se han formado debido a fuerzas ambientales semejantes, a partir de partes similares, cuyo resultado evolutivo no puede atribuirse a la herencia estricta (Lankester, 1870, pp. 39-40).

No obstante, la homoplasia de Lankester tiene un sentido más amplio con respecto a la función, porque incluye todos los ejemplos del origen independiente cuya causa son las fuerzas ambientales. Refiriéndose al término *analogía*, él concluye que, aunque el término seguía siendo utilizado por algunos anatomistas, éste poseía un sin fin de significados, sin la precisión que tiene el término de homoplasia para describir los fenómenos. Él recomienda seguir utilizando el término *analogía*, para referirnos a las relaciones de similitud con origen funcional en un sentido general (por ejemplo, el ala de un insecto con respecto al de un pájaro), aunque no tendríamos la necesidad de explicar la similitud de la estructura (como las homologías de origen independiente). Por tanto, el término homoplasia es un término más amplio que abarcaría los fenómenos de la evolución independiente (*cursivas mías*): “La homoplasia incluye *todos los casos* de estrecha semejanza de la forma la cual no puede ser trazable por homogenia”, es decir, que cualquier detalle sobre la correspondencia de las estructuras es debido a causas externas que trabajan sobre una base estructural ya sea “homogénea en general [que es el sentido estructural], así como en estructuras que no tienen afinidad genética [que es el funcional]” (Lankester, 1870, p. 41).

Para aclarar este sentido del término de homoplasia en general, será conveniente describir un ejemplo proporcionado por el propio Lankester (1870, p. 41). Según Lankester, podemos imaginar dos grupos étnicos de personas, los cuales llamaremos grupo A y grupo B. De antemano, estos grupos no tienen ninguna comunicación entre ellos, pero debido a las necesidades que se requieren en el medio, ellos independientemente construyen un hacha de piedra para sobrevivir. Aquí nos detenemos a considerar el fenómeno del invento independiente del hacha. Si comparamos ambos inventos, diremos que sus relaciones son homoplásticas. Este ejemplo muestra que no hubo un intercambio de ideas entre ellos, más bien “los inventores han aprendido en la misma escuela”, pero esta escuela no es la escuela en la cual se enseña a partir de un mismo plano arquitectónico (el cual se utilizaría como guía para construir aparatos semejantes), sino que “esta escuela es la escuela de la necesidad”; entendiendo que por necesidad él quiere decir: “sobrevivencia ante la demanda ambiental”. Lankester afirma que estas hachas pueden ser mejoradas y perfeccionadas con el tiempo en formas variadas a partir de la original, por ejemplo, del grupo A. La forma de un hacha en particular se propaga y adquiere ligeras modificaciones de tal manera que se ramifica para dar origen a otras hachas. Las distintas hachas modificadas tienen una relación homogenética entre ellas y es posible trazar el patrón de origen del cual se han modificado. Pero, también tendrían una concordancia homoplástica con las hachas que han resultado del grupo B, las cuales tendrían una modificación muy similar, incluso podría decirse que si comparamos una hacha modificada del grupo A, con otra del grupo B, diremos que son homólogas (Figura 1.2 C).

Ante esto y al seguir hablando sobre la generalidad del término homoplasia, Lankester escribe que existen también casos de homoplasias que no podrían ser llamados homologías, como por ejemplo la concha calcárea de un cirrípedo con la de un molusco bivalvo; el pico de las aves con el pico de las tortugas; o la aleta dorsal y ventral de un cetáceo con las aletas de algunos peces. Con esto podemos notar que la homoplasia de Lankester tiene un sentido funcional general, porque los materiales homogenéticos de partida contribuyen sólo en cierto grado al origen independiente; el parecido estructural se debe totalmente a las fuerzas ambientales. Esto proporciona una perspectiva bastante convincente de que la función domina ante la forma,

porque los organismos tienen la capacidad de cambiar hacia cualquier forma concebible, pero es el ambiente el que impone el diseño de la forma, porque mismos ambientes provocan mismas necesidades adaptativas. De ahí el por qué dos estructuras “convergen” en la misma configuración. Lo importante de aquí es que esta última descripción de la homoplasia constituirá el significado que tendrá más adelante el término “convergencia”, el cual sería desarrollado detalladamente por Arthur Willey a principios del siglo XX.

Considerando las diferentes perspectivas de este análisis, si las estructuras están en la misma posición y mantienen cierta conexión relativa con respecto a otros órganos, diremos que son homólogas, aunque si evaluamos el origen, podemos deducir que las partes pueden ser homogenéticas u homoplásticas. En contraparte, si las estructuras son parecidas, pero de las cuales se puede reconocer su genealogía independiente, entonces diríamos que las partes no son homólogas sino homoplásticas. Me resulta interesante esta deducción, pues bajo mi punto de vista, Lankester permitió el desarrollo del concepto moderno de paralelismo, al considerar una subclase de homología.

Por ejemplo, al final del artículo, Lankester vuelve a describir el problema de la homología intentando convencer a los lectores sobre la ambigüedad del término. Lo interesante de aquí es que recomienda dividir la homología en dos:

“Con el término ‘homología’, perteneciente a otra filosofía, los evolucionistas han descrito y describen dos tipos de correspondencia, una, que ahora propongo llamar ‘homogenia’, que depende simplemente de la herencia de una parte común, y otra, que propongo llamar “homoplasia”, dependiente de una acción común de causas provocadoras o ambiente moldeadores en tales partes homogéneas, o en partes que, por otras razones, ofrecen una semejanza de materiales con los cuales comenzar” (Lankester, 1870, p. 42).

En particular, esta cita es bastante importante pues se utilizaría en las discusiones posteriores sobre la evolución independiente. Osborn, por ejemplo, citaría repetidamente la frase “una semejanza de materiales con los cuales comenzar” para referirse a la constricción interna como base fundamental para

la evolución independiente (véase la homoplasia de Osborn). Y como he comentado anteriormente, del mismo modo, Scott intervendría para describir otra clase de homología como resultado de la ortogénesis, la cual nombraría bajo el término “paralelismo”.

En conclusión, Lankester propone dos nuevos términos debido a la ambigüedad de los viejos términos de homología y analogía bajo la interpretación de la perspectiva darwinista. En primer lugar, propuso el término de homogenia para explicar la correspondencia de estructuras debido a la herencia estricta. Después formuló el término de homoplasia para explicar la correspondencia de estructuras que no se deben precisamente a la herencia, sino a la evolución independiente. Así pues, he comentado que la homoplasia de Lankester posee dos sentidos: El primer sentido se refiere a un tipo de homología que no se explica por la conservación de estructuras heredadas directamente de un ancestro, sino porque el ambiente las ha moldeado del mismo modo a partir de estructuras semejantes (homogenéticas o no). El segundo sentido es con respecto a la definición de homoplasia en general, porque definitivamente las estructuras semejantes de los ancestros solo son una condición secundaria. Las fuerzas ambientales son las principales causas de la evolución; éstas conducen el cambio evolutivo hacia los mismos caminos estructurales. De cualquier modo, lo importante de hacer esta distinción es que ese sentido estructural de la homoplasia de Lankester contribuiría a la apreciación del fenómeno de *constricción por canalización* descrito bajo la teoría de la ortogénesis (en el desarrollo del concepto de paralelismo de Scott y la homoplasia de Osborn) y bajo una interpretación adaptativa de estructuras similares trabajadas por la selección natural a partir de órganos homólogos (desarrollado por la homoplasia de Willey). Mientras que la definición general de homoplasia de Lankester ayudaría a desarrollar el concepto moderno de convergencia a partir de los trabajos de Willey.

-Capítulo 2-

W. B. Scott, H. F. Osborn y el concepto de paralelismo

A finales del siglo XIX, en Estados Unidos de Norteamérica, la paleontología creció de manera sorprendente. Entre los personajes más importantes, como iniciadores de la paleontología norteamericana, se encuentran: Joseph Leidy (1823-1891), Edward D. Cope y Othniel C. Marsh. Estos dos últimos fueron acérrimos contrincantes y, durante mucho tiempo, estuvieron compitiendo por el hallazgo de diversas especies fósiles de vertebrados (especialmente de mamíferos y dinosaurios). Esta disputa, llamada la “guerra de los huesos”, tuvo una gran importancia en la historia de la paleontología norteamericana, ya que el debate no sólo permitió el incremento del número de especímenes fósiles en los museos, sino también ocasionó el acercamiento de muchos jóvenes entusiastas a la historia natural. Dos de ellos, por ejemplo, William Berryman Scott (Figura 2.1) y Henry Fairfield Osborn (Figura 2.2), ambos han sido considerados como los paleontólogos más influyentes de la paleontología de vertebrados en Norteamérica. Pero el mérito que se les da, no sólo se debe a que describieron una gran diversidad de organismos fósiles, también estuvieron interesados en las causas que permiten la transformación de las especies. De hecho, en su tiempo, a ambos se les consideró como grandes eminencias en el tema de la evolución. Si esto fue así, ¿por qué no se habla mucho de ellos en la actualidad?, la respuesta quizá subyace en que ellos fueron antidarwinistas, porque relegaban el mecanismo de la selección natural a un papel secundario en la evolución.

Osborn y Scott heredaron la perspectiva lamarckiana directamente de su mentor Cope; sin embargo, durante el curso de sus investigaciones ambos fueron convenciéndose de las dificultades de la herencia de caracteres

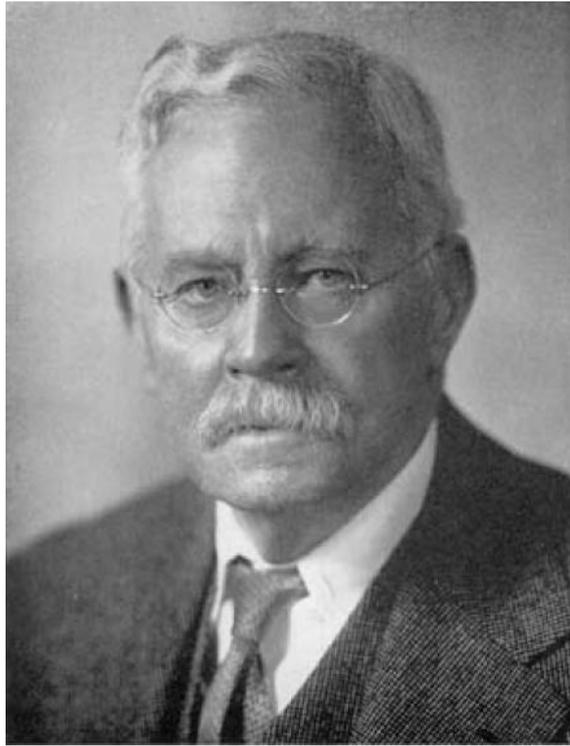


Figura 2.1. William Berryman Scott (1858-1947).

adquiridos. Por un lado, Scott nunca encontró algún mecanismo que remplazara el lamarckismo, mientras que Osborn conservó la postura de que las modificaciones, ontogénicas y ambientales, tenían algún efecto importante en la evolución de las especies. Con respecto a la ortogénesis, ellos estuvieron de acuerdo completamente. Osborn y Scott estaban seguros que durante la evolución de los grupos de mamíferos fósiles había siempre una tendencia en su estructura para variar en ciertas direcciones definidas contrario al postulado darwiniano, de una variación fenotípica ilimitada. La diferencia entre ambos consiste en que Scott pensó que la ortogénesis era un fenómeno que se podía explicar como una constricción de la forma que limitaba el cambio evolutivo a tan sólo pocas alternativas de transformación; esto permitía la ayuda de una fuerza externa que serviría como el empuje del cambio; en cambio Osborn fue menos flexible, pues él pensaba que los factores internos, en ocasiones, podrían conducir la variación hacia formas adaptativas, las cuales no dependían del medio.



Figura 2.2. Henry Fairfield Osborn (1857-1935)

Es indiscutible la importancia de estos dos personajes en la historia de la biología. En primer lugar porque son los responsables de ofrecer las bases epistemológicas para el desarrollo del concepto moderno de paralelismo. En segundo lugar, porque Osborn y Scott, por separado, realizaron el papel de la paleontología como una disciplina fundamental para el estudio de los procesos evolutivos. El material fósil bien podía servir para explicar las causas de la transformación de las estructuras orgánicas, pues al considerar toda la serie de grupos fósiles, las observaciones mostraban de qué manera se modificaban las estructuras a través del tiempo. Osborn y Scott estuvieron implicados en los grandes debates de la época y, tanto sus criterios como sus evidencias, fueron muy bien aceptadas por la comunidad científica. Es por eso que George G. Simpson (1948, p. 189), en la biografía de Scott, menciona que Osborn y Scott “dominaron la paleontología de vertebrados en America, o podría decirse en el mundo”.

Henry Fairfield Osborn nació en Fairfield, Connecticut, el 8 de agosto de 1857, y William Berryman Scott nació en Cincinnati, Ohio, el 12 de febrero de 1858. Osborn y Scott se conocieron desde muy temprana edad. A Osborn lo conocían como “Polly”, a Scott como “Wick”, y había un tercero, Francis Speir Jr., quien lo apodaban “Sally”. Los tres entraron al Colegio de Nueva Jersey (ahora la Universidad de Princeton), en donde realizaron sus estudios profesionales. Un día de ocio, Scott les comentó: “¡Compañeros! Acabo de leer, en la vieja revista Harper, un comentario sobre una expedición en busca de fósiles en el Viejo Oeste la cual está patrocinada por la Universidad de Yale, ¿por qué no vamos a cazar algunos de esos fósiles?” En ese momento, la pregunta no se tomó con seriedad, sin embargo, Osborn y Speir le contestaron: “¡Claro que podemos, hagámoslo!” Indudablemente este acontecimiento cambió la carrera de Osborn y Scott para siempre, ya que ellos dedicarían su vida completa a la paleontología. Simpson (1948, p. 176) señala que hay una ironía en este acontecimiento, pues la inspiración, hacia la paleontología, fue por medio de Marsh (el enemigo número uno de Cope), pues él fue quien llevó a cabo esa expedición en 1876, y quien publicaría los resultados en la revista Harper. En cualquier caso, la expedición se realizó en 1877 después de su graduación; ésta estuvo dirigida por el Dr. Brackett, profesor de física, en compañía del General Kargé, dieciocho estudiantes, y dos cocineros; todos se dirigieron rumbo a Colorado en la búsqueda de fósiles. Después de una disputa entre el profesor y el general, este último terminó tomando el liderazgo, y junto con Osborn, Scott y Speir, fueron a Fort Bridger, Wyoming, a la cacería de más fósiles. En ese lugar recolectaron una gran cantidad de mamíferos del Eoceno, en el que destaca el descubrimiento del cráneo del *Uintatherium*.

Pese a que Speir se graduó como abogado, él siguió siendo un aficionado en la colección de fósiles, en cambio, Osborn y Scott dedicaron su vida completa a la paleontología y se recibieron en Princeton, en 1877. Una vez que recibieron su título, ellos trabajaron en el *E. M. Museo de Geología y Arqueología* con los fósiles ya reportados por Leidy, Cope y Marsh; hicieron también un catálogo de los vertebrados del Eoceno encontrados en Wyoming, y describieron e ilustraron los nuevos especímenes. Su primer acercamiento con Cope no fue muy agradable, esto se debió posiblemente a que él pensó que ellos eran espías de Marsh, pero después Cope fue muy cordial con ellos,

y los ayudó de tal manera que mantuvieron una relación de amistad hasta los últimos años de su vida. También conocieron y entablaron amistad con Leidy, excepto con Marsh, ya que ellos estuvieron implicados en la “guerra de los huesos”, apoyando incondicionalmente a Cope.

En 1878, Osborn y Scott continuaron sus estudios en Europa, ambos llegaron a Inglaterra; Osborn entró a la *Universidad de Cambridge* bajo la supervisión de Francis Balfour (1851-1882), y Scott llegó a Londres en donde lo recibió directamente Thomas Henry Huxley. Después Scott alcanzó a Osborn en Cambridge, y ambos estudiaron embriología en el *Laboratorio de Morfología* con Balfour. En el verano de 1879, Osborn viajó a Alemania, y a finales de ese mismo año hizo una breve estancia en Londres, en donde estudió anatomía comparada en el Real Colegio de la Ciencia bajo la tutela de T. H. Huxley. Este periodo fue sumamente importante para él, pues hizo amistad con grandes personalidades, no sólo con Huxley, sino también con Francis Galton, Edward B. Poulton, Leonard Darwin, Edwin Ray Lankester, entre otros. Esto le permitiría estar informado de los grandes problemas de la teoría de la evolución de la época. Scott por su parte viajó también a Alemania, en donde trabajó con Gegenbaur en Heidelberg. Ahí realizó un estudio embriológico de la lamprea, y en 1880 obtuvo su Doctorado en Filosofía (ph. D). Osborn y Scott volvieron a Princeton en el año de 1880, una vez ahí, el presidente McCosh, al tratar de mejorar y ampliar las instituciones del Colegio, los contrató como profesores asistentes. Scott se dedicó a enseñar Geología, y Osborn, una vez que obtuvo su Doctorado en Ciencias (Sc. D), en 1881, impartió Anatomía Comparada. Y aunque sus vidas divergieron con respecto a sus colaboraciones y puestos académicos, su amistad siguió perdurando durante el resto de sus vidas.

Osborn trabajó un buen tiempo en Princeton, ahí publicó algunos trabajos sobre mamíferos antiguos y neurología comparada, entre otras cosas. En 1883, regresó a Inglaterra para aprender algunos aspectos de la evolución, y extendió su estancia hasta 1886 para estudiar algunos mamíferos del Mesozoico en el Museo Británico. En 1891, Osborn fue contratado por la Universidad de Columbia para dirigir el Departamento de Paleontología de Mamíferos. También había sido contratado para organizar el Departamento de Paleontología de Mamíferos (después Paleontología de Vertebrados) en el Museo Americano de Historia Natural. Durante su liderazgo en el museo,

Osborn incrementó el número de especímenes fósiles; realizó un importante estudio de clasificación en donde separaba a los reptiles en dos subclases, *Diapsida* y *Sinapsida*; hizo un estudio sobre el origen de los mamíferos a partir de reptiles ancestrales del Pérmico; estudió la filogenia de rinocerontes fósiles de Europa y de Norte América; estudió la clasificación y evolución de los *Titanoterios*, realizó la primera descripción y le dio nombre al famoso *Tyrannosaurus rex*, así como muchas otras aportaciones. Estos resultados le dieron gran reconocimiento, y para 1908, Osborn ocuparía la presidencia del Museo, dejándola hasta 1933.⁵

Scott laboró toda su vida académica en Princeton, en 1884 fue ascendido como profesor de Geología y Paleontología, después ocupó la primera cátedra del Departamento de Geología, la cual se estableció hasta 1904; Scott ocuparía ese puesto hasta su retiro en 1930. Durante su periodo, expandió el departamento que empezó con tan sólo tres miembros, y finalizó con trece. En Princeton, Scott fundó una escuela de paleontología práctica y teórica, y junto con sus estudiantes Sinclair y Jepsen, la universidad fue el mayor centro de investigación y enseñanza de la paleontología de vertebrados. Durante mucho tiempo, Scott desempeñó una parte importante en los asuntos nacionales e internacionales de la comunidad científica, y al igual que Osborn, tuvo varios reconocimientos y estuvo al mando en diferentes asociaciones científicas.⁶

Osborn y Scott fueron grandes teóricos de la evolución; no obstante, no consideraban que la selección natural fuera la principal fuerza evolutiva. De hecho, a finales del siglo XIX, la teoría de la selección natural no fue tan bien aceptada en la paleontología, incluso podemos decir que estuvo dominada por las concepciones ortogenéticas y lamarckistas. Aun así, Osborn y Scott pueden ser reconocidos como los principales fundadores de los conceptos de paralelismo y convergencia.

Osborn y Scott estaban interesados en ciertos patrones evolutivos los cuales mostraban que los grupos de organismos poseían tendencias a desarrollar los mismos caracteres morfológicos, sin adjudicar esos cambios a la homología estricta. Existían dos alternativas para dichas transformaciones, por

⁵ Para una revisión biográfica más detallada de Osborn, véase Gregory, 1937.

⁶ Para una revisión biográfica más detallada de Scott, véase Simpson, 1948.

un lado, creían que la evolución seguía un camino específico debido a factores internos en los organismos y, por otro lado, que las adaptaciones eran producidas por factores externos. La primera alternativa, que podríamos llamar bajo el nombre de *constricción por canalización*, se fundamenta en la definición de paralelismo de Scott y en la homoplasia de Osborn. Y es el mismo fenómeno que podríamos atribuir hoy en día al concepto de “paralelismo”. La segunda alternativa es lo que Osborn y Scott definen como convergencia. Aquí lo importante es señalar que el concepto de convergencia de Osborn y Scott fue crucial con respecto al reconocimiento del fenómeno. No obstante, aunque las definiciones de convergencia de los paleontólogos tienen la misma estructura del concepto moderno de convergencia, la explicación de las causas difiere considerablemente.

Lo que veremos a continuación será que el término de “paralelismo” de Scott implicó una carga formalista en el que la estructura de un linaje limita en sí misma las opciones de cambio, mientras que el concepto de convergencia lo utilizó para describir la prueba de la herencia de caracteres adquiridos. Con esto podemos darnos cuenta que los términos propuestos por Scott están arraigados a las teorías antidarwinistas como la ortogénesis y el lamarckismo, respectivamente. Por otro lado veremos, que Osborn también utilizó los términos de “paralelismo” y “convergencia” de Scott; sin embargo, el paralelismo tuvo un significado diferente, y lo ubicó dentro de los fenómenos que consideraríamos analogía (aunque sus causas podrían haber estado fundamentadas en la teoría de la ortogénesis), mientras que la convergencia se explicó bajo tres factores externos que no incluían la perspectiva lamarckiana. Asimismo, Osborn aplicó el término de “homoplasia” para describir aquellas tendencias de transformación de caminos evolutivos específicos (las cuales equivaldrían al paralelismo de Scott) y, pese a que después abandonó el término en consideración de Lankester, siempre sostuvo una teoría de la ortogénesis más rígida que representaría el origen de algunas adaptaciones mediante factores internos hereditarios.

Los modos en la evolución según Scott

Las primeras ideas evolucionistas de Scott se encuentran en un famoso artículo publicado en 1891 en el cual habla sobre la morfología esquelética del *Mesohippus* y *Leptomeryx*.⁷ Después de describir la anatomía de estos géneros extintos, Scott enumera las ocho cuestiones más importantes para entender los mecanismos de la evolución: (1) en cuanto a los caracteres genéricos, ¿éstos pueden originarse de manera independiente?, (2) y (3) ¿de qué manera operan los fenómenos de paralelismo y convergencia y qué tan frecuentes son?, (4) una vez que las estructuras desaparecen ¿éstas pueden volver a aparecer?, (5) ¿existe una dirección establecida en el cambio evolutivo?, (6) en la evolución de los mamíferos, ¿el cambio tiende a la reducción o al aumento en cuanto al número de las partes?, (7) ¿existe una tendencia uniforme en la reducción de las partes?, (8) ¿cuáles son los efectos que producen las necesidades mecánicas en los cuerpos de los organismos?

En el artículo, de 1891, se hace la primera referencia a los conceptos de paralelismo y convergencia. Scott habla de estos términos como si ya se conocieran, sin embargo, ninguno de sus significados habían sido utilizados en el sentido que ahora propone. Por ejemplo, la palabra paralelismo había sido usada por Cope dentro de la teoría de la recapitulación, y la palabra convergencia había sido utilizada por Darwin para describir similitud independiente. Haas y Simpson (1946) señalan que la palabra “convergencia” pudo haber sido utilizada por los naturalistas alemanes; sin embargo, no citan alguna referencia de que la palabra se haya utilizado antes de Scott.

En el artículo, Scott hace uso de las palabras de paralelismo y convergencia para intentar responder a las cuestiones anteriormente enlistadas. Con base en esto, podemos organizar las preguntas de Scott en un enfoque teórico que conlleva a los términos de paralelismo y convergencia.⁸

⁷ *Mesohippus* es un género extinto de mamíferos perisodáctilos parientes del caballo, y *Leptomeryx* es un género extinto de mamíferos artiodáctilos.

⁸ Excepto la cuestión seis, porque ésta sólo indica la interrogante sobre si la tendencia evolutiva es hacia la reducción del número de partes, o si es hacia la duplicación del número de partes. De acuerdo con Scott, la regla es, por lo general, que haya una reducción en el número de partes, aunque no siempre se da el caso. Por ejemplo, Scott dice que nadie apostaría por creer que los antílopes primitivos tenían cuatro cuernos y que el *Tetracerus* es la forma viviente que ha retenido esta peculiaridad; aunque esto pareciera posible, el hecho

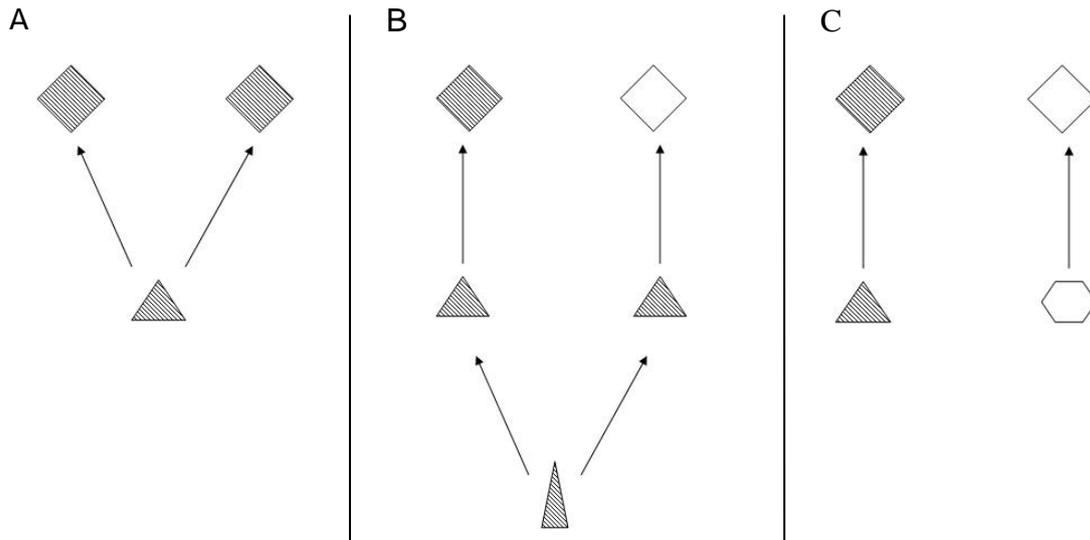


Figura 2.3. Esquema que representa los distintos modos de similitud en la evolución de las estructuras orgánicas. Las estructuras ancestrales se encuentran en la parte inferior; las estructuras de los descendientes en la parte superior; el cambio evolutivo se representa por el cambio de la forma; la coloración representa la relación hereditaria o la afinidad genética. De acuerdo con Scott: A) es la homología, B) es el paralelismo y, C) es la convergencia. Lo importante del caso B, es que existe una predisposición en la estructura, que se relaciona a la afinidad del parentesco, la cual contribuye al origen independiente. Mientras que en C, los factores funcionales son los que conducen a la similitud de la estructura en formas que no están relacionadas.

Las cuestiones 5 y 7 corresponden a preguntas relacionadas con el fenómeno de paralelismo, 4 y 8 implican la convergencia. Por el momento empezaremos con las cuestiones 1, 2 y 3, que serán el punto de partida para entender la problemática evolucionista en general y la necesidad que requieren las propuestas de los términos de “paralelismo” y “convergencia”, más adelante analizaremos los fenómenos que implican la convergencia (4 y 8), y por último los del paralelismo (5 y 7).

Según Scott, la primera cuestión consiste en responder si los caracteres que conforman un nivel taxonómico superior, como el género, pueden surgir independientemente en el curso de la evolución. Teniendo en cuenta eso, los caracteres del género no podrían ser homologías en un sentido estricto, sino estructuras parecidas que han llegado al mismo resultado. Al estar haciendo

sucedió al revés; más bien este género adquirió un par adicional de cuernos en el transcurso de la evolución por duplicación (un caso de teratología). Otro ejemplo serían el *Otocyon* que posee cuatro molares, a diferencia de los otros géneros de la familia *Canidae* que poseen tres. De estos organismos se pregunta Scott, si esto es un fenómeno de atavismo, o si el género proviene de un linaje diferente de ancestros desconocidos, puesto que la estructura de sus molares tienen características antiguas y los ancestros de la familia poseen tres molares; si esto último, entonces tendríamos un ejemplo de convergencia.

una clasificación de las relaciones “reales” de las especies, podemos asumir que las especies de un mismo género han adquirido sus estructuras similares por ascendencia común, de ahí, podemos concluir que esas especies están estrechamente emparentadas. De hecho, el mismo concepto de género indica que un grupo de organismos comparte caracteres en común debido a la ancestría (Figura 2.3A).

“Pero si varias especies del género ancestral pueden adquirir un carácter nuevo independientemente de los otros (paralelismo), o si las especies de muchos géneros diferentes pueden asumir gradualmente un parecido común (convergencia), entonces es evidente que tal género es una asociación artificial de formas que tienen un origen polifilético” (Scott, 1891, p. 362).

Ésta es la primera mención publicada de los términos de paralelismo y convergencia en su sentido moderno. La emergencia de dichos conceptos tuvo sus orígenes desde la propuesta de homoplasia de Lankester, hasta las teorías ortogenéticas y lamarckistas de Cope. La evidencia del registro fósil señalaba que ciertas estructuras surgían de manera independiente en animales estrechamente emparentados, al grado que podrían haber sido consideradas como homólogas (Figura 2.3 B); pero al mismo tiempo se observaba que distintas estructuras surgían por evolución independiente en animales que no tienen relación de parentesco (Figura 2.3 C).

De acuerdo con Scott, teóricamente es fácil distinguir el término de paralelismo del de convergencia, pero no en la práctica, porque para diferenciar uno de otro tendrían que hacerse estudios sumamente cuidadosos de la filogenia. Así pues, si comprendemos su diferencia y el valor de su utilidad, entonces esto ayudaría mucho para tener una objeción más firme sobre las relaciones reales entre los organismos.

Las cuestiones 2 y 3 son referentes a la acción y extensión de los fenómenos de paralelismo y convergencia en la historia de la vida. Según Scott, ambos conceptos podrían abrir una gran gama de discusiones en la anatomía comparada, pero por otro lado comentó: “la distinción entre las dos clases de fenómenos evidentemente es de grado más que de tipo, entonces

será conveniente considerarlos juntos” (Scott, 1891, p. 363). Pese a esto, Scott recalcó la importancia del surgimiento de los caracteres de manera independiente, es decir, no por ancestría, pues si comparáramos las estructuras similares entre diferentes especies podría significar, no la identidad “genética”, sino la simple similitud debido a causas evolutivas definidas. Por ejemplo, Scott (1891, pp. 368-369) comentó que hubo un doble origen del caballo, una serie que evolucionó en América y otra en Europa. En ambos lados se dio una evolución interrumpida que empieza del género *Hyracotherium* (*Eohippus*) hasta dar origen al género *Equus*. Lo interesante del asunto, él afirma, es que los géneros *Hyracotherium*, *Pachynolophus* e *Hippotherium* tienen representantes en ambos continentes, entonces cabría preguntarse si estos géneros se originaron en uno de estos continentes y después se dirigieron hacia el otro por migración o si surgieron independientemente en cada uno de los continentes. Para poder contestar este tipo de preguntas, argumenta Scott, es necesario poner atención a los términos que corresponden al origen independiente. Porque uno de los errores más comunes en las reconstrucciones filogenéticas es suponer que caracteres similares, de dos grupos determinados, se originan a partir de la conservación de estructuras ancestrales. “Esto puede o no ser cierto, en cualquier caso dado”.

La convergencia de Scott

En 1896, Scott define el término de “convergencia” de la siguiente manera: “por convergencia [se entiende] tal adquisición [independiente] en formas que no están relacionadas estrechamente, y que en uno o más aspectos se hacen cada vez más parecidos que de lo que se parecían con sus ancestros” (Scott, 1896, p. 185); en cualquier caso, es muy importante mencionar que la definición de Scott no está fundamentada en el mecanismo de la selección natural. Más bien, el concepto de convergencia de Scott es aquel efecto de origen independiente el cual se debe a las necesidades mecánicas de acuerdo con la teoría de caracteres adquiridos de Lamarck. Por necesidades mecánicas, Scott daba a entender que los organismos se estructuran así mismo por las necesidades o el funcionamiento físico que el cuerpo requiere

para desarrollarse en un medio ambiente determinado (por ejemplo, las grandes extremidades del topo habían evolucionado por la acción mecánica que éstas ejercen para excavar). Así de esta manera, el agente que determina este cambio adaptativo es la herencia de caracteres adquiridos, por tanto, sería un proceso funcionalista. En otras palabras, la convergencia de Scott sería indudablemente funcional; sin embargo, hay que recalcar que ésta no está basada en una teoría funcionalista darwiniana, sino en una teoría funcionalista lamarckiana.

Volviendo a las cuestiones de la evolución de Scott, la pregunta cuatro intenta responder si es posible recuperar estructuras que aparecieron alguna vez en el curso de la evolución. Con respecto a la evidencia fósil, en los *Oreodontos* el primer molar inferior asumió la forma y la función del canino, mientras que el diente posterior (canino) es funcionalmente parecido a uno de los incisivos. En otro grupo que pertenece al mismo linaje, *Pithecistes* (*Merycoidodontidae*), el premolar caniforme desaparece, y el canino volvió a tomar su función habitual. Esto parece indicar que la adquisición de una estructura perdida no es totalmente imposible, aunque tampoco es común. Con esto, podríamos cuestionarnos, ¿cómo es posible que se lleve a cabo este tipo de fenómeno?

La cuestión número ocho trata de responder acerca del papel que desempeña la influencia mecánica en la estructura de los organismos vivos. De acuerdo con Scott (1891, p. 374), cuando un animal incrementa de tamaño y de peso, inevitablemente sus huesos empiezan a tener un mayor grosor, además de que desarrollan una mayor rigurosidad en el proceso de fijación de los músculos y ligamentos, tomando en cuenta también que conllevan grandes efectos en todo el sistema esquelético. Scott dice que podemos tomar como ejemplo la evolución de los *Proboscídeos* (elefantes), de los *Dinocerata* (como el *Uintatherium*) y de los *Titanoterios* (de los perisodáctilos). Si consideramos que cada una de estas tres líneas evolucionó por separado, y si tomamos en cuenta que los miembros más antiguos de cada uno de estos grupos tuvo poco parecido con los productos finales, entonces veremos que estos grupos adquirieron semejanzas sorprendentes en el transcurso de su evolución como son: el cuello corto, una columna larga, las vértebras anteriores dorsales se vuelven muy fuertes con un alargamiento en las espinas para soportar una

cabeza masiva, las costillas se alargan para formar un arco rígido que sirven para soportar la gran masa de vísceras, etcétera. La forma de la escápula de los *Dinocerata* es extremadamente semejante a la de los elefantes, al igual que el húmero, excepto en *Titanoterios*. En los tres, la ulna está amplificadas y es larga, los huesos carpales son bloques cúbicos masivos, el ilium se desarrolla en una dirección transversal. El fémur es largo y masivo, incluso el de *Uintatherium* es casi una copia exacta que el de los elefantes. En los tres, la tibia es corta, la fíbula está completa, mientras que los huesos tarsales de *Uintatherium* son más parecidos a los del elefante, mientras que los *Titanoterios* conservan la estructura similar a la de los rinocerontes, etcétera.

De estas observaciones podemos concluir: “que el solo incremento del tamaño, junto con el peso del cuerpo, puede producir algunas convergencias esenciales en la estructura esquelética de animales que están distantemente relacionados” (Scott, 1891, p. 376). Incluso, es tanto el parecido entre los elefantes y los *Dinocerata* que Cope, en una ocasión, intentó colocar a estos últimos en el grupo de los *Proboscídeos*. Sobre este fenómeno de convergencia, podemos cuestionarnos ¿qué agencia exactamente es la que produce el parecido en linajes totalmente separados? Scott responde que las necesidades mecánicas producen por sí mismas estas estructuras convergentes, sin embargo, él no da una respuesta contundente, sino hasta tratar, en lo que él llamó “el debate de la filosofía evolucionista”, en una sección del artículo titulada “On some of the factors in the evolution of the mammalia”.

La estrategia de Scott, en esta parte, fue atacar directamente la postura neodarwinista de Weismann, especialmente sobre su concepción de la variación, la cual está fundamentada en su trabajo del plasma germinal. Weismann puso en tela de juicio el sistema de la herencia de caracteres adquiridos, diciendo que tal fuerza ontogénica era inaceptable bajo la óptica de la ciencia, la cual estaba llena de especulaciones y que no mostraba ninguna demostración científica. Scott reconoció que era difícil obtener alguna evidencia contundente de la transmisión de caracteres adquiridos, porque es casi imposible determinar qué caracteres se debieron al ambiente (ya que los embriones son muy sensibles a las condiciones cambiantes), o cuales son producto del cambio en las células germinales. Por consiguiente “si los caracteres adquiridos son transmisibles o no, es totalmente insostenible hablar

de tal transmisión como algo inconcebible, o como algo involucrado a fuerzas desconocidas” (Scott, 1891, p. 380-381).

La estrategia de Scott para contrarrestar el argumento de Weismann fue concentrarse en los problemas de la variación. Con respecto en la variación continua, Scott se pregunta, ¿cómo es posible que una variación pueda perpetuarse a partir de pequeñas diferencias de transformación?, en otras palabras, ¿cómo puede darse un efecto decisivo en la lucha por la existencia a partir de ligeros cambios en la estructura de un organismo? Puesto que no existe evidencia fósil de aquellos organismos con variaciones defectuosas, sino que el cambio siempre se produce en trayectorias definidas. Además de que ligeras variaciones no serían lo suficientemente significativas para favorecer o desfavorecer a los individuos en la lucha por la existencia.

Ahora bien, Scott atacó especialmente el postulado de la variación isotrópica. El darwinismo propone que las variaciones surgen en todas las direcciones posibles, la selección natural tendría esa fuerza creativa al escoger las variaciones que son favorables entre los distintos individuos. Sobre esta condición, las variaciones tendrían que ser numerosas en los individuos (porque eso proporciona la materia prima para la selección), y lo que requiere la selección es que esas variaciones favorables deben de surgir por lo menos dos veces en la misma dirección en diferentes individuos. Teniendo en cuenta esto, ¿qué probabilidad hay de que una variación potencialmente favorable resulte varias veces, si la teoría de la herencia de Weismann demanda que la variación surja en una gran multiplicidad de direcciones en cada generación? Scott escribe:

“De acuerdo a la teoría de Weismann, esas variaciones [favorables] tienen que ser particulares, por tanto, no es probable de que la misma variación pueda originarse dos veces, ni siquiera en la misma progenie [...] Bajo los principios de Weismann, es difícil concebir otra alternativa en la que puedan surgir esas variaciones, teniendo en cuenta sólo la singularidad (es decir, excluyendo los casos en el que el ambiente influye sobre el plasma germinal, por el cual, muchos individuos están siendo simultáneamente afectados); excepto que el cambio se dé en líneas dirigidas en el momento que aparezca por primera vez.

Hipotéticamente cada óvulo fecundado es diferente a los demás en cuanto sus características más importantes y, bajo la doctrina del azar, sólo existe una probabilidad infinitesimal de que esas características se puedan duplicar” (Scott, 1891, p. 383).

Incluso suponiendo que las variaciones se dieran en la misma dirección, aun así es difícil sustentar el hecho que dichas variaciones favorables se mantengan en la siguiente generación, porque el cruzamiento y otros efectos reproductivos las eliminarían en las siguientes generaciones. Además, el fenómeno de convergencia observado en la evolución de los linajes, contradice totalmente el punto de vista de Weismann; las variaciones deben aparecer siempre en una trayectoria establecida. Por ejemplo, se ha visto que el tipo selenodonte, de los dientes molares, ha surgido independientemente en al menos tres linajes, y probablemente se dio en una infinidad de grupos. Los premolares molariformes han aparecido en muchos perisodáctilos, en algunos artiodáctilos, y en otros grupos, y pese a que es una copia más o menos exacta del patrón de los molares, las estructuras que los componen no son homólogas a las que ocupan una posición similar en las cúspides molares. Considere, por ejemplo, que varios linajes de herbívoros, acostumbrados a comer un follaje blando, después de un cambio súbito (en términos geológicos), se encuentran con un paisaje distinto; ahora ellos tendrían un tipo diferente de alimento, como pastos mezclados con minerales; quizás esto ejerza cierta presión en el cambio de las formas en los dientes de los rumiantes, los cuales se van adaptando para poder triturar alimentos más duros. Si comparamos las formas finales de los dientes en los diferentes linajes, tomando en cuenta que los ancestros de cada uno de estos no poseen el mismo tipo de diente, y si vemos que son sumamente parecidos, entonces podemos preguntarnos si es la acción del clima u otro factor ambiental la que produce este tipo de variaciones convergentes. Y como Cope ha mostrado, que “las características esqueléticas del pie del *Tilópodo* [camello] podrían deducirse a partir de los efectos mecánicos del cojín o almohadilla bajo los cuales descansa el pie”, por ello, Scott concluye que es evidente el efecto de la acción mecánica sobre los cuerpos de los individuos (Scott, 1891, p. 385).

Por otro lado, Scott reconoce que algunas estructuras poseen su forma esencial desde el embrión, esto muestra que no existe alguna influencia de ejecución mecánica que pueda producir algún cambio significativo en la estructura del individuo. Pero, “si todos estos cambios no son somatogénicos,⁹ los cuales se llevan a cabo con esa exactitud de acuerdo a las exigencias mecánicas para cada uno de los casos, entonces ¿de qué otra forma se pueden explicar?” (Scott, 1891, p. 386). Pensar que la adquisición de variantes similares, en dos grupos totalmente separados, se debe al efecto de la reproducción sexual o al cambio dado en las células germinales, está totalmente fuera de foco. El cambio tiene que estar relacionado forzosamente con las necesidades mecánicas, ya que en el registro fósil todas las variaciones están implicadas en la mecánica y no hay organismos con variaciones desfavorables que serían eliminados por la selección, o en palabras de Scott, no hay evidencia de los menos aptos.

“La baja posibilidad de esa explicación es aún más evidente por el hecho de que numerosas variaciones no mecánicas, que en teoría deberían ocurrir, no se encuentran en la serie de los fósiles, ni en los resultados que se muestran de enfermedades o accidentes, salvo en muy raras ocasiones. [...] Me parece demasiado sorprendente que “la selección natural siempre vigilante”, la cual introdujo la sexualidad para resolver lo de la producción y combinación de las variaciones, no hiciera uso y posesión de los cambios somatogénicos” (Scott, 1891, p. 386).

Esto no significa, afirma Scott, que no existe la variación individual en los mamíferos fósiles, de hecho la variación en los individuos es sumamente abundante; sin embargo, estas variaciones están relacionadas a las necesidades mecánicas demandadas por los cuerpos de los individuos.

⁹ Por somatogénicos, Scott quiere decir que la herencia se da en las células somáticas.

El paralelismo de Scott

En 1896, Scott definió el paralelismo de la siguiente forma: “Por paralelismo se entiende la adquisición independiente de una estructura similar en formas que están [...] cercanamente relacionadas” (Scott, 1896, p. 185). Lo importante de esta definición es que la “adquisición” independiente, de estructuras similares, está condicionada por los grupos emparentados. Pero, ¿qué diferencia hay entre la convergencia y el paralelismo con relación a la obtención independiente de estructuras similares? y, por otro lado, ¿qué mecanismo opera en esa obtención y cómo se relaciona con el factor de parentesco? Como vimos en la sección anterior, la convergencia de Scott está sujeta a una versión lamarckiana en donde las necesidades mecánicas del organismo actúan como la agencia primordial para la transformación independiente de los fenotipos similares. Pero en el paralelismo de Scott, la agencia de cambio no es la necesidad mecánica ejercida en los cuerpos, sino es un mecanismo totalmente diferente que opera en organismos cercanamente emparentados; éste es la ortogénesis ideada como una fuerza interna que condiciona a los organismos para seguir ciertas direcciones específicas. Es necesario señalar que la ortogénesis concebida por Scott tiene dos características fundamentales: En primer lugar, Scott afirmaba que los cambios en los organismos eran estrictamente constantes, aunque el curso de los cambios podía cambiar ligeramente en determinadas circunstancias. En segundo lugar, la ortogénesis de Scott podría requerir ayuda de otro tipo de mecanismo, pues ésta tan sólo explicaba la reducción de alternativas en la variación, y al existir pocas de estas, alguna otra fuerza servía para el empuje de cambio como podría ser la selección natural.

Regresando nuevamente a las cuestiones evolucionistas, la pregunta número cinco postula la incógnita de la existencia de direcciones establecidas en el cambio evolutivo. De acuerdo con la evidencia fósil, Scott (1891, pp. 370-371) responde: “Con respecto a la serie de fósiles mamíferos que hemos estado considerando, la historia del desarrollo parece estar muy dirigida y sometida relativamente a pequeñas fluctuaciones, avanzando constantemente en una dirección específica, aunque con ligeras desviaciones”. Según él, esta

marcha constante de cambio es posible observarse. Por ejemplo, en la evolución del caballo se percibe que en todo su linaje, los premolares, uno por uno, van adquiriendo la forma de los molares, la cara se va haciendo más larga, los dígitos se van reduciendo (excepto el dígito intermedio el cual se va desarrollando cada vez más), los miembros se alargan y la estatura del animal entero aumenta de tamaño. También los diferentes géneros, como *Paleosyops*, *Diplacodon* y *Titanoterios*, de las formaciones de Bridger, Uinta y White River respectivamente, presentan caracteres repetidos, los cuales se originaron independientemente en cada una de sus formaciones respectivas. Scott comenta, que de igual forma estos hechos de similitud son observados en los *Oreodontos* del White River, y en el género *Eporeodon* del John Day, y aunque estos casos podrían explicarse como orígenes múltiples de género, algunas especies de un género antiguo podrían haber adquirido simultáneamente caracteres similares.

De estas evidencias podemos concluir que “en algunos géneros, el curso de la variación parece estar especialmente reducida” o “que el límite de la plasticidad [fenotípica] de los mamíferos es muy clara, excepto en líneas definidas”. Es decir, que la producción de variación está sumamente restringida y, por lo tanto, los organismos tendrían pocas alternativas para cambiar. De acuerdo con Scott, esto podría tener consecuencias severas para los organismos, pues ellos al tener una variación limitada, y al haber un cambio repentino de condiciones, entonces inevitablemente algunos grupos estarían en vías de la extinción, porque sus cuerpos no serían “lo suficientemente moldeables para adaptarse fácilmente a las nuevas condiciones” (Scott, 1891, p. 371).

Scott comenta que hay de verdad en que el cambio direccional podría llevar al progreso o la pérdida o reducción de ciertas partes, pero esto no es el punto principal de discusión; porque si hablamos de avance o desarrollo de algunas partes, no nos referimos como si estas direcciones fueran totalmente fijas, por el contrario, éstas pueden ser constantes por un periodo de tiempo, y después cambian de rumbo hacia un objetivo completamente diferente. Por ejemplo, considerando la evolución del grupo *Pecora*, en el Mioceno Inferior los grupos que representan a los ciervos sin astas como el *Amphitragulus* y el *Paleomeryx*, muestran un incremento continuo en el tamaño de los caninos

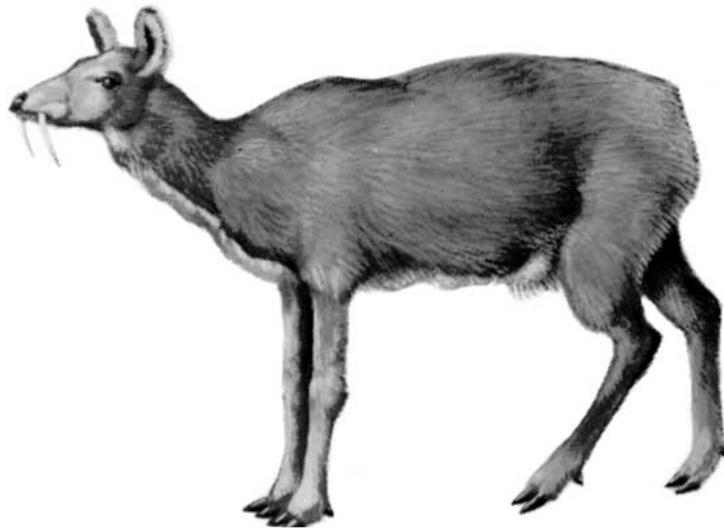


Figura 2. 4. *Moschus moschiferus*. Es una especie perteneciente al grupo de los ciervos sin astas, obsérvese el gran desarrollo de sus colmillos que, de acuerdo con Scott, es una tendencia que se manifiesta en estos grupos.

superiores, los cuales son retenidos aun en los ciervos sin astas como en *Moschus*, *Hydropotes* y *Muntiacus* (véase Figura 2.4). Mientras que en los típicos cérvidos y bóvidos, las astas o cuernos se desarrollan gradualmente de manera sorprendente, en cambio, los caninos superiores van disminuyendo paulatinamente hasta llegar a ser reminiscencias o incluso hasta desaparecer. De acuerdo con Scott, estos hechos nos llevan a postular que las direcciones de cambio son constantes, y que el curso de transformación podría cambiar ligeramente, aunque una vez que la tendencia es dirigida, la probabilidad, de tomar un rumbo diferente, es mínima: “Parece ser el hecho que, así como el poder de regeneración de las partes extirpadas [de las salamandras] disminuye a medida que se asciende en la escala de la vida animal, la plasticidad de organización y la capacidad de diferenciación de la estructura en la amplia gama de direcciones también disminuye” (Scott, 1891, p. 372).

Por último, la séptima cuestión intenta responder si hay o no una tendencia en la reducción de las partes de los animales. Scott contesta que en casi todos los linajes de mamíferos la predisposición a la reducción es bastante común y no es un patrón que se manifiesta aleatoriamente. Por ejemplo, Scott (1891, p. 373) observó que la reducción de los dígitos es un fenómeno que se presenta tanto en artiodáctilos como en perisodáctilos; aunque con algunas excepciones como la reducción de algunos dientes en artiodáctilos, porque en

la mayoría de ellos generalmente el primer molar es el primero en desaparecer, mientras que en camellos este diente permanece estable y el segundo es el que se reduce.

Con base en las observaciones anteriores, si tomamos en cuenta que existe una tendencia en los organismos a variar en ciertas direcciones específicas, si consideramos que la variación es limitada a pocas alternativas durante el cambio evolutivo, y que la tasa en la que se proporciona la variación es sumamente baja, entonces la selección natural no sería la fuerza que gobierna el cambio evolutivo, porque ésta estaría sumamente limitada a tan sólo pocas alternativas con las cuales puede trabajar, agregando el hecho que existe otra alternativa para producir adaptación, que es la herencia de caracteres adquiridos. Para Scott, la forma de los organismos en sí misma se comporta como una restricción del cambio y la genealogía de esa estructura, es decir, la parte similar en organismos emparentados es la que proporciona el rumbo de transformación y pocas rutas de variación. Durante la crítica a las ideas de Weismann, Scott escribió:

“Incluso admitiendo que la variación ilimitada no es parte importante de la teoría de la selección, me parece extraño que las nuevas facetas en los huesos y las nuevas cúspides en los dientes se muestren operando sólo en esas rutas definidas, por ello, no se debe hacer muchas especulaciones, ni falsas conclusiones, sino hasta tener una adecuada solución al problema [...] Si la posición de Weismann fuera correcta, encontraríamos [en el registro fósil] una gran gama de variación” (Scott, 1891, p. 384).

De estas consideraciones nació el concepto de paralelismo de Scott, el cual posee una explicación diferente a la convergencia, porque el primero término hace referencia a la evolución independiente en organismos emparentados, mientras que el segundo opera en organismos sin relación de parentesco, y si bien, el mecanismo que opera en la convergencia es la acción de la mecánica de los cuerpos ¿cuál sería exactamente el mecanismo que explica el paralelismo? Por supuesto, hemos visto que la ortogénesis de Scott se explica como limitaciones estructurales que conducen la variación hacia una

senda evolutiva reducida (constricción canalizada). No obstante, Scott pensó que la variación se encontraba tan limitada, que sólo unos pocos caminos alternativos (o solamente uno) podían llevar hacia cierta diferenciación. Por ejemplo, Scott (1891, pp. 387-388) citó al paleontólogo Neumayr quien hizo la distinción entre el término de “mutación” de Von Waagen “y el de variación”.¹⁰ De acuerdo con Scott, pese a que muchos grupos han mostrado tener una gran variabilidad a lo largo del tiempo, estos cambios no conducen a ninguna transformación significativa e incluso las estructuras mantienen su morfología esencial, sin cambios aparentes, durante largos periodos de tiempo. Sólo aquellas mutaciones son las que pueden transformar a las poblaciones, las cuales actúan uniformemente, conduciendo a los individuos hacia objetivos bien definidos. Como podemos observar, este fenómeno parece ser una versión dura de la ortogénesis, pero aquí el significado que tiene es con respecto la fuerza de constricción que genera la estructura, pues Scott mantiene que las opciones de cambio están tan limitadas, que solo hay una alternativa de cambio, y hacia allí es que la marcha evolutiva empieza a avanzar, por eso el cambio es uniforme.

De hecho, para Scott, este mecanismo no trabajaba solo, pues la marcha del cambio hacia adaptaciones específicas podría controlarse por un mecanismo externo auxiliar. Scott escribió: “En futuras investigaciones, quizá pudiera demostrarse que, si bien las variaciones se deben generalmente a la asociación evolutiva de las tendencias hereditarias; las mutaciones serían el efecto de una agencia dinámica operando ampliamente de manera uniforme y cuyos resultados estarían siendo controlados por la selección natural” (Scott, 1891, p. 388).

De estos enunciados podemos concluir que la diferencia entre convergencia y paralelismo para Scott, subyace principalmente en que el mecanismo de cambio es distinto en cada uno de estos. En la convergencia opera la herencia de caracteres adquiridos, mientras que en el paralelismo la acción de cambio es la ortogénesis. Solo habría que aclarar una última

¹⁰ El término de mutación de Waagen tiene un significado diferente al actual y al que se usó durante el debate sobre la teoría del saltacionismo (es decir el de De Vries). Por mutación Waagen se refiere a aquellos cambios graduales y progresivos de la morfología que se dirigen hacia ciertos objetivos específicos. En cambio, el término “variación” sería solamente un concepto para designar aquellos caracteres que no están involucrados en ningún avance evolutivo.

pregunta, ¿por cuál de estos dos fenómenos estaría más inclinado Scott? En el artículo de 1896, Scott (p. 186) responde que aunque “las semejanzas se hayan adquirido de forma independiente [...] el paralelismo es un fenómeno que se observa con más frecuencia que la convergencia”, y como las constricciones de la forma inducen a sí mismas a seguir caminos constreñidos durante el cambio evolutivo, por lo tanto, “cuánto más estrecho es el parentesco entre dos organismos, más probable es que experimente modificaciones similares”.

Sobre la primera mención de los términos de paralelismo y convergencia podemos concluir con los siguientes puntos. En primer lugar, Scott hace la primera distinción clara de los términos relacionados al origen independiente, el paralelismo y convergencia. En segundo lugar, pese a que la convergencia de Scott posee toda la estructura fundamental de nuestra definición moderna del concepto, en realidad, este término no está basado en la teoría de la selección natural de Darwin, sino está fundamentada en la teoría de la herencia de caracteres adquiridos. De hecho, Scott utilizó el término de convergencia para atacar los argumentos de Weismann, porque aparentemente los organismos fósiles no mostraban tanta variación ilimitada, y puesto que la estructura estaba limitada, la única alternativa de cambio en organismos sin parentesco eran aquellas variaciones dirigidas hacia un camino adaptativo, esto debido a la herencia de caracteres adquiridos. En tercer lugar, el paralelismo de Scott describe el fenómeno de *constricción por canalización*. La relación de parentesco, o la estructura compartida entre los individuos emparentados, limita en sí misma las posibilidades de cambio, restringiendo la morfología a tan sólo pocas alternativas, cuyas variaciones eran únicas para cada uno de los grupos (entre más alejado esté un organismo con respecto a otro, menos probable es que surjan estructuras parecidas en cada uno de ellos).

De esto, es preciso mencionar que la ortogénesis de Scott no tiene ninguna referencia a procesos metafísicos o conducidos por una fuerza divina; por el contrario, su teoría está basada en observaciones detalladas del registro fósil, que muestran las restricciones de cambio que puede generar la propia estructura. Pero esta teoría de la ortogénesis tampoco tiene un sentido teleológico, puesto que las tendencias surgen por la limitación de la estructura (que incluso pueden tener trayectorias no precisamente definidas) y no por una

programación interna en los organismos que los conduzca hacia un objetivo específico. Además, este mecanismo de cambio podría ser auxiliado por otro proceso, le cual actuaría como el empuje, éste sería la selección natural. En otras palabras, la ortogénesis reduce las alternativas de cambio y, aunque esos cambios avanzan por sí solos en una única senda evolutiva, la selección trabaja como un mecanismo auxiliar para generar adaptaciones.

Finalmente, lo que debemos destacar aquí es que el término “paralelismo” de Scott es un concepto que tiene mucha relación con el concepto actual de paralelismo, ya que ambos se definen como aquellas estructuras similares que evolucionaron independientemente debido a la influencia del parentesco. Y la definición del paralelismo de Scott, es muy diferente al paralelismo de Willey, este último siendo aquellas estructuras que han evolucionado independientemente en dos linajes diferentes, en cuanto espacio y tiempos paralelos. La definición de Scott muestra la constrictión por canalización, en la definición de Willey no hay ningún fenómeno de canalización implícito. De hecho, los ejemplos del paralelismo de Scott y de Willey son totalmente diferentes. Pero lo importante de la definición de “paralelismo de Scott” es que ésta se conservó dentro del vocabulario de los paleontólogos de mediados del siglo XX (por ejemplo, Otto Schindewolf, véase capítulo cuatro) y fue con George Simpson que se mantuvo vigente hasta nuestros días (véase capítulo cinco).

Los factores de la evolución según Osborn

Para poder encontrar el significado real de los términos relacionados con la evolución independiente, Osborn (1902, p. 260) reconstruyó la historia de los diferentes significados del concepto de analogía. Él escribió que la analogía es: “un término extremadamente amplio que parece incluir todos los casos de evolución similar de órganos, tanto de origen común como de origen diferente, debido a la similitud de función”. A partir de este concepto, Osborn reconoció todos los fenómenos involucrados en la evolución independiente y después mencionó los nombres que se han estado utilizado para determinarlos. En

primer lugar, citó los términos de paralelismo y convergencia de Scott de 1896, luego proporcionó su propia definición:

“Paralelismo: Desarrollo similar independiente de animales, plantas y órganos que están relacionados.

Convergencia: Desarrollo similar independiente de animales que no están relacionados” (Osborn, 1902, p. 261).

En segundo lugar, mencionó que el término homoplasia de Lankester, aunque se había estado utilizando por muchos otros autores como una analogía, él afirmó que este término no era equivalente a los conceptos de paralelismo y convergencia: “La idea fundamental es diferente, porque homoplasia siempre involucra homología, mientras que el paralelismo y la convergencia pueden o no involucrar homología” (véase figura 2.6) (Osborn, 1902, p 261). Pese a que más adelante admitió que la homoplasia era un tipo de analogía, Osborn no abandonó su concepción principal acerca de un fenómeno de evolución independiente involucrado en el concepto de homología. Por otro lado, como vimos anteriormente, Scott interpretó la convergencia como un producto de la acción mecánica ejercida por los cuerpos de los organismos (lamarckismo). Osborn aceptó la herencia de caracteres adquiridos en sus primeros escritos, pero consecuentemente negó la veracidad de este mecanismo.

Considerando estos argumentos, ¿qué significado tuvo el concepto de homoplasia de Osborn para considerarlo diferente del paralelismo y la convergencia?, ¿fue equivalente el término de homoplasia de Osborn con respecto a la homoplasia de Lankester?; si Osborn abandonó completamente el lamarckismo ¿qué causas explicarían la convergencia de Osborn?; y si Osborn separó la homoplasia del paralelismo y la convergencia, ¿qué significado tuvo el paralelismo de Osborn y cómo difiere del concepto de paralelismo de Scott?, ¿qué mecanismos evolutivos explicarían el paralelismo? Para contestar a estas preguntas, tendremos primero que considerar brevemente su concepción teórica sobre las causas que producen evolución.

En 1908, Osborn pensaba que la evolución estaba totalmente controlada por “cuatro factores inseparables”, esta combinación de fuerzas era llamada la

teoría de la “tetraplasia”: 1) herencia, 2) ontogenia, 3) ambiente y 4) selección. La *herencia* está determinada por factores internos que conducen la variación hacia direcciones específicas. La *ontogenia* es un factor inicial para crear las formas finales en las estructuras. El *ambiente* influye en la estructura porque decide de qué manera un organismo se debe adecuar a un medio determinado. Por último la *selección* no es un factor inicial, y opera generalmente en la suma total de caracteres o en la suma total del organismo (véase Osborn, 1908).

Algunos años después (1916), Osborn se retractó de esta determinación, debido a que la selección natural no tenía alguna cualidad “físico-química”. La selección vigila y escoge las variaciones producidas en los otros factores. Pero, para entender su concepción de los términos de convergencia, paralelismo y homoplasia, consideraremos los cuatro factores de 1908. Organizaremos cada uno de estos factores en los fenómenos de adquisición independiente como sigue: el factor de la herencia estaría involucrado, primero, en la homoplasia y, después, quizá en el paralelismo; mientras que los tres últimos factores, *ontogenia*, *ambiente* y *selección*, estarán involucrados en la convergencia. A continuación se discutirá los conceptos que implican la evolución independiente para Osborn.

La homoplasia de Osborn

En 1897, en la reunión que se llevó a cabo en Detroit por la *American Association for Advancement of Science*, tomando una posición lamarckiana, Osborn debatió con el neodarwinista inglés Edward B. Poulton, sobre el tema de la variación. Osborn argumentó que todos los líderes darwinistas habían estado defendiendo que los organismos de una población tenían la capacidad de variar en un sin fin de direcciones y que la evidencia, de que los organismos variaran de manera dirigida, era escasa. Después explicó que la variación dirigida había sido la principal dificultad para sostener el núcleo central de la teoría de la selección natural, y al mismo tiempo, había sido la razón principal para seguir apoyando la teoría lamarckiana. Con respecto a esto, escribió:

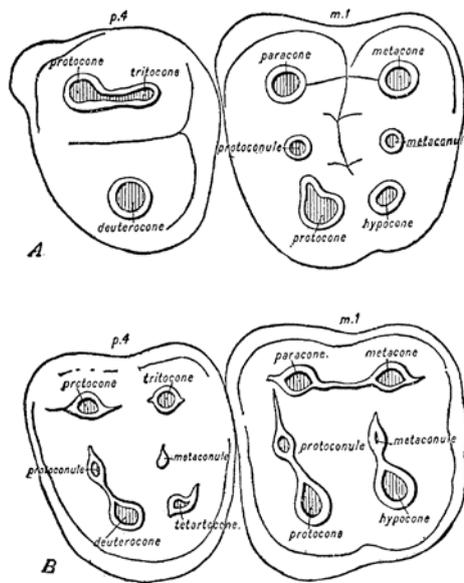


Figura 2. 5. El cuarto molar superior y el primer molar superior de ungulados primitivos. A. *Euprotogonia*; B. *Hyracotherium*. De acuerdo con Osborn, sus cúspides molares podrían considerarse homólogas; sin embargo, éstas surgieron independientemente por evolución homoplástica. (Tomado de Osborn, 1902).

“Mi estudio de los dientes en un gran número de linajes de mamíferos antiguos me ha convencido que en los dientes hay una predisposición fundamental para variar en ciertas direcciones, y que su evolución está marcada previamente por influencias hereditarias que se extienden desde hace miles de años. Estas tendencias se llevan a cabo bajo ciertas circunstancias y el progreso del desarrollo de los dientes toma ciertos modos que de hecho se convierte en lo que hasta entonces ha sido potencialidad” (Osborn, 1902, p. 259).

Y aunque, comenzando el siglo, Osborn ya había abandonado su creencia en la teoría de caracteres adquiridos; es con este enunciado con el que comienza su artículo de 1902 titulado *Homoplasy as a law of latent or potential homology*. Osborn escribió este artículo para aclarar los conceptos relacionados con la evolución independiente, enfocándose en los fenómenos de constricción. Él se enfocó particularmente en el concepto de homoplasia de Lankester, porque, como vimos en el capítulo anterior, ese término involucraba el reconocimiento de homologías que no necesariamente se originaban a partir de la herencia estricta. Osborn había observado un fenómeno de evolución

independiente en los dientes de diferentes familias de mamíferos extintos. A este fenómeno le llamó “variación potencial”. Pero en general, su objetivo fue tratar de concordar sus observaciones paleontológicas con el concepto de homoplasia de Lankester, de tal manera que pudiera mostrar esas restricciones de la forma durante el cambio evolutivo.

Como habíamos comentado anteriormente, Osborn pensó que la homoplasia, propuesta por Lankester, era diferente a la convergencia y al paralelismo. La similitud esencial en todos estos conceptos es el origen independiente debido a la función, y las diferencias entre estos conceptos subyacen en si las causas de la similitud están involucradas con el parentesco o la afinidad de ancestría. Al igual que Lankester, Osborn se cuestionó sobre los límites de la homología, es decir, si los órganos que consideramos homólogos realmente se originan por la herencia directa, es decir, por preservación de los caracteres de los ancestros, o si eran factores que tenían que ver con la “predisposición”. Osborn pensó que la homología de Lankester incluía la homología basada en un origen independiente.¹¹ Por ejemplo, considerando la evolución de los molares dentales, decía que éstos evolucionaron por caminos diferentes, llegando a soluciones similares, a partir de un origen común (véase figura 2. 5). Y si tenemos en cuenta que estos molares tienen la misma forma y ocupan la misma posición en los diferentes grupos, entonces ¿qué criterio debemos aplicar?, ¿homología o analogía? Osborn responde que, aunque estas estructuras han sido consideradas comúnmente como homologías, aparentemente éstas no se derivaron por una conexión genética común, por lo tanto, no deberían ser consideradas homologías en sentido estricto. Pero ¿por qué la similitud? Según Osborn, hay algo en el origen de algunas estructuras que induce inevitablemente a una configuración similar en la forma, es decir, estas estructuras resultan siempre en la misma dirección y están determinadas antes de que éstas surjan, dicho de otra manera, son potenciales:

“Para aquellos casos de evolución independiente de órganos aparentemente homólogos, recientemente he propuesto la expresión

¹¹ Véase “La homoplasia de Lankester” en el capítulo anterior.

de *homología latente o potencial*, tomando el término 'latente' de Galton como indicativo de un carácter germinal, más que de un carácter visible o carácter de adulto, y el término físico 'potencial' como una expresión de poder innato o capacidad para desarrollar ciertos órganos" (Osborn, 1902, p. 264; cursivas en el original).

Osborn comenta que algunos naturalistas han utilizado de manera equivocada el término de homoplasia, confundiéndolo con los términos de paralelismo y convergencia, y puesto que estos dos últimos afectan sólo a las estructuras no homólogas (Figura 2.6 C), la "homoplasia debería limitarse [únicamente] a las estructuras que tienen un elemento de homología" (Figura 2.6 B). Más adelante, Osborn apunta: "Independientemente de Lankester [...] he llegado a las mismas conclusiones a través de años de observación paleontológica. Pero me gustaría por ahora propagar una idea que él sugirió en 1870 con las palabras, '*o en partes que, por otras razones, ofrecen una semejanza de materiales con los cuales comenzar*'" (Osborn, 1902, p. 265; cursivas en el original).

El punto principal de esta discusión descansa precisamente en la crítica de los requerimientos de la variación que fundamentan la importancia de la selección natural como la fuerza principal del cambio evolutivo. Osborn criticó la variación isotrópica, debido a que sus observaciones paleontológicas indicaban que los caracteres se dirigían hacia ciertos puntos definidos. Por ejemplo, explicó que las nuevas cúspides molares, de las diferentes familias de mamíferos, divergen a partir de tres cúspides ancestrales en los molares superiores, y de tres a cinco en los molares inferiores. Al observar las nuevas cúspides molares de los descendientes, las cuales pueden derivarse hasta en 8 cúspides, él afirma, podemos percatarnos que éstas han surgido repetidas veces de manera independiente en las diferentes familias de mamíferos en distintas partes del mundo bajo condiciones sumamente desiguales (véase figura 2.7). Esto refuta la variación ilimitada requerida para la selección natural, porque "si no fuera por esta ley [de predisposición] de las cúspides de los dientes de mamíferos, se presentaría un infinidad de orígenes variables" (Osborn, 1907b, p. 226). Este hecho, de las cúspides molares, es precisamente

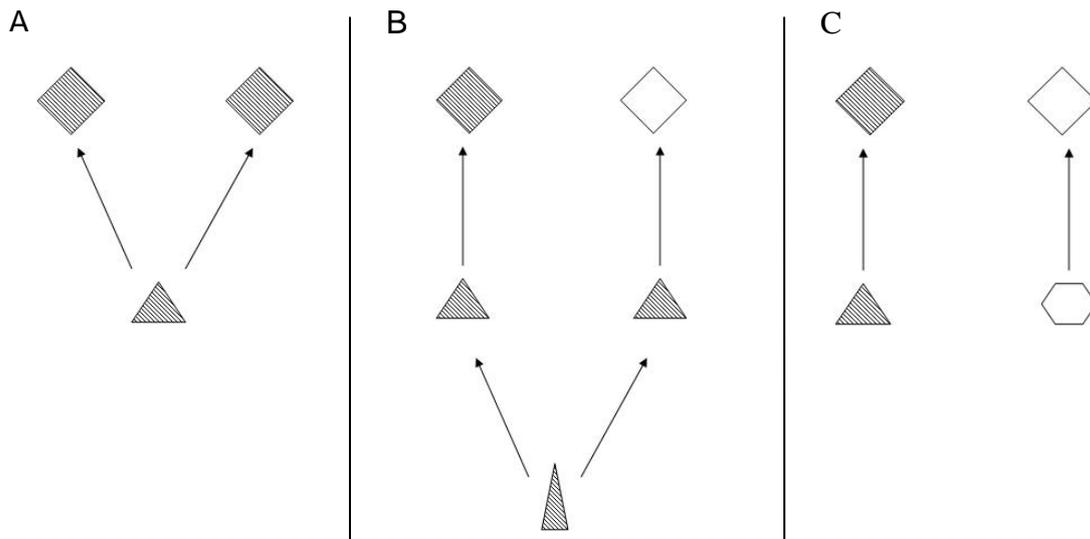


Figura 2.6. Esquema que representa los distintos modos de similitud en la evolución de las estructuras orgánicas. Las estructuras ancestrales se encuentran en la parte inferior; las estructuras de los descendientes en la parte superior; el cambio evolutivo se representa por el cambio de la forma; la coloración representa la relación hereditaria o la afinidad genética. De acuerdo con Osborn: A) es la homología, B) es la homoplasia y, C) es el paralelismo y la convergencia. Obsérvese que la homoplasia de Osborn implica también homología, pero a diferencia de la homoplasia de Lankester, las estructuras semejantes surgen por un factor interno que determina su evolución posterior. Véase que Osborn incluye el paralelismo en el tercer caso.

lo que podemos definir como “homoplasia, la cual involucra una ley de homología latente o potencial” (Osborn, 1902, p. 268).

Entonces, como la variación no es ilimitada, existen dos alternativas para explicar estos hechos tan notorios, la primera es la ortogénesis. Osborn no utiliza el término ortogénesis sino hasta años después; sin embargo, él reconoce el fenómeno por el término de “mutación” de von Waagen, y luego propone el de “rectigradaciones” (véase más adelante). La segunda opción es la explicación mecánica o lamarckista, la cual dice que la variación se acomoda dependiendo a las necesidades circundantes. Pese a que, anteriormente, Osborn explicaba este fenómeno por medio de la teoría de caracteres adquiridos, pero ahora, él rechaza esta teoría y se inclina por la ortogénesis; pero ¿por qué abandonó el lamarckismo?

Hablando sobre las ventajas de utilizar las cúspides molares para describir este tipo de manifestaciones, Osborn indica que los dientes son diferentes a cualquier otro órgano, ya que, desde el inicio, éstos están formados debajo de la encía, y no dependen tanto de los cambios de la

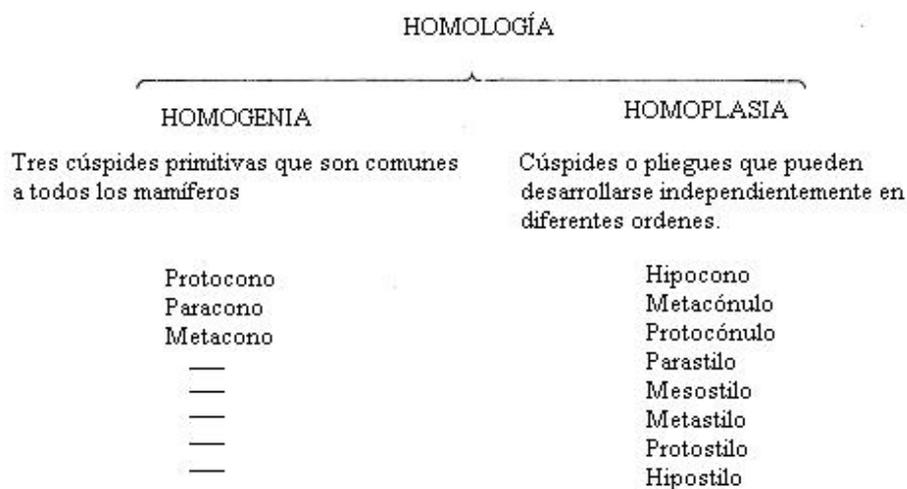


Figura 2.7. Cuadro de Osborn para representar el origen independiente de las cúspides molares. De lado izquierdo indica las tres cúspides principales de las cuales parten todos los mamíferos, por tanto, son homogenéticas, porque éstas surgieron por evolución independiente las ocho cúspides molares las cuales se indican de lado derecho como homoplásticas (Tomado de Osborn, 1902).

ontogenia; los dientes no se modifican, no tienen alguna mejoría o desarrollo, ni se vuelven más adaptativos por el uso, por el contrario, los dientes desde la primera etapa de su aparición, empiezan a desgastarse, y con el tiempo se estropean cada vez más hasta volverse menos adaptativos. Esto indica que la herencia de caracteres adquiridos también falla al considerar la evolución de las cúspides molares.

“Estas cúspides homoplásticas no surgen de la selección de variaciones fortuitas, porque éstas evolucionan uniformemente y no se escogen entre un número ilimitado de alternativas. Ni tampoco tienen que explicarse por medio de la teoría de la herencia mecánica, porque si esto fuera así, se produciría una gran uniformidad de resultados. Es necesario concluir que en la constitución tritubercular de los dientes hay algún principio que dirige la variación y la evolución uniformemente hasta un punto definido. Aquí descansa la frase apropiada de

Lankester, “una semejanza de materiales con los cuales comenzar” (Osborn, 1902, p. 270).

Al excluir las teorías funcionalistas (es decir que, ni la teoría darwinista, ni la lamarckista, pueden explicar el origen y la evolución de las cúspides molares), Osborn reconoce perfectamente que sus propuestas podrían estar resucitando el viejo debate de los formalistas, pero además se da cuenta de la implicación de esta nueva discusión, porque distingue precisamente que el concepto de homoplasia (al igual que el paralelismo de Scott) ocupa el intermedio entre la homología y la analogía (Figura 2.8):

“Filosóficamente hablando, la variación y la evolución predeterminadas nos conduce a terrenos peligrosos. Si todo lo que evolucionó en el diente molar Terciario está incluido en una forma latente o potencial en el diente molar Cretácico, entonces nos acercamos a la hipótesis del [...] arquetipo de Oken y Owen [...] Sin embargo, en el caso presente, pienso que tenemos que acordar con la homología o, específicamente, con un *principio intermedio entre la homología y la analogía*” (Osborn, 1902, p. 270; cursivas en el original).

Como podemos observar, la homoplasia de Osborn implica la homología potencial, la predisposición fundamental en los organismos para poder variar en ciertas direcciones y el intermedio entre la homología y la analogía. Por otro lado, Osborn creía que paralelismo y convergencia eran aspectos estrictamente funcionales en el que el parecido era muy superficial. Claramente podemos observar que el término de homoplasia de Osborn, sólo incluye el aspecto estructural de la homoplasia de Lankester; porque el límite de la homoplasia de Lankester era sumamente extenso, y no consideraba todos los casos de homoplasia como homología (más en detalle, véase el capítulo anterior). De hecho, más adelante Lankester niega que la homología estuviera involucrada dentro de la homoplasia. En una carta, Lankester respondió al artículo de Osborn, donde le aclaraba que él había malentendido su concepto de homoplasia, y que le resultaba muy difícil concebir, bajo su perspectiva, ejemplos de convergencia y paralelismo:

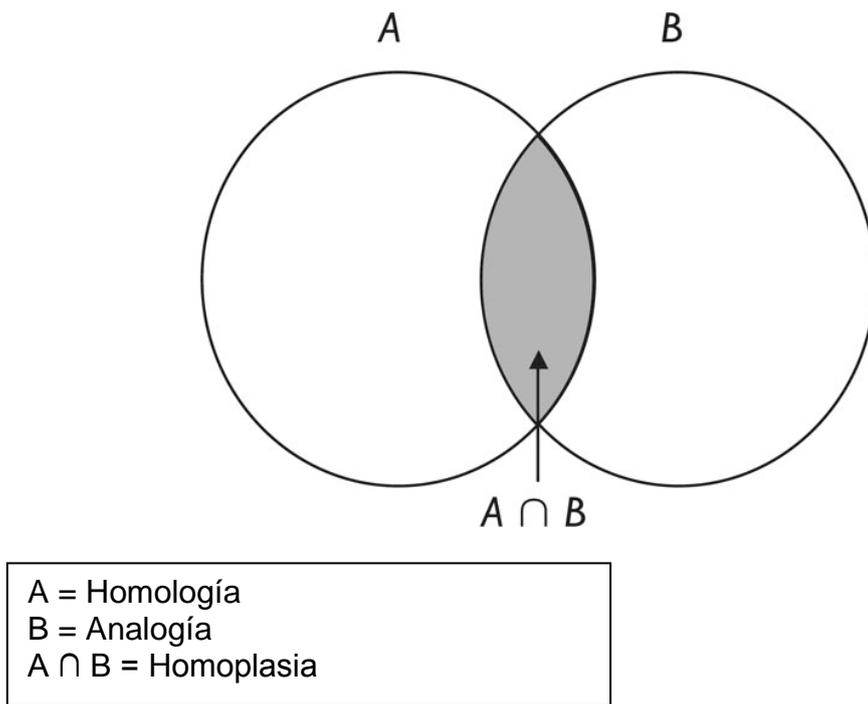


Figura 2.8. Representación conjuntista de la concepción de la homología latente de Osborn. El conjunto A representa la homología, el conjunto B representa la analogía, y la intersección de los conjuntos representa la homoplasia, la cual sería la zona gris entre la homología y la analogía.

“La homoplasia no exige ningún elemento de homología. Precisamente cuando digo: `partes homogéneas, o en partes que, por otras razones, ofrecen una semejanza de materiales con los cuales comenzar`. Esa alternativa refuta tu opinión. Reconozco (de manera que hasta el momento se ha combinado bajo un término de homología) sólo la homogenia, o cualidad hereditaria, y la homoplasia, o cualidad moldeadora no hereditaria. El “parecido” debido a “otras razones” que no sea homogenia, [...] no puede ser homogenia. El “parecido”, [...] que se incluye y se señala en el párrafo entero, [...] es cualquiera, un parecido de verdadera homogenia (que es de forma y relación hereditaria) o un parecido de similitud en el material, en la posición, o en la forma inicial, que no se debe a la homogenia estricta, sino posiblemente a un parecido de esos caracteres generales, por ejemplo, la `semejanza de materiales` (no de formas y partes elaboradas) en dos superficies epidérmicas. Así, de este modo, el pico

del pájaro y el de la tortuga podrían desarrollarse homoplásticamente a partir del hocico de un ancestro común que no tenía pico, pero en ambos, tanto en la línea del pico del pájaro como en la línea del pico de la tortuga, la epidermis que produce una protuberancia es el principal material aportado para un desarrollo amplio. En el corazón de doble cámara del pájaro y del mamífero, el material es el tejido muscular [...] Me gustaría conocer algunos casos de `convergencia` que puedas mencionar en los que no incluya la homogenia, como en el caso de los tejidos como punto de comienzo. ¡Acaso dirías que un corazón de cuatro cámaras es un caso de convergencia en vez de homoplasia! [...] ¿Puedes indicar ejemplos de convergencia o paralelismo que no involucren mi definición de homoplasia? ¿Qué órganos son paralelos en dos animales, en cuanto a su material, que no sean del todo parecidos, incluso en lo más superficial? Atentamente E. RAY LANKESTER” (Lankester, citado en Osborn, 1907b, pp. 238-239).

Al leer el artículo de Lankester de 1896, Osborn pensó que la homoplasia sólo se refería a una visión formal en la cual podían incluirse ejemplos de homología independiente. Así pues, después de leer la carta, en 1907, Osborn entendió su confusión y reconoció que la homoplasia finalmente correspondía a los términos de convergencia y el paralelismo: “yo supuse que esta ley [de predisposición] era lo que Ray Lankester llamó homoplasia [...] pero me equivoqué; porque la homoplasia de Lankester es equivalente a la evolución análoga, al paralelismo o la convergencia” (Osborn, 1907b, 228).

La convergencia de Osborn

En *The ideas and terms of modern philosophical anatomy* (1905), Osborn elaboró una tabla para intentar aclarar algunos términos fundamentales de la sistemática (Figura 2.9). En esta sección veremos la concepción de la convergencia de Osborn, pues está debería incluir el aspecto funcional. Así pues, Osborn (1905, p. 457) definió la convergencia como: “Adaptaciones

similares que surgen independientemente en animales u órganos diferentes o sin relación, causando una similitud secundaria o aproximada al tipo” Esta definición debe incluir la “ley de radiación adaptativa” cuyo significado expresa la diferenciación de la forma animal en diversas direcciones adaptativas. De aquí, él desglosa dos conceptos fundamentales, uno que trata de especificar la divergencia de caracteres en los diferentes grupos causada por la gran variabilidad de recursos; y el otro que define la similitud de caracteres en los diferentes grupos debido a la exposición de los mismos recursos (cursivas en el original): “La *divergencia* constantemente está dando origen a las diferencias en estructura, mientras que la *convergencia* constantemente está dando origen a las estructuras de semejanzas” (Osborn, 1916, p. 512).

Ahora bien, las causas evolutivas que producen esas adaptaciones deben ser factores externos, de ahí contamos con dos tipos de explicaciones, el lamarckismo o el darwinismo. Osborn apunta que, en el lamarckismo, la modificación se adquiere por la interacción de las células somáticas con el medio, y consecutivamente éstas pueden heredar las características favorables por medio de las células germinales. En cambio, en el darwinismo, el cambio se dispone directamente en las células germinales. Esto implica variaciones fortuitas con las cuales la selección puede trabajar. Pero: “Ni la explicación lamarckiana, ni la darwiniana concuerdan con todo lo que hemos aprendido en la paleontología y en la evolución experimental de los modos actuales del origen y desarrollo de los caracteres adaptativos” (Osborn, 1916, pp. 503-504). Y si no es ni lo uno ni lo otro, ¿cuál es la agencia que produce este efecto adaptativo?, Osborn responde que la causa principal del origen de las estructuras adaptativas es la “acción, reacción e interacción” de los complejos físico-químicos como es el ambiente, la ontogenia y la herencia bajo la supervisión de la selección natural: “Debe ser la similitud de estas energías físico-químicas del protoplasma y la similitud del movimiento mecánico” las causas de la similitud de formas adaptativas, “las cuales descansan en las leyes de convergencia o paralelismo en la adaptación” (Osborn, 1916, p. 511).¹²

¹² Aquí notamos que Osborn usa la palabra paralelismo, esto muestra la ambigüedad del término. Para una discusión más detallada, véase más adelante.

I. HOMOLOGOUS, i. e., *Homogenous.*

II. ANALOGOUS.

Parallel. Analogous adaptations, i. e., similar characters arising independently in similar or related animals or organs, causing a similar evolution, and resulting in parallelisms.



Convergent. Similar adaptations arising independently in dissimilar or unrelated animals or organs, causing a secondary similarity or approximation of type, resulting in convergence.



III. NON-ANALOGOUS.

Divergent. Increasing specialization and differentiation resulting in 'divergence' or 'adaptive radiation.'



Figura 2.9. Tabla en donde se muestran los diferentes términos utilizados en la anatomía comparada según Osborn. Es interesante destacar que, aunque Osborn sigue la definición de paralelismo de Scott, él ilustra el sentido geométrico de las definiciones representado por las flechas (Tomado de Osborn, 1905).

Hasta ese momento, las causas mecánicas, para Osborn, eran muy importantes para la transformación de las especies. Los cuerpos de los vertebrados como peces, anfibios, reptiles, pájaros o mamíferos, resolvían una serie de problemas mecánicos al ajustarse a la gravitación, a la resistencia de velocidad en el agua o el aire, es decir, los miembros posteriores de mamíferos y aves iban adquiriendo uniformemente las mismas formas al enfrentarse a los mismos elementos (como los del águila y del murciélago para el aire, y los del pingüino y el delfín para el agua), y divergiendo cuando ellos ocupan diferentes elementos: "En contraste con este principio de divergencia, es la convergencia la que trae la similitud descrita anteriormente de la acción, reacción e interacción de las leyes fisicoquímicas y de las similitudes en los obstáculos encontrados por las diferentes razas de animales en hábitats y medios ambientes similares" (Osborn, 1916, p. 512).

Osborn (1922, p. 136) comentó que había abandonado la herencia de caracteres adquiridos desde inicios del siglo XX, y que había comenzado a buscar alguna explicación alterna a este fenómeno. Pese a esto, Osborn (1905,

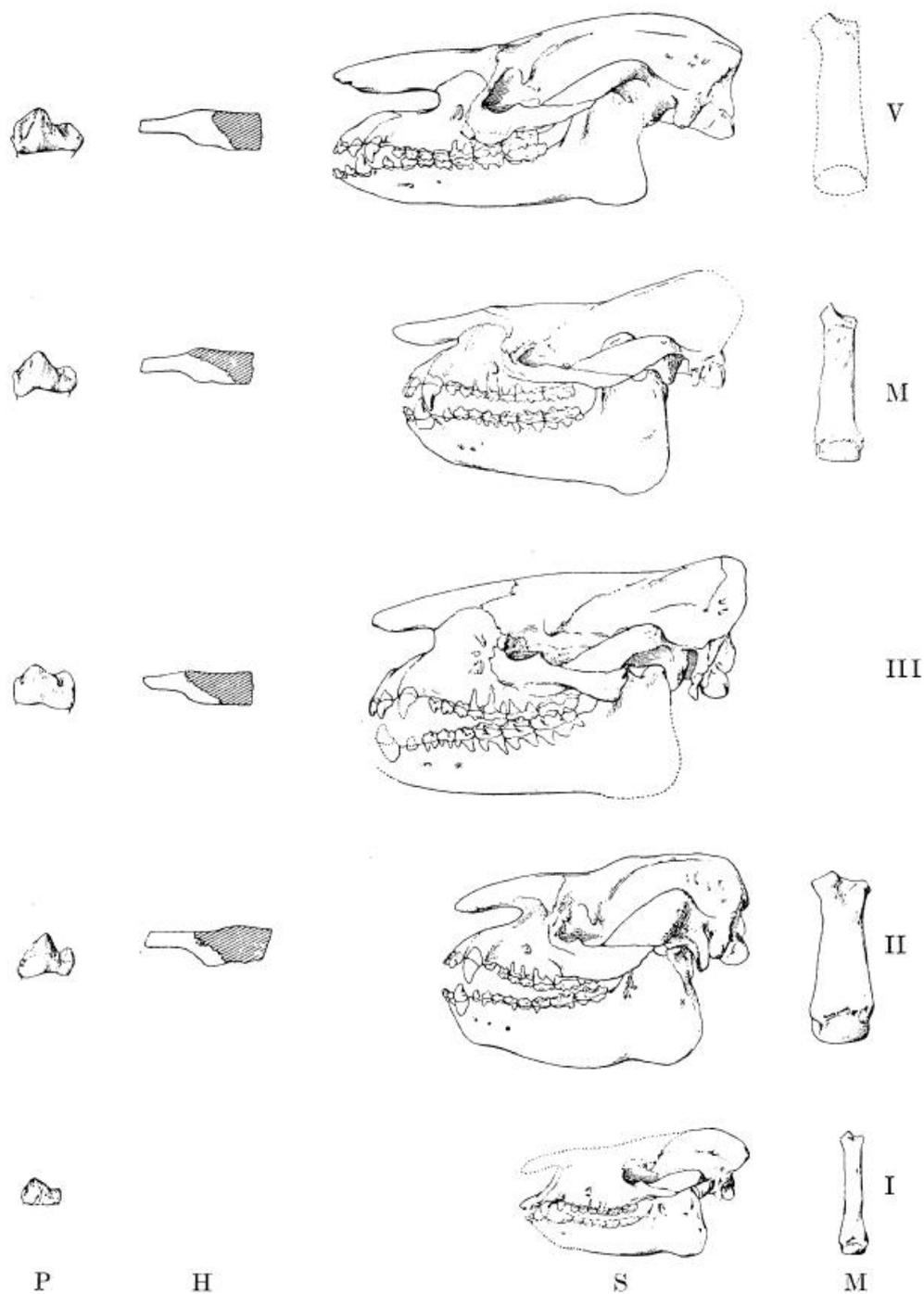


Figura 2.10. Rectigradaciones y alometriones en Titanoterios. En la figura se muestran distintas estructuras morfológicas de los distintos linajes. P. segundo molar inferior. H. sección de los nasales y los frontales del cuerno. S. Cráneos. M. huesos medios metacarpales. I. Es un Titanoterio ancestral. II-V son los diferentes grupos de Titanoterios los cuales muestran su evolución alométrica en las diferentes proporciones de la cabeza (S) y del pie (M), pero hay un origen independiente por rectigradación en las cúspides molares (P) y del cuerno en la cabeza (H). (Tomado de Osborn, 1912).

p. 456) mencionó que las “modificaciones” que se adquieren durante la vida del individuo no necesariamente deberían estar relacionadas con los cambios en las células germinales. Los cambios no eran solamente hereditarios, sino eran una reacción de las células somáticas al medio; por otro lado, dijo que los cambios de las proporciones se debieron tanto a las células somáticas como a las células germinales. De esta manera, él reconoció que era muy difícil decidir cuál de estos cambios era somático o germinal. Por otro lado, Osborn (1912, p. 277) mencionó que, aunque la teoría de Lamarck estaba totalmente refutada, eso no excluía la posibilidad de descubrir algún fenómeno hereditario en el cual participen las células del cuerpo entero, porque la interpretación de historia evolutiva, a partir del registro fósil, podía sustentar esa alternativa. Aún así, Osborn consideró la interacción de los factores como algo equitativo y al tratar sobre el tema del origen de los nuevos caracteres, el ambiente, la ontogenia y la selección jugaron un papel secundario.

En 1912, escribió que había dos modos de transformación implicados en los caracteres, las *rectigradaciones* y los *alometrones*. La *rectigradación* fue un término ortogenético y se refirió para designar las primeras fases de la evolución de los caracteres, es decir, que el fenómeno explicaba el origen de nuevos caracteres. En cambio, el alometrón se usó para describir el cambio continuo de las proporciones de caracteres ya existente, y que puede designarse para contemplar las diferencias de medidas:

“Rectigradación = un cambio cualitativo, el origen de un nuevo carácter.

Alometrón = un cambio cuantitativo, el origen de nuevas proporciones en un carácter existente” (Osborn, 1912, p. 250).

La distinción entre rectigradaciones y los alometrones, comenta Osborn, se basa en que uno explica el origen y el otro la proporción, por ejemplo, cuando aparece una ligera protuberancia del cuerno en algunos mamíferos, entonces se trata de una rectigradación, y cuando la forma de este cuerno se modifica (crece, disminuye, se aplasta, se vuelve ovalado, etcétera), entonces se trata de un cambio de un alometrón. En mamíferos, el origen de las cúspides y los cuernos se debe a rectigradaciones paralelas, mientras que

el cambio de las proporciones de un cráneo se deben a que los alometrones divergen (véase Figura 2.10). Osborn (1922, p. 139) se dio cuenta que estos alometrones, o este cambio en las proporciones en las diferentes partes del esqueleto, parecen estar causados por la selección natural en conexión con las modificaciones ontogénicas. Mientras tanto, el cambio atribuido por las necesidades mecánicas ahora lo explica como un fenómeno de la ortogénesis: “Los modos de origen de todos los caracteres mecánicos son indudablemente ortogenéticos” (Osborn, 1922, p. 135). Tomando en cuenta que los alometrones se basan en el origen de las proporciones, las rectigradaciones se basan en el origen de los caracteres, ¿en dónde estaría ubicada la explicación de la convergencia para Osborn? Obviamente Osborn estaría inclinado a pensar que las convergencias se deben a los alometrones, por ejemplo, un cambio de proporción explicaría una adaptación de la pata de un corredor o en la aleta de un nadador a partir de una estructura fundamental del miembro anterior de un vertebrado (divergencia), y explicaría que ambos organismos han encontrado el mismo medio y, por lo tanto, sus partes habrían convergido para explotar el mismo recurso como la aleta de un tiburón y un delfín (convergencia).

En 1925, en *The Origin of the Species II*, Osborn proporcionó las características y la importancia que tienen las rectigradaciones y los alometrones para el cambio evolutivo. Aquí solamente veremos algunas de las características de ambos términos, esto nos ayudará a evaluar el concepto de convergencia de Osborn (El análisis y la discusión son más, pero las oraciones que están en cursivas son de Osborn, 1925, p. 750): *Los alometrones aparentemente tienen un valor adaptativo en el momento que surgen.*- Sus causas se deben a la selección, al ambiente y a la ontogenia, conclusión, los alometrones están basados en fenómenos estrictamente funcionales. *Los alometrones suministran los nuevos cambios en las proporciones, así como también en el surgimiento de nuevos caracteres cuantitativos.*- Los alometrones no pueden participar en el origen cualitativo de nuevos caracteres, las modificaciones se llevan a cabo en una estructura que ya existe. Como la selección natural es una de las causas de este fenómeno, pero ésta sería tan sólo un mecanismo secundario que trabaja en el cambio continuo de las proporciones, y no un proceso primario que transforma toda la morfología orgánica; por lo tanto, bajo esta perspectiva, la función está subordinada ante

la forma. *Los alometrones pueden producirse experimentalmente en la ontogenia.*- Es decir, si alteramos una estructura, durante la ontogenia de un individuo, podemos observar ciertos cambios en la estructura final del adulto. *Los alometrones pueden originar sólo analogías y nunca homologías en el sentido estricto.*- Esto muestra que los cambios similares en las proporciones pueden considerarse analogías, como la semejanza del tamaño de una parte del cuerpo de dos animales diferentes, pero dos animales de diferentes linajes no pueden formar el mismo órgano tan sólo por factores ambientales, porque no participan en el origen de una nueva estructura. *Los alometrones pueden ser totalmente independientes de la afinidad ancestral.*- Por definición, los alometrones pueden causar semejanza estructural sin ayuda de factores internos. *El origen de los alometrones, en animales con un ancestro similar, puede ser cualquiera de los dos, convergente o divergente.*- Un ancestro similar puede producir convergencias por tener cambios similares, en cuanto a la proporción, o divergencias por presentar cambios diferentes.

Finalmente, para la finalidad de este análisis, sólo mencionaré dos características de las rectigradaciones (las cuales repetiré en el siguiente tema): *Las rectigradaciones aparentemente podrían no tener un valor adaptativo en el momento que surgen.*- Esto muestra que el factor interno corresponde con la rectigradación. Y por último (comillas mías): *El origen de rectigradaciones similares en linajes independientes siempre origina paralelismo o “convergencia”.*- Lo anterior puede interpretarse como una convergencia que incluye algo de ortogénesis; si esto es así, ciertos caracteres semejantes podrían surgir, no por factores externos, sino por factores internos (véase más adelante).

En conclusión, la convergencia de Osborn se explica como adaptaciones similares que se desarrollan a partir de órganos o estructuras diferentes en animales sin parentesco, pero la similitud es sólo “superficial”. La diferencia entre el concepto de convergencia de Osborn con el de Scott, radica en que éste último concepto se basa en la herencia de caracteres adquiridos. Pero debido a que Osborn rechazó el lamarckismo, la explicación causal de estas convergencias fue la interacción de los tres factores externos: el ambiente (que afecta la forma final del organismos durante la ontogenia, sin que estos cambios pueden perpetuarse por las células germinales), la ontogenia (puesto

que las células durante el desarrollo dictan la forma final del adulto) y la selección (caracteres favorables que son preservados durante la siguiente generación). Así pues, estos factores externos se involucran en el origen de las proporciones de una estructura ya presente (alometrones), y no en el origen de la estructura misma (rectigradaciones). Pero algo importante del pensamiento de Osborn subyace en que no toda la adaptación se origina por lo externo, pues sostuvo una teoría radical de la ortogénesis en la cual habría una tendencia interna que llevaría a los organismos hacia una alternativa adaptativa, sin ayuda de lo externo, y sobre esta base descansa parte de su concepto de paralelismo.

El paralelismo de Osborn

Osborn define el término paralelismo como: “Adaptaciones análogas o caracteres similares que surgen independientemente en animales u órganos similares o relacionados, causando una evolución similar” (Osborn, 1905, p. 457). Lo que podemos notar de esta definición es que posee dos características fundamentales, una, que son adaptaciones semejantes, y dos, que surgen independientemente en organismos “relacionados”. Recordemos que Osborn utilizó el término “homoplasia” para referirse a la potencialidad de la estructura para desarrollar los mismos caracteres en organismos emparentados. Un fenómeno muy parecido al que sería descrito por Scott como “paralelismo”. Pero, el paralelismo de Osborn no podría ser equivalente al paralelismo de Scott, porque Osborn incluyó el paralelismo dentro del conjunto de la analogía. De hecho, Gould (2004, p. 1112) señala correctamente una anomalía en la definición de paralelismo de Osborn de 1905, pues Osborn hace una distinción geométrica entre líneas paralelas y convergentes, pero la definición de paralelismo que escribe Osborn es la definición de paralelismo de Scott, la cual no tiene que ver con las figuras geométricas de líneas paralelas ahí ilustradas (véase Figura 2.9).

A partir de aquí veremos que el concepto de paralelismo tuvo dos significados, uno se refiere a la constricción de la forma por canalización (sentido original), y el otro se refiere al cambio que se indica en las líneas

paralelas y que pertenece a la evolución convergente (sentido geométrico). Podríamos asumir que el concepto de paralelismo de Osborn es una combinación de ambos sentidos, pero en la mayoría de las veces utiliza la palabra en el sentido geométrico. Aun así, algunos de sus escritos me hacen pensar que su paralelismo estuvo vinculado con una versión fuerte de la teoría de la ortogénesis, puesto que podría ser un tipo de explicación de la analogía que no dependía de los procesos externos para producir adaptaciones.

Un ejemplo, donde Osborn utiliza la palabra paralelismo, en el sentido geométrico y que no involucra la relación de parentesco, es en un artículo de 1916 titulado "The Origin and Evolution of Life on the Earth". Osborn (1916, p. 505) comenta que en algunos vertebrados observamos una infinidad de caracteres complejos que evolucionan exactamente de la misma manera (como las marcas del caparazón y el patrón del esmalte en los dientes de los gliptodontes). Estos caracteres surgen independientemente porque existe un impulso interno, una fuerza formativa de similitud que se hace presente en "todos los caracteres de ancestría similar". Pero Osborn señala que no siempre tenemos que basarnos en la ancestría para la explicación de caracteres semejantes. Los organismos de un linaje desarrollan caracteres divergentes para los diferentes medios, pero dos linajes separados pueden convergir en los mismos resultados al desarrollarse en medios parecidos. Por ejemplo, Osborn (1916, p. 510) observó que, aunque la estructura del cuerpo y los mecanismos de locomoción de los animales son sumamente diversos, algunos vertebrados convergieron paralelamente con algunos invertebrados produciendo estructuras parecidas. Por ejemplo (cursivas mías), "Las necesidades combinadas en la protección y en la locomoción conducen al *paralelismo* estrecho en la forma del cuerpo entre esos primitivos euriptéridos silúricos como *Bunodes* y los Ostracodermos vertebrados, una semejanza superficial que llevó a [...] defender la visión de que estos grupos estaban genéticamente relacionados"

De estos dos ejemplos, podemos darnos cuenta que en el primer caso, la evolución independiente tiene que ver con factores internos, porque los organismos parten de estructuras similares y eso genera cierta potencialidad para desarrollar los mismos caracteres. Osborn había definido esto como homoplasia, después utilizó la palabra rectigradación para referirse a ese fenómeno, que sin duda alguna podría haber sido el mismo tipo de fenómeno

que describió Scott bajo el término “paralelismo”. En cuanto al segundo caso, sobre la relación de los euriptéridos y los ostracodermos, usó la palabra paralelismo en el sentido geométrico, es decir, dos linajes que evolucionan separadamente y que convergen en sus estructuras por estar sometidas bajo los mismos medios. Por tanto, la palabra paralelismo sería un tipo de circunstancia que describe el fenómeno de convergencia. No obstante, pienso que el paralelismo de Osborn no fue del todo convergencia, incluso podría haber estado inmersa dentro de su teoría de la ortogénesis, y aunque no lo dice explícitamente, eso puede verse a través de algunos de sus escritos.

El primer uso de la palabra “paralelismo” de Osborn se localiza en un artículo de 1900, en donde habla de la relación de las faunas entre los distintos continentes durante el periodo terciario:

“Se sabe perfectamente, bajo el principio de la evolución zoológica, que en una región determinada, si se presenta una gran variabilidad suficiente en su topografía, suelo, clima y vegetación, a partir de tipos primitivos y centrales se originará mucha diversificación de fauna, de acuerdo a la *ley de radiación adaptativa*, [...] Las modificaciones que los animales experimentan en esta radiación adaptativa son principalmente de naturaleza mecánica. Éstas están limitadas por influencias hereditarias, germinales o de estirpe en cuanto a número y tipo y, por consiguiente, darán como resultado la evolución independiente de tipos similares en regiones ampliamente separadas bajo *la ley de paralelismo u homoplasia*” (Osborn, 1900, pp. 563-564; cursivas en el original).

Aquí se muestran dos fuerzas que interactúan en la producción de caracteres, una que concede adaptaciones específicas y otra que restringe la morfología hacia una senda evolutiva. También vemos que aparece la palabra “paralelismo” y la usa para describir una ley que es diferente a la adaptativa. Incluso vemos que esa “ley de paralelismo” es equivalente a la palabra homoplasia, que, como vimos anteriormente, describía la ortogénesis. En esta etapa, Osborn estaba convencido que la herencia de caracteres adquiridos actuaba como una fuerza que produce la ley de radiación adaptativa; pero,

¿qué produce la ley de paralelismo? Considérese aquí que esta ley también produce evolución independiente en organismos de “influencia hereditaria” que viven en regiones separadas.

En 1907, en un artículo titulado: *Evolution as it appears to the palaeontologist*, Osborn (1907a, p. 747) mencionó tres propuestas acerca del origen de los caracteres vía herencia. Primera: *que el origen de los caracteres tiene una dirección adaptativa desde el inicio*. Por ejemplo, las cúspides molares de los mamíferos han surgido independientemente en diversos grupos, pero dichas cúspides tienen una adaptación completa en el momento que se originan, y durante la vida, del individuo, éstas son desgastadas por el ambiente, por lo que, su transformación, nunca ha dependido de la ontogenia, ni del ambiente. Segunda: *que el origen está predeterminado por la herencia del parentesco*. Según Osborn, esta hipótesis se basa en observaciones geográficas en donde organismos relacionados de diferentes regiones del mundo, quienes no tienen la oportunidad de cruzamiento, llegan siempre a las mismas conclusiones estructurales. Por ejemplo, durante el Eoceno, las cúspides molares, del género *Equidae*, evolucionaron simultáneamente en Europa y en América. Tercera: *que esta predeterminación se debe a la similitud del potencial hereditario*. Esto no quiere decir que los animales de parentesco similar evolucionan continuamente en direcciones precisas, sino más bien que transmiten una potencialidad similar para el origen de nuevos caracteres.

Sin duda alguna, la causa que produce todos estos hechos está basada en la teoría de la ortogénesis y, como ya había mencionado anteriormente, Osborn (1905, p. 458) utilizó el término rectigradaciones para concebir el fenómeno: “un nuevo término con el que propongo caracterizar lo que en el año 1889 describí como ‘variaciones dirigidas’, éste incluye cambios que algunos escritores han descrito como ‘ortogenéticos’, pues nombran ortogénesis a la supuesta ley del cambio dirigido (usualmente en direcciones adaptativas).” Estas rectigradaciones, Osborn (1907b, p. 228) explica, son el resultado de la homología latente o potencial, “el origen de las nuevas cúspides molares que se muestran dirigidamente, destinadamente, ortogenéticamente [...] independientemente en diferentes ordenes de mamíferos, y quizás separados por innumerables intervalos de tiempo.”

Osborn (1922, pp. 137-138) no estuvo totalmente de acuerdo con el término de ortogénesis por dos motivos: en primer lugar, porque se relacionaba con las teorías de Eimer, quien estaba conectado con la idea de la herencia de caracteres adquiridos; en segundo lugar porque los primeros naturalistas en observar este fenómeno fueron principalmente alemanes como el paleontólogo Waagen, que en 1869, describía la adaptación dirigida bajo el término de “mutación.” y veinte años después Neumayr utiliza el de *Mutationsrichtung* para la tendencia continua observada en algunos caracteres, por tanto, la ortogénesis debe nombrarse como *Mutationsrichtung* (en alemán). Tomando esta consideración, Osborn muestra que la *Mutationsrichtung* es un principio que prueba que las adaptaciones surgen por factores internos:

“Personalmente he observado que este principio de *Mutationsrichtung* es especialmente dominante en el origen de los caracteres, aquí, por lo menos, no pueden aplicarse otras interpretaciones, no hay cuestión para la selección entre dos alternativas, adaptativo y no adaptativo, porque lo no adaptativo nunca ocurre, el proceso entero es adaptativo y las diferencias entre dos organismo es la rapidez y la dirección con la cual la *Mutationsrichtung* actúa” (Osborn, 1922, p. 139).

Claramente, Osborn conocía el debate entre la forma y la función, y como paleontólogo, pensaba que su disciplina podría ayudar a solucionar la controversia: “Esta gran cuña, entre la concepción de la `ley` [de predisposición] y el `azar` [en la variación], es manejada en casa por la paleontología moderna, que desde los tiempos de Aristóteles ha dividido a los biólogos en dos escuelas de opinión” (Osborn, 1912, p. 277). Para Osborn, la balanza estaba inclinada hacia la forma, porque sus *rectigradaciones* indicaban que la estructura o los factores hereditarios capacitaban el desarrollo de algunas estructuras adaptativas. Por supuesto, la ortogénesis no es la única vía que produce adaptación (pues como vimos en la sección anterior, Osborn pensó que la ontogenia, el ambiente y la selección eran las causas del fenómeno), pero como rechazó el lamarckismo, la ortogénesis era la única alternativa que explicaba la “variación dirigida” de estructuras aparentemente adaptativa. En cualquier caso, esta ortogénesis describe también la

constricción de la forma, porque si no existiera esta ley de “predisposición” (por ejemplo en las cúspides molares de los mamíferos fósiles) encontraríamos “una infinidad de orígenes variables” (Osborn, 1907b, p. 228).

El problema principal fue que Osborn no encontraba la causa exacta de las rectigradaciones, el término podría haberse usado solamente como descriptivo: “la rectigradaciones son solamente una designación para los estados tempranos perceptibles de ciertos caracteres nuevos” (Osborn, 1912, p. 250); y por otro lado, él sabía muy bien que esta causa, aunque desconocida, estaba involucrada directamente con la herencia, porque aparentemente existía una ley de control ancestral o hereditaria operando en el origen de las estructuras.

Pero, ¿el paralelismo de Osborn significó esa ley de control hereditaria, esa ley de predisposición o el intermedio entre la homología y la analogía? Osborn había utilizado el término de homoplasia para describir esta serie de fenómenos, pero una vez que reconoció que el término tenía otro significado (de acuerdo a la recomendación de Lankester, véase “la homoplasia de Osborn”), se conformó con describir el fenómeno bajo el término “rectigradación”: “El origen nuevo e independiente de las cúspides, descritas anteriormente como homoplásticas, serían descritas como rectigradaciones” (Osborn, 1907b, p. 239). Más adelante señaló que la homoplasia incluye la convergencia y el paralelismo, cuya diferencia subyacía en la relación del parentesco. De ahí, pienso que el paralelismo, definido bajo las especificaciones de “adaptaciones análogas que surgen independientemente en animales relacionados”, tiene que ver con la rectigradación para el desarrollo de estructuras adaptativas; y si la rectigradación es con respecto al origen de un nuevo órgano, por lo tanto, la adaptación producida es de un fenómeno de nivel superior, diferente a las adaptaciones producidas por los alometrones.

De aquí, es importante volver a la diferencia entre rectigradación y alometrón, vistas en la sección anterior. Los alometrones implicaban los factores externos y las rectigradaciones el factor interno. Así pues, para terminar con este análisis del concepto de paralelismo de Osborn y su concepción evolucionista, será necesario discutir las conclusiones de Osborn, en *The Origin of the Species II*, acerca de las implicaciones de las

rectigradaciones (El análisis y la discusión son más, pero las oraciones que están en cursivas son de Osborn, 1925, p. 750): *Las rectigradaciones aparentemente podrían no tener un valor adaptativo en el momento que surgen.*- Esto podría resultar contradictorio, pero muestra que las rectigradaciones se deben a un factor interno. *Las rectigradaciones participan en el surgimiento de nuevos caracteres.*- Si las rectigradaciones son la causa del origen de nuevos caracteres, y si pueden producir adaptaciones, por tanto, esas adaptaciones serían diferentes a las producidas por los alometrones, ya que éstas últimas sólo se refieren al origen de las proporciones. *Las rectigradaciones no pueden producirse experimentalmente en la ontogenia.*- Esto muestra que las rectigradaciones no se deben a una causa funcional o externa, porque el cambio estaría siendo producido en el interior del organismo. *Las rectigradaciones originan estructuras que podríamos considerar homologías.*- Es decir, que estructuras de origen independiente pueden considerarse homologías, y ahí que la rectigradación sea equivalente a su vieja concepción de homoplasia. *Las rectigradaciones surgen principalmente por la afinidad ancestral.* He aquí un enunciado que apoya mi hipótesis, porque, si por definición, el paralelismo incluye origen independiente en organismos emparentados, entonces existe una fuerza interna que propicia adaptaciones semejantes en aquellos organismos relacionados. Y por último (comillas más). *El origen de rectigradaciones similares en linajes independientes siempre origina "paralelismo" o convergencia.*- Finalmente observamos que la palabra "paralelismo" tiene el sentido geométrico, porque pone como ejemplo la evolución independiente de las cúspides molares (hipocono y cónulos) de dos organismos sin parentesco, como el *Orohippus* (de la familia de los caballos) y el *Notharctus* (de la familia de los primates). Pero, si el origen de las adaptaciones se da en un nivel superior (no en el cambio de las proporciones, sino en el origen de nuevos caracteres), entonces la rectigradación (la ortogénesis) también originaría el paralelismo.

Sobre la perspectiva de los términos de Osborn que producen la evolución por origen independiente, podemos concluir los siguientes puntos: Primero, la homoplasia de Osborn se definió como la adquisición de estructuras homólogas por evolución independiente debido a factores internos que promueven el cambio evolutivo hacia estructuras o adaptaciones específicas

(una definición parecida a la homoplasia de Lankester en el sentido estructural, pero con una explicación diferente)). Más adelante, Osborn cambió de parecer con respecto a la terminología y reconoció que la homoplasia involucraba los conceptos de paralelismo y convergencia. No obstante, nunca abandonó su opinión acerca de la “ley de predisposición”, la cual nombraría después como rectigradación. Segundo, debido a que abandonó el lamarckismo, las causas de la convergencia, para Osborn, fueron los tres factores externos de la evolución: el ambiente, la ontogenia y la selección. Según Osborn, estos factores producían adaptación, pero tan sólo eran cambios graduales en las proporciones de caracteres ya existentes. A este tipo de transformación le llamó alometrón. Tercero, el término de paralelismo de Osborn fue ambiguo, porque utilizó la palabra en su sentido geométrico, y al mismo tiempo, la describió bajo la definición de Scott. Cuarto, el concepto de paralelismo de Osborn pudo estar involucrado en una teoría rígida de la ortogénesis, ya que Osborn aseguraba que los organismos tenían una tendencia para generar caracteres adaptativos a partir de un control hereditario. Esto representaría caracteres adaptativos a otro nivel, porque las rectigradaciones implicaban el origen de nuevos caracteres, y no cambios en las proporciones como se daba en el caso de los alometrones. Así pues, aunque Osborn representó la palabra “paralelismo” para describir la evolución de organismos de linajes separados, el paralelismo se explicaba mediante un factor interno que produce adaptaciones pero a un nivel superior (es decir, no en la producción de caracteres secundarios, como el tamaño, el color, etcétera, sino el origen de nuevos caracteres), la rectigradación.

Aquí, debemos tener en cuenta una consideración importante sobre la teoría de la ortogénesis. Vimos anteriormente que la teoría de la ortogénesis de Scott (así como su explicación del paralelismo) subyace en un fenómeno de constricción. Este tipo de fenómeno, que he llamado *constricción por canalización*, indica que la estructura se limita o se canaliza a tan sólo pocas rutas de transformación, y de ahí que los organismos emparentados producen los mismos caracteres por evolución independiente. Ahora bien, ¿la ortogénesis de Osborn se explicaría por el mismo principio? En realidad, la teoría de la ortogénesis de Osborn es muy rígida, en el sentido que utiliza expresiones como “ley de predisposición”, “potencialidad de caracteres”,

“origen predeterminado”, etcétera. Pero, su versión más fuerte implicaba una dirección específica de caracteres adaptativos debido a factores internos.

Sin embargo, Osborn siempre se refirió a la ortogénesis en un sentido descriptivo, porque reconoció que la causa de estas tendencias seguía siendo desconocida. Por ejemplo, en los últimos años de su vida, Osborn llamó *aristogénesis* al proceso de adquisición de caracteres adaptativos, el cual podría llevarse a cabo por dos medios: el primero es el alometrón, cuyas modificaciones son producto de las células somáticas, y el *aristogen* (rectigradación), que tendría que surgir directamente del plasma germinal, ya que la adaptación puede estar “predeterminada por el potencial germinal de ciertos linajes”. Por supuesto, Osborn asumió un factor genético para explicar las tendencias, pero eso no significa que haya garantizado esa perspectiva: “sabemos cómo funciona la aristogénesis”, pero “no tenemos explicación o hipótesis que nos dé la respuesta de por qué funciona o cuáles son sus causas” (Osborn, 1933, p. 700). De esta manera, podemos estar seguros que Osborn reconoció la constricción de la forma como fenómeno (porque la evidencia fósil se mostraba constreñida e indicaba líneas establecidas en una sola dirección), pero al apropiarse con la idea que el origen de las estructuras tendrían un valor adaptativo y al rechazar la perspectiva de la herencia de caracteres adquiridos, pensó que la explicación residía en un factor hereditario desconocido, ya que los organismos emparentados muestran el mismo tipo de modificaciones. La defensa que puedo hacer aquí a la teoría de la ortogénesis de Osborn es que no es de tipo vitalista, o fundamentada en una evolución que estuviera guiada por un impulso divino, por el contrario, es una teoría mecanicista que descansa en hechos empíricos y que buscaba causas biológicas para la explicación de esos hechos. Incluso, ni siquiera era progresiva, porque la tendencia podía desarrollarse en cualquier dirección (por ejemplo a la reducción de un órgano).

Así pues, a lo largo de este capítulo vimos que los términos de homoplasia, paralelismo y convergencia surgieron de teorías antidarwinistas, en un mundo en donde la selección natural, apenas y se menciona (la homoplasia y el paralelismo descritos por medio de la teoría de la ortogénesis y la convergencia explicada bajo la herencia de caracteres adquiridos o bajo la interacción de diferentes factores evolutivos en el que la selección resulta ser

sólo una). De hecho, ellos siempre tuvieron el interés en los asuntos relacionados a factores internos y en la constricción de la forma, por ejemplo, Scott mencionó que las estructuras prevalecían estáticas y su dirección evolutiva se encontraba restringida; mientras que Osborn argumentó que los factores externos sólo trabajaban en el acomodo del tamaño, pero nunca en el origen de nuevas estructuras. Debido a esto, podemos decir que ambos eran formalistas, o bien, que establecían que la estructura era más fundamental que la función.

Una conclusión general radica en que el paralelismo de Scott y la homoplasia de Osborn, a través de la descripción del fenómeno de la *constricción por canalización*, proporcionaron las bases epistemológicas para el desarrollo del concepto moderno de paralelismo. Osborn y Scott elevaron la paleontología como una disciplina autónoma y fundamental que aportaba resoluciones a los grades enigmas de la teoría de la evolución. Esto me conduce a pensar en que no tardará el día en que la paleontología recupere el mundo perdido de la macroevolución, y quizá la voz profética de Scott (1896, p. 188) salga a la luz: “Cuando llegue ese tiempo, evidentemente el paleontólogo será capaz de hacer valiosos servicios incluso más que de lo que ha realizado en el pasado”.

-Capítulo 3-

Arthur Willey y el concepto de convergencia

De acuerdo con Haas y Simpson (1946. p. 331), el término de “convergencia” nace del libro *The Descent of Man* (1871) de Charles Darwin. Inspirado en las *Lecturas acerca del hombre* (1863) de Carl Vogt, Darwin escribió (cursivas mías):

“Los primeros humanos, al principio, podrían haber divergido demasiado en sus caracteres hasta llegar a ser muy diferentes entre las razas; aunque consecutivamente, según lo sugerido por Vogt, ellos *convergiaron* [converged] en sus caracteres. Del mismo modo, cuando el hombre selecciona, para un mismo objetivo, la progenie de dos especies distintas; a veces induce una considerable suma de *convergencia* [convergence], en cuanto a la semejanza” (Darwin, 1871, pp. 221-222).

Más adelante, Haas y Simpson señalan que, aunque estos hechos comprueban que la palabra “convergencia” tuvo un origen suizo (por medio de Vogt) y británico (Darwin), al parecer, la palabra tuvo mayor difusión en los académicos alemanes que en los académicos ingleses y estadounidenses de finales del siglo XIX.

De cualquier manera, recordemos que William Berryman Scott fue el primero en proponer el concepto de convergencia como evolución

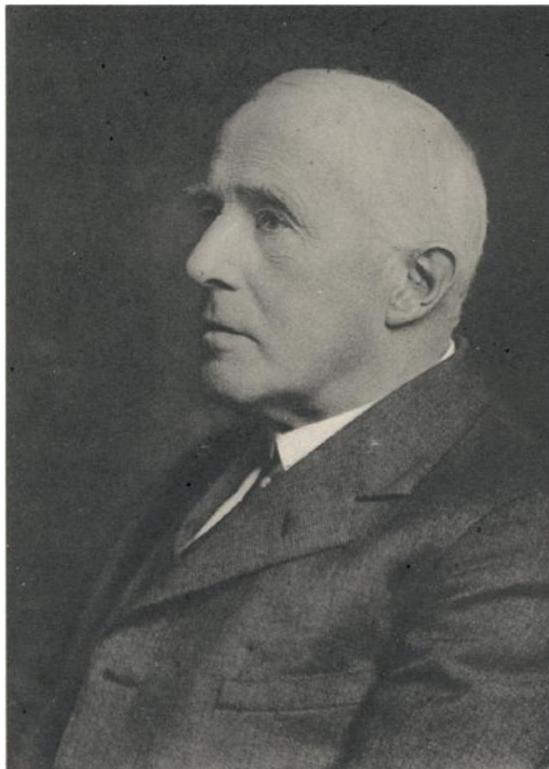


Figura 3.1. Arthur Willey (1867-1942).

independiente de linajes separados.¹³ Sin embargo, la palabra “convergencia” adquiere su significado moderno (como estructuras similares en linajes separados cuya causa se debe a la selección natural trabajando en ambientes parecidos) hasta principios del siglo XX. Y uno de los principales promotores de esta idea de la convergencia fue Arthur Willey (Figura 3.1), un neodarwinista que también utilizaría los conceptos de homoplasia y paralelismo bajo una explicación funcionalista.

Arthur Willey nació en Scarborough, Inglaterra, el 9 de octubre de 1867. Siendo hijo de un reverendo, y teniendo un gran interés en la Historia Natural cuya influencia adjudica al gran naturalista inglés, Edwin Ray Lankester, Willey entró a la *University College* en Londres en 1887. En esta universidad, cursó algunas materias como zoología, geología y botánica, y obtuvo el título de B. Sc. (Bachelor of Science) hasta 1890. En esa época (1889-1890), viajó a Messina (Italia), lugar en donde llevó a cabo una importante investigación sobre

¹³ Véase “la convergencia de Scott”, en el capítulo anterior.

el desarrollo del “anfioxo”, el cual constituyó el tema de sus primeros trabajos publicado. En 1891, pasó algunos meses en Freiburg bajo la supervisión de August Weismann, y luego se estableció durante un año en la *Estación Marina* de Plymouth y Nápoles, trabajando principalmente en el desarrollo de los Ascidiáceos.

El primer empleo académico que consiguió fue el de Tutor en Biología en la Universidad de Columbia en Nueva York durante los años de 1892 a 1894. Durante ese periodo, Willey continuó sus estudios acerca del anfioxo y completó su famoso libro titulado *Amphioxus and the ancestry of the vertebrates*, el cual le otorgó su Doctorado en Ciencias en la *Universidad de Londres*. En 1894, dejó su puesto de la *Universidad de Columbia* para entrar en la Beca Balfour (Studentship Balfour) de la *Universidad de Cambridge* en la que llevó a cabo estudios en las Indias Orientales sobre el *Nautilus*. Tiempo después, consiguió ser miembro en el *Colegio de Cristo* en donde recibió el grado de M.A. Entre los años de 1899 a 1901 dio clases en biología en la *Guy's Hospital Medical School* tomando el puesto de Minchin quien había sido designado para remplazar a Lankester como profesor Jodrell de la *University College*. En 1902, fue nombrado Director del *Museo Colombo* en Sri Lanka (antes Ceilán), después fue elegido como miembro de la *Royal Society* debido a sus numerosas contribuciones a la zoología. Durante sus ocho años de servicio en el *Museo Colombo*, hizo varias contribuciones en la historia natural de Sri Lanka, incluso fundó una revista bajo el nombre de *Spolia Zeylanica*.

Para 1909, Willey toma la dirección del Departamento de Zoología en la *Universidad de McGill* en Montreal, lugar que estuvo vacante debido a la salida de E. W. MacBride. La investigación que realizó durante ese periodo fue acerca del plancton dulceacuícola, en particular trabajo con crustáceos copépodos de los cuales dio a conocer muchas nuevas especies. También escribió dos libros de gran interés general, el primero titulado *Convergence in Evolution* en 1911. Diecinueve años después escribiría *Lectures on Darwinism*. Luego tomó la cátedra de Strathcona en 1924, pero al llegar al límite de edad, a los 65 años, en 1932 se convirtió en Profesor Emérito.¹⁴

¹⁴ Para una revisión biográfica más detallada de Willey, véase Kerr, 1943.

Los primeros estudios, que Willey llevó a cabo, estaban enfocados principalmente en la morfología y en el desarrollo de los anfioxos y las ascidias, cuyas relaciones estructurales con los vertebrados trataba de descubrir. También dedicó la mayor parte de sus estudios a los nautilus, de los cuales consiguió una gran cantidad de ejemplares, ocupando muchas de sus publicaciones; sus objetivos consistían en averiguar sus relaciones filogenéticas con otros organismos, así como también la evolución de algunas de sus estructuras fundamentales. También estuvo interesado en la evolución de los onicóforos, observando su afinidad “primitiva” con respecto a los artrópodos. De acuerdo con Kerr (1943), la principal contribución de Willey fueron sus estudios morfológicos particularmente inclinados en la historia evolutiva de la estructura animal. Esto lo llevó a inmiscuirse en la cuestión de la ancestría de los vertebrados, de esto, Willey intentaba reconstruir la evolución de las estructuras de los vertebrados a partir de las del anfioxo, la ascidia, y otros “protocordados”. Este estudio lo condujo también al problema de la evolución independiente, pues siempre mostró cierto resentimiento en que los estudios morfológicos estaban concentrados en la búsqueda de homologías más que en las convergencias, esto lo motivó a escribir su libro *Convergence*, el cual tuvo como objetivo mostrar la importancia que tenía ese fenómeno en los estudios morfológicos, tomando la perspectiva de que: “la selección natural es la causa más común en la naturaleza”. A continuación veremos más en detalle esta discusión.

Convergencia versus paralelismo

En 1911, Arthur Willey, en su tratado *Convergence in evolution*, defendía una postura totalmente diferente con respecto al tema de la evolución independiente. Para Willey, el concepto de convergencia fue un concepto dominante que incluía algunas subcategorías como el mimetismo, la homoplasia y el paralelismo. La convergencia, para él, expresaba la acción de la selección natural para formar las mismas configuraciones fenotípicas en grupos que no tienen afinidad genética. Una de sus grandes aspiraciones fue mostrar que la convergencia era un fenómeno común, tan importante como el

concepto de homología, y que estaba siendo subordinada por la mayoría de morfólogos quienes se inclinaban a estudiar las homologías sin tener en cuenta la posibilidad de la evolución independiente.

La discusión comienza en el verano de 1911, después de que Willey mandara el manuscrito del libro de *Convergence* para su impresión. En ese momento, se topó con un artículo que le atrajo inmediatamente su atención, el autor era Henry Fairfield Osborn, el título era *Homoplasy as a law of latent or potential homology*.¹⁵ Willey estuvo interesado en las conclusiones de Osborn, y observó que sus definiciones (convergencia, paralelismo y homoplasia) no coincidían con su perspectiva sobre los modos operativos de la evolución: “Desafortunadamente, en lo que no estoy de acuerdo con Osborn es en la cuestión de la terminología. He usado la palabra convergencia en un sentido más amplio que incluye hábitats, funciones, estructura y fisiognomía; yo espero que, después de considerar bien las cosas, esta aplicación sea ampliamente aceptada” (Willey, 1911, pp. x-xi).

Como vimos anteriormente, en sus primeros escritos, Osborn utilizó el término de homoplasia como una subcategoría del concepto de homología, por lo que lo separa de los conceptos de convergencia y paralelismo, los cuales están incluidos en una categoría más general de analogía. Lo interesante de esta clasificación es que Osborn tomó en cuenta que la convergencia y el paralelismo se ubicaban dentro de los fenómenos que corresponden a la analogía, a diferencia de la homoplasia que poseía un aspecto más inclinado hacia la homología.¹⁶ Willey observó que existía cierta confusión en los términos de Osborn, pero además aseguró que dichas definiciones no mostraban algún indicio de las relaciones reales entre los diferentes organismos, precisamente porque su aplicación resultaba ambigua. Más adelante, afirmó que los conceptos de analogía, convergencia, paralelismo y homoplasia de Osborn, eran tan sólo grados de un mismo término general (la convergencia), y que el concepto de analogía de Osborn era bastante pobre, de tal manera que resultaba difícil adjudicarle alguna aplicación real.

¹⁵ Véase la homoplasia de Osborn en el capítulo anterior.

¹⁶ Aunque, como vimos anteriormente, después Osborn cambia de opinión sobre el manejo de los términos.

De acuerdo con Willey, el término “morfología”, el cual implica la cuestión de la “morfogenia” (o el origen de las formas), ha tenido un significado más relacionado con la afinidad de herencia que con la evolución independiente. Muchos de los objetivos que se han llevado a cabo en esta disciplina, han sido principalmente sobre el seguimiento de homologías cuyos propósitos recaen directamente en conocer las relaciones consanguíneas entre los diferentes grupos. En pocas palabras, “la morfología trata acerca de la evolución de formas y órganos dentro de los límites de un tipo determinado”, mientras que “la filogenia también hace esto, y mucho más, porque contiene la tarea casi imposible de seguir el linaje de los tipos primarios” (Willey, 1911, p. 9). Sobre esto, menciona que el criterio de homología es muy difícil de definir y sus límites están basados en los de la convergencia y viceversa; de hecho los estudios morfológicos han dependido de esta dualidad, pero la prioridad de las explicaciones morfológicas no ha sido equitativa: “La distinción entre la morfogenia convergente y la normal [de homología] ha dominado a lo largo de la literatura biológica; sin embargo, creo el hecho de que, hasta este momento, la equidad de intereses, las cuales se asocian a los dos ramas de la materia, no ha sido reconocido de una manera adecuada” (Willey, 1911, p. 11).

El problema de la morfología comparada, Willey afirma, es que el origen de los caracteres tiene dos vías. Por un lado tenemos que se debe a la herencia común, y por otro que se debe a la convergencia. La tarea del morfológico es aprender a distinguir entre estas dos explicaciones, las cuales es muy independiente de las consideraciones acerca de las relaciones evolutivas entre los animales. La morfología claramente cae en dos divisiones, la morfogenia convergente y la morfogenia normal u homogenética. La morfogenia convergente generalmente ha sido subordinada, y no es aceptada como un argumento *a priori*; en otras palabras, la explicación del origen de las estructuras morfológicas por convergencia no ha sido considerada como una opción primordial en los estudios morfológicos. En cambio, la morfogenia homogenética es la alternativa que comúnmente utilizan los morfológicos la cual consiste en el reconocimiento de verdaderas homologías, y los caracteres que no se les pueden atribuir como homologías, a veces se explican por la “mera convergencia”: “Parece que entre los morfológicos hay más satisfacción en mostrar la genealogía que en noventa y nueve demostraciones de

convergencia. Personalmente, tomo la perspectiva que ambas [...] divisiones de la morfología son igualmente importantes” (Willey, 1911, p. 53).

Pese a lo anterior, pienso que más que una igualdad entre estas alternativas de explicaciones morfológicas, Willey claramente trata de resaltar el fenómeno de convergencia como un proceso autoritario en la evolución. La cuestión subyace en que intentaba abordar todos los ejemplos posibles de la evolución independiente, pero no a la manera en cómo los habían emprendido Scott y Osborn, sino más bien lo hace en un sentido estrictamente funcional, en donde no existen barreras de constreñimiento como límites de la expresión fenotípica, incluso él utiliza estos ejemplos para contrarrestar las visiones antidarwinistas que se habían formulado en el tema de la evolución independiente. Por este motivo, Willey introduce una visión darwinista en esta discusión, la cual implica poner a la convergencia como un término primordial en las explicaciones evolutivas y que, al contrario de las visiones formalistas que vimos anteriormente, subordina el concepto de paralelismo para darle un giro total a su significado original (es decir, al paralelismo de Scott). La disputa no sólo fue directamente contra la homología, sino también contra el concepto de paralelismo de Scott (o la homoplasia de Osborn).

La convergencia de Willey

Según Willey, muchas de las formas han llegado independientemente a las mismas conclusiones estructurales y funcionales en diferentes organismos, por ejemplo, muchos de los animales de hábitats nocturnos han desarrollado en el ojo una pupila que, cuando ésta se contrae ante la entrada de luz, toma la forma elíptica vertical o elíptica horizontal. La pupila del gato es vertical durante el día, pero no en otros felinos como el leopardo, el jaguar, el león y el tigre que tienen una pupila normal circular. Entre los anfibios, los géneros, *Rana*, *Bufo*, *Rhacophorus* la forma de la pupila es vertical, mientras que *ixalus* es la excepción con una pupila horizontal. En los reptiles el geco (*Gekkonidae*) presenta también una pupila vertical, al igual que la mayoría de las serpientes, a diferencia del género *Dryophis* que tiene una pupila horizontal muy pronunciada. Entre los mamíferos de pupilas horizontales se encuentran el

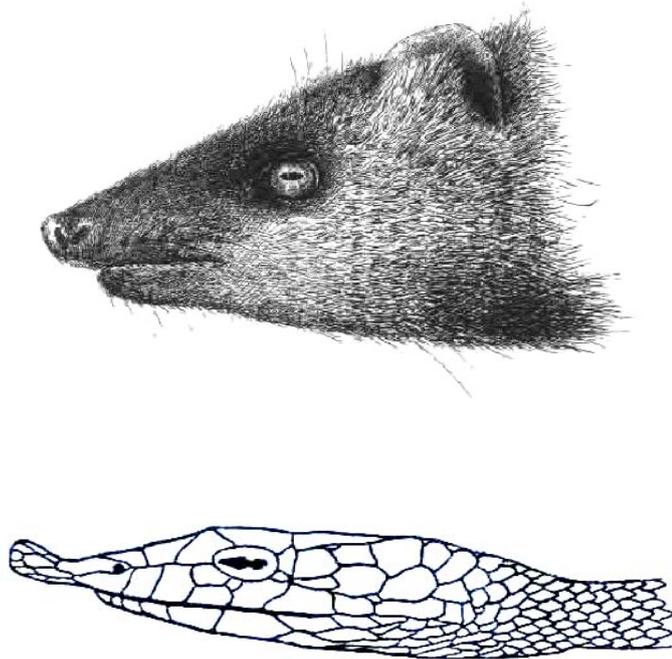


Figura 3.2. Convergencia de la pupila en forma horizontal, en *Dryophis* y *Herpestes*, según Willey (Tomado de Willey, 1911).

caballo, el camello, el toro, la oveja, la suricata (*Suricata*), el meloncillo (*Herpestes*), etcétera (véase figura 3.2).

Mismos hábitats, Willey afirma, pueden producir formas idénticas en diversos organismos, pero también hay algunas otras causas que pueden producir convergencia. Él habla de tres funciones principales para la vida animal, el metabolismo (nutrición, respiración y excreción), la reproducción y la neuración. Estas funciones pueden producir un arreglo similar en los sistemas orgánicos, por ejemplo, el cerebro ha evolucionado independientemente en algunos organismos de diferentes linajes: el cerebro de las hormigas podría ser comparable con el cerebro de los mamíferos, pero no son homólogos, porque los mecanismos que llevan a cabo su funcionamiento son independientes. Con respecto a la respiración, los animales han experimentado una gran variedad de alternativas estructurales para llevar a cabo la función de la obtención del oxígeno, como la respiración cutánea, las branquias, los pulmones, las tráqueas (en insectos), etcétera. Así pues, podemos constatar que la preservación se debe a un buen funcionamiento fisiológico, y no solamente como consecuencia del ambiente: “Estos diferentes métodos de respiración no

son simplemente adaptaciones al ambiente, sino que son adaptaciones que se mantienen constantes en la evolución y son independientes del ambiente” (Willey, 1911, pp. 139).

Willey sostuvo que existían muchas alternativas para la convergencia, y que cada uno de los ejemplos tenían sus diferentes grados de intensidad. Los más comunes, de acuerdo con él, son el mimetismo y la homoplasia. Citando a Wallace, el mimetismo lo define como “una forma de similitud protectora en el que una especie es casi semejante a otra con respecto a la forma externa y [particularmente] en el color, con el objetivo del engaño, aunque las dos especies no logran estar realmente emparentadas y en ocasiones éstas pertenecen a distintas familias u órdenes” (Wallace, citado en Willey, 1911, pp. 53-54).

La coloración de advertencia es lo más destacado del mimetismo y, por lo general, estos colores indican, a los depredadores, que el organismo es venenoso o que tiene un sabor desagradable, aunque una variante puede ser que algunos organismos no venenosos imiten los colores de alguna especie venenosa. También puede haber organismos crípticos, es decir, que sus características los ayudan a desaparecer en el ambiente (por ejemplo, los insectos que parecen hojas o ramas de los árboles de alrededor, etcétera). De acuerdo con esto, el tipo de similitud, en el mimetismo, es sólo externa y visible, y nunca se extiende a los caracteres internos.

Entonces, el mimetismo involucra todos aquellos aspectos superficiales en la forma animal, que surgen constantemente en diversos animales en los distintos hábitats. En pocas palabras, es una “convergencia fisiognómica entre dos o más especies de animales”, a diferencia de la homoplasia que, de acuerdo con Willey, es un tipo de convergencia más profunda que depende de lo estructural o lo interno. Más adelante, señala que existe todavía una tercera vía de convergencia, la cual se designa por la evolución paralela. Este tipo de convergencia que llama “paralelismo”, se refiere a las rutas evolutivas que avanzan independiente en dos linajes, que pueden llegar a una semejanza similar debido a los mismos hábitos funcionales (Willey, 1911, p. 57).

Tomando estas consideraciones sobre los grados en los cuales la convergencia se puede desenvolver, podríamos preguntarnos ¿a qué se debe la similitud en las estructuras si no es por la propagación de la herencia? De

acuerdo con Willey (1911, p. 51): “hay alguna propiedad primaria de la materia viva en la cual las fuerzas moldeadoras de la naturaleza han estado trabajando durante tiempos inmemorables”; pero exactamente ¿qué es esa fuerza moldeadora que opera en la producción de estas estructuras morfológicas? Hablando de algunos organismos que imitan la forma de hojas, él responde: “En estos casos se podría suponer que la *selección natural* ha tomado ventaja de una estructura previamente existente; la esencia de la forma de hoja, que se presenta como un carácter genérico, se va fijando antes de su establecimiento actual de semejanza estrecha” (Willey, 1911, p. 67; cursivas mías). Es decir, que la selección natural escoge, entre las variantes, aquellas variaciones que surgen de manera fortuita, así que se van fijando gradualmente hasta obtener resultados sorprendentes como la imitación de una hoja. Considerando el mimetismo, Willey hace un ataque hacia la influencia del medio como motivador del surgimiento de estas variaciones, porque si no hubiera una selección de caracteres llamativos, entonces la ventaja adaptativa se presentaría inmediatamente en los organismos, pero esto no es el caso: “las similitudes y las asociaciones entre insectos apetecibles y desagradables son difíciles de explicar bajo la teoría del tropismo, al menos que supusiéramos que estos caracteres hubieran surgido por convergencia ordinaria antes de que la ventaja fuera tomada por selección natural” (Willey, 1911, p. 56). Por otro lado, él entendía perfectamente que algunos efectos del mimetismo también podrían resultar en contra de la teoría de la selección, porque la selección reducía la variación y el cruzamiento la amplificaba, por lo que, al no ser la variación tan abundante, la selección entraría como una causa secundaria del proceso evolutivo:

“El efecto de la constante repetición de tales variaciones numerosas como se presentan, durante generaciones, en los animales de forma de hoja como el Lepidóptero y Ortóptero, es un testimonio que persiste en contra de la verdad del ‘Darwinismo’, en la medida en que, de acuerdo a la teoría darwiniana, estas variaciones se deben tanto a la fijación por selección natural como a la abundancia por entrecruzamiento” (Willey, 1911, pp. 60-61).

La cuestión es que si la selección natural fija las variaciones favorables para la supervivencia, en este caso habría una reducción de la variación, incluso a tal grado de llevar a la especie a la extinción, a menos que se produzca más variación en las poblaciones, pero si la producción de variación es más frecuente que su fijación, habría un problema en el surgimiento de nuevas variables adaptativas; para contrarrestar este argumento, Willey propone que la selección también estaría favoreciendo en mantener cierto grado de variación para la supervivencia de la propia especie:

“Cualquiera que sea la respuesta [...] puede ser que la selección natural esté interesada en conservar las variaciones para el beneficio de la especie, y no para el origen de nuevas especies” (Willey, 1911, p. 61).

Así pues, aunque la selección natural es el medio más importante para producir convergencia, Willey (1911, pp. 67-68) consideró que podría haber convergencia de caracteres sin selección, y esto debido a procesos contingentes: “La semejanza que estos animales poseen con la hoja es selectiva, y las que poseen por accidente es una convergencia”. Los casos en la semejanza del plumaje entre las aves y las líneas longitudinales en algunos mamíferos (por ejemplo, los juveniles del cerdo salvaje, el tapir y el ciervo ratón), “en todos esos casos la convergencia es independiente de la selección”.

En conclusión, hemos visto que Willey utilizaba la palabra convergencia como un término general y dominante que abarcaba todos los casos posibles para la evolución independiente. Sin embargo, las implicaciones de esta perspectiva recaen directamente en la definición general que él hace sobre el fenómeno de convergencia: “El término convergencia es aplicado a las similitudes entre los animales que no se deben a la relación directa o a la afinidad genética; en otras palabras, que no son derivadas por herencia a partir de ancestros en común, sino que resultan a partir de la adaptación independiente funcional para fines similares” (Willey, 1911, p. 52). Esta definición contiene dos elementos importantes para discutir: En primer lugar, el origen independiente es un fenómeno que se debe a la similitud de funciones. Por lo tanto, esta perspectiva rechaza toda consideración de la constricción de

la forma como un fenómeno que también implica la evolución de estructuras por independencia. En segundo lugar, como la convergencia se debe a la selección natural, la cual produce adaptaciones o funciones fisiológicas elementales; por tanto, la selección se impone como un mecanismo dominante sin restricción que opera constantemente en la configuración de la estructura orgánica.

La homoplasia de Willey

Como se había señalado anteriormente, la homoplasia de Willey (1911, p. 57) es una subcategoría de la convergencia en la cual se incluye todos aquellos casos en los que se observa una semejanza más estrecha de “estructura” en los diferentes organismos, a diferencia del mimetismo que sólo se expresa en los caracteres exteriores o superficiales. Entonces, la homoplasia son “tales coincidencias de forma y función”, las cuales podemos apreciar en algunos mamíferos marsupiales que tienen la misma configuración comparándolos con la de algunos mamíferos placentarios, la de algunos mamíferos arborícolas como la musaraña arborícola (*Tupaiaidae*) con respecto a la ardilla común (*Sciuridae*), o la semejanza de algunos mamíferos insectívoros voladores como el lémur volador (*Galeopithecus*) y la ardilla voladora (*Pteromys*).

Considerando que, para Willey, la homoplasia es una convergencia asociada a la semejanza estructural y funcional de los caracteres, podemos preguntarnos: ¿sería considerada la homoplasia de Willey el equivalente de la homoplasia de Osborn? Quizá la respuesta reside en el origen de la palabra “homoplasia” de Lankester. Willey era muy consciente de las implicaciones teóricas y semánticas de la palabra original de “homoplasia”. El sustento de esta afirmación recae directamente en el hecho de que Willey le dedica el libro de *Convergence* a Lankester: “Para Sir Lankester, [...] veinte años han transcurrido desde que publiqué mi primeras notas bajo tu guía, y dieciséis años desde que hice un gran esfuerzo por regresar temporalmente y para dedicarte un ejemplar, [...] si hubo una razón, ahora debe haber dos razones para asociar tu nombre con la naturaleza de este libro”. Ahora bien, podemos

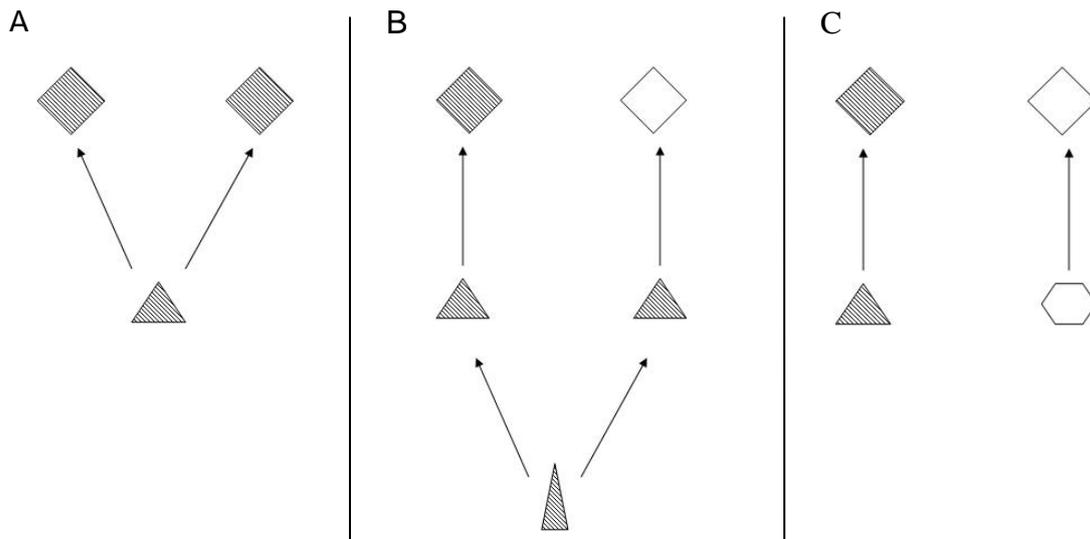


Figura 3.3. Esquema que representa los distintos modos de similitud en la evolución de las estructuras orgánicas. Las estructuras ancestrales se encuentran en la parte inferior; las estructuras de los descendientes en la parte superior; el cambio evolutivo se representa por el cambio de la forma; la coloración representa la relación hereditaria o la afinidad genética. De acuerdo con Willey: A) es la homología, B) es la homoplasia y, C) es el paralelismo. Obsérvese que B y C son dos explicaciones de la convergencia. El caso de B es una convergencia que parte de estructuras similares u homogénicas. El caso de C es una descripción de la convergencia que se basa en el sentido geométrico: dos líneas que evolucionan independientemente.

recordar que Lankester usaba el término “homoplasia” en un sentido general para expresar todos los casos del origen independiente, pero explicó un caso de homoplasia en el cual las estructuras semejantes se desarrollaban a partir de estructuras similares u homólogas. Por otro lado, vimos que Osborn al percatarse de esto, difundió un concepto de homoplasia relacionado a la teoría de la ortogénesis (pues los organismos de grupos afines originaban estructuras homólogas independientemente debido a factores internos). Por consiguiente, Willey también consideró el asunto de la homología como el factor inicial, pero en vez de observar cierto constreñimiento de la forma en cuanto al origen independiente, propuso que “las fuerzas moldeadoras” estarían trabajando de manera parecida a partir de estructuras homólogas (véase figura 3.3 B).

Por ejemplo, Willey (1911, p. 107-108) dice que si comparamos la molleja de algunos peces *Teleósteos* con la molleja de las aves, aunque podíamos postular que son órganos homólogos, en realidad serían órganos homoplásticos, porque han tenido modificaciones similares a partir de una estructura homóloga. La estructura homóloga es la división pilórica del

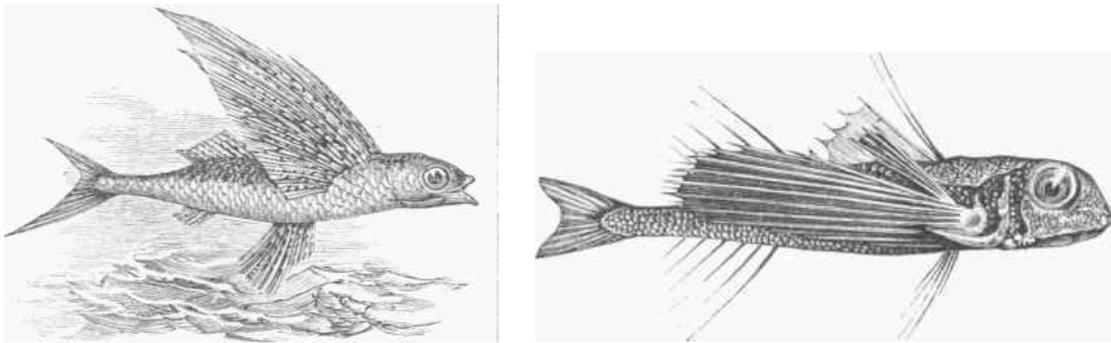


Figura 3.4. Izquierda *Exocoetus*, a la derecha *Dactylopterus*. De acuerdo con Willey, las aletas pectorales, que son homólogas, se desarrollaron de una manera similar debido a las mismas fuerzas funcionales.

estómago de los vertebrados, y el órgano homoplástico es la molleja. La homoplasia de Willey es entonces un grado de convergencia que parte de materiales semejantes. Una convergencia general sería la molleja de las lombrices y de algunos moluscos, porque la modificación hacia la molleja entre anélidos y vertebrados, no comienza de una estructura homóloga, sino que evolucionan de manera independiente al llevar a cabo una función específica.

Otro ejemplo sería la comparación de las aletas pectorales en algunos peces voladores como *Exocoetus* (de la familia de Scomberesocidae) y *Dactylopterus* (de la familia Triglidae). Las aletas pectorales, en estos organismos, se les considera estructuras homólogas; sin embargo, la configuración estructural que adquirieron posteriormente (aletas muy desarrolladas) se debe a la convergencia y no a la propagación directa de la herencia (Figura 3.4); mismas funciones pueden desarrollar configuraciones parecidas a partir de órganos homólogos:

“Esos órganos estrictamente homólogos, como las aletas pectorales de Teleósteos, se modifican de una manera virtualmente idéntica para llevar a cabo una función especial y excepcional, por lo tanto, esa transformación no es homogenética sino homoplástica. Estos típicos ejemplos sirven para ilustrar una de las manifestaciones más

interesantes de la convergencia, llámese, la modificación homoplástica de estructuras homogenéticas” (Willey, 1911, p. 89).

El contraejemplo sería el caso de la comparación entre las alas de las aves y la de los murciélagos, porque, de acuerdo con Willey, aunque las alas, de ambos organismos, tienen la misma eficacia para llevar a cabo el vuelo, es decir, que estos órganos muestran una total equivalencia funcional, y siendo que son estructuras estrictamente homólogas, podemos observar que su transformación, en cada una de sus partes, es completamente diferente. Por ejemplo, en las alas de los murciélagos, los dígitos se alargan y se forma una membrana, mientras que en las alas de las aves, los dígitos se reducen.

Este ejemplo muestra, a diferencia de la aleta pectoral de los peces voladores, que los órganos homólogos no necesariamente deben de terminar en una configuración semejante, y que el proceso de selección natural, buscando el punto funcional más eficaz, termina por construir estructuras que poseen el mismo armazón orgánico. Como podemos percatarnos, no hay constreñimientos en la forma para Willey, solamente estructuras de partida que evolucionan hacia los mejores puntos adaptativos. La homoplasia de Willey es un concepto positivo, creador e innovador, y no un concepto limitador o restrictivo como lo fue para Osborn.

El paralelismo de Willey

He tratado de mostrar a lo largo de este capítulo que el término “paralelismo” surgió como un concepto que describe el fenómeno de *constricción por canalización*. Willey estuvo consciente de las raíces estructuralistas de este concepto, pero notó que había cierta ambigüedad en su significado, así como en su uso. Aunque, estuvo consciente que el paralelismo podría resultar el antagónico de la convergencia, supuso que no habría contradicción si definimos correctamente el término: “pronto aclararemos de qué manera la convergencia no es incompatible con el paralelismo” (Willey, 1911, p. 57). Desde luego, no hizo ningún esfuerzo por atenerse a la definición original de Scott, más bien tomó el significado geométrico de la palabra y lo explicó

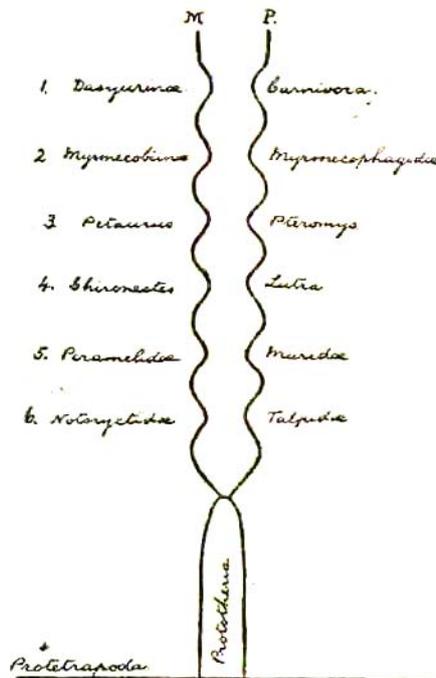


Figura 3.5. Paralelismo con convergencia en mamíferos. M. Mamíferos marsupiales. P. Mamíferos placentarios. Los números representan los diferentes hábitos. 1. Carnívoros. 2. Comedores de hormigas. 3. Voladores. 4. Nadadores. 5. y 6. Cavadores. Según Willey, ambos grupos compartieron un ancestro en común, después divergieron, de tal manera que, al pasar el tiempo, fueron adquiriendo caracteres parecidos "paralelamente" por convergencia. Nótese que este concepto de paralelismo es totalmente diferente al propuesto por Scott, y tiene un sentido geométrico (Tomado de Willey, 1911).

tomando ejemplos de organismos de linajes totalmente separados. Lo hizo de tal manera, que el sentido del concepto de paralelismo (por ejemplo, el de Scott), perdió todas las características fundamentales para señalar la constricción. Ahora el paralelismo quedó como un concepto que describía un tipo de convergencia (véase Figura 3.3 C).

Willey dedicó el capítulo seis para tratar acerca de la divergencia y el paralelismo; él pensaba que estos dos fenómenos actuaban en diferentes tiempos para producir similitud estructural por convergencia. La divergencia es el factor primario que conduce a los organismos hacia una senda totalmente distinta a partir de un mismo punto de salida. Una población, de organismos emparentados, puede empezar a dividirse en dos líneas separadas, cada una de estas adquiere adaptaciones específicas de tal manera que se van alejando una de otra hasta seguir su propia línea evolutiva. El paralelismo es el factor secundario que se observa en dos linajes cuando recorren su propia ruta evolutiva después de haber divergido. Así pues, podemos hablar de

paralelismo junto con la convergencia, porque mientras que esos dos linajes han avanzado lo suficiente para divergir, llega un momento en el que éstos van adquiriendo la misma configuración fenotípica debido a que se encuentran en situaciones ambientales parecidas, y son paralelas, porque vemos que las dos linajes han llegado independientemente en un tiempo y en un espacio diferente.

Un ejemplo de evolución paralela en morfología funcional, sería la evolución del cerebro en moluscos y la de los vertebrados. Según Willey, tomando en cuenta que algunos moluscos como los cefalópodos han desarrollado independientemente un alto grado de cefalización que los vertebrados, podríamos decir que estos grupos en algún momento compartieron un ancestro en común, pero a partir de ese punto en común éstos se separaron y fueron avanzando en líneas independientes y “paralelas”, hasta desarrollar sus propios cerebros.

De acuerdo con Willey, quizá el mejor ejemplo, en donde se pueden observar el principio de divergencia, convergencia y paralelismo, es aquel modelo que vemos en la serie paralela de los mamíferos marsupiales con los mamíferos placentarios (véase figura 3.5). Con respecto al diagrama de Willey, observamos que los mamíferos, marsupiales y placentarios, compartieron un ancestro en común, después ambas líneas divergen formando linajes paralelos, al pasar el tiempo, los grupos que los componen adquieren “paralelamente” ciertos caracteres particulares por convergencia (señalado en líneas ondulatorias), los cuales son seleccionados para fines determinados (numerados en el esquema) como hábitos carnívoros, comedores de hormigas, voladores, cavadores, etcétera.

Pero, ¿a qué grado podría llegar el poder de la convergencia por caminos paralelos? Muchos naturalistas, como Gaskell, habían pensado que el sistema nervioso central de apendiculados era homólogo con respecto al de vertebrados, incluso habían observado cierta correspondencia espacial en cada una de las partes que los componen. Willey (1911, p. 82) comenta que cualquier fisiólogo podía darse cuenta de la estrecha correspondencia admitiendo su verdad de homología, y no como un caso de convergencia

Apendiculados (invertebrados segmentados)	Vertebrados (vertebrados craneados)
1.-El ganglio supra-esofágico da origen a los nervios de los ojos y a las anténulas, estos son, los nervios ópticos y olfatorios.	1.- Del cerebro, propiamente dicho, surgen los nervios ópticos y olfatorios.
2.- Las comisuras circumesofágicas conectan el ganglio cerebral con el ganglio infraesofágico y con los cordones ventrales.	2.- <i>Crura cerebri</i> , filamentos de fibras en cada lado del infundíbulo, conectando la región del cerebro superior con la región inferior de la médula oblonga y el cordón espinal.
3.- El ganglio infraesofágico y los cordones ventrales del ganglio segmental se forman en pares. Cada par de ganglios da origen a los nervios de su propio segmento, los motores y los sensoriales; teniendo la función de la ingesta de la comida, la respiración y la locomoción.	3.-La región del cerebro medio, la médula oblonga y el cordón espinal; de estos surgen una serie de nervios arreglados segmentalmente, los cuales, como en invertebrados, dan origen a los nervios que gobiernan la masticación, la respiración y la locomoción.

Tabla 1. Cuadro de Convergencia en la estructura del Sistema Nervioso Central entre Apendiculados y Vertebrados.

(véase tabla 1). Tomando en cuenta esta especial coincidencia, él se pregunta ¿por qué no podemos considerar ambas estructuras tan complejas como un caso de convergencia? Willey responde que no debemos estar tan seguros de la explicación convergente, por un lado, porque el infundíbulo (en vertebrados) y el esófago (en apendiculados) no tienen funciones equivalentes; por el otro, porque se ha mostrado que el infundíbulo tiene una correlación topológica espacial con otros caracteres “primitivos”, como el conducto neuroentérico anterior en protocordados, los cuales son muy diferentes a las del esófago. Pese a esto, más adelante comenta que no deberíamos ceder ante las explicaciones de la función y que debemos mantener la posibilidad que esto pudiera ser un caso de convergencia fisiológica, y si esto fuera así, entonces tendríamos que replantearnos la importancia de la convergencia en la morfología, porque la estructuración de los elementos morfológicos podrían ser casos de evolución independiente y no de homologías:

“Lo que podría parecer un brillante descubrimiento de afinidad [de herencia] morfológica, en realidad podría ser una brillante demostración del relegado e interesante fenómeno de convergencia morfológica; la estrecha identidad, entre formas que pertenecen a

diferentes linajes, muy probablemente, o como prefiero decir, muy acertadamente, se debe a la convergencia” (Willey, 1911, p. 169).

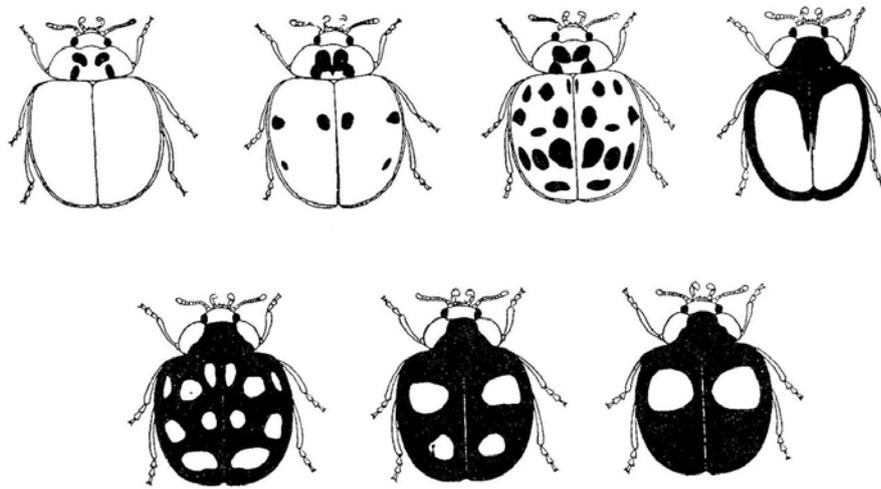
En conclusión, Willey propuso una convergencia más general la cual abarcaba diferentes fenómenos de similitud independiente: El primero es el mimetismo que era una similitud superficial y externa de la estructura. El segundo es la homoplasia, que fue un tipo de similitud más estrecha cuyas estructuras podrían haber evolucionado a partir de estructuras homólogas. Sobre esto, es preciso señalar que, aunque puede mencionarse como un tipo de constricción por canalización, la estructura no dirige el cambio aquí, más bien, es la causa externa o funcional la que guía esas modificaciones semejantes. El tercer caso es el paralelismo, que tiene un sentido geométrico, es decir, líneas paralelas representadas por dos linajes que evolucionan independientemente y que adquieren las mismas formas. Es evidente que este concepto de paralelismo, nada tiene que ver con el concepto original de Scott el cual se representa por el fenómeno de constricción por canalización. Por otro lado, Willey trató de mostrar que el fenómeno de convergencia tenía una alta prioridad para los estudios morfológicos, que incluso podría ser igual o incluso más importante que la homología (y de aquí es que contradice la constricción por preservación del tipo). La convergencia no es un factor subsidiario en la morfología sino dominante. Lo interesante de este argumento es que, al estar pendiente de los términos de los naturalistas de la época, tuvo la necesidad de sacar todos los conceptos morfológicos para interpretarlos bajo una teoría funcionalista basada en la teoría de la selección natural: “hasta el momento ningún otro trabajo, del cual yo esté conciente, se ha tratado a la convergencia como un fenómeno general y positivo que tenga la misma importancia que la ortogénesis o la morfología normal” (Willey, 1911, p. 170). Como podemos observar, también estaba conciente de las teorías antidarwinistas. Aquí, aprovecha la ocasión para dar un golpe fuerte a las definiciones de Scott, reprochando los excesos de la formulación de leyes en los fenómenos de la evolución independiente, las cuales carecen de pruebas contundentes para la investigación científica:

“Se habrán dado cuenta que, durante el resto del libro, no se ha formulado ninguna ley de ortogénesis y de convergencia [...] El hecho de que ninguna de las leyes de convergencia [...] pueda establecerse en la actualidad es una de las mayores esperanzas para el futuro de la morfología [...] Si tuviéramos que proponer leyes, no serían naturales, sino dogmáticas [...] Apenas un criterio general de la homología estricta puede mencionarse, la cual tendría que pasar por una reexaminación crítica. Abandonemos las leyes y el criterio [de homología] hasta que se dejen de ocultar los hechos tal como son [...] El progreso de la morfología depende de la sustitución de ideas, más que la promulgación de leyes” (Willey, 1911, pp. 169-171).

Así pues, la importancia de Willey para la posteridad subyace en el hecho de que su concepto de convergencia adquiere la estructura básica del concepto moderno de convergencia. Define el término de homoplasia como un tipo de homología que se produce independientemente, pero a diferencia de Osborn, Willey piensa que la causa es la selección natural trabajando en órganos homólogos. Incluso yendo más allá, propaga el concepto de paralelismo en su sentido geométrico, el cual fue muy bien recibido por la mayoría de los darwinistas que ignoraban el hecho y la importancia de constricción de la forma para la teoría de la evolución.

SEGUNDA PARTE

SÍNTESIS FORMALISTA VERSUS SÍNTESIS FUNCIONALISTA



-Capítulo 4-

Richard Goldschmidt, Otto Schindewolf y la síntesis formalista

Durante los años de la síntesis moderna, hubo una serie de personajes que no estuvieron de acuerdo con la perspectiva de la genética experimental de Morgan, ni con la genética de poblaciones de Fisher; ya que ese tipo de genética sólo se enfocaba en la transmisión directa de los genes a las siguientes generaciones, con la simple observación de los caracteres fenotípicos a través de los experimentos con cruces, sin asumir el efecto de esos genes durante el desarrollo embrionario (relación lineal entre genotipo-fenotipo). A esos escépticos podemos reconocerlos como antidarwinistas, en el sentido que no admitían que la selección natural era el factor más importante de la evolución. Más bien creían que factores internos debían ser los principales medios que controlaban la evolución y, en vez de argumentar acerca de procesos desconocidos de la herencia, ellos intentaban reconciliar lo encontrado en las investigaciones de la genética del desarrollo con las demás disciplinas del conocimiento biológico como: la morfología, la biogeografía y la paleontología. Uno de los personajes más conocidos, quien mantenía ese punto de vista unificador, es uno a quien especialmente se le asocia con las palabras “el monstruo esperanzado”, Richard Goldschmidt (Figura 4.1).

Richard Goldschmidt, de ascendencia judía, nació en Frankfurt am Main, Alemania, el 12 de abril de 1878. Inició sus estudios universitarios en la



Figura 4.1. Richard Goldschmidt (1878-1958).

Universidad de Heidelberg a la edad de dieciocho años para inscribirse en las clases del zoólogo Otto Bütschli y el veterano anatomista Carl Gegenbaur. Puesto que en ese entonces muchos estudiantes alemanes tenían la opción de cambiarse a otras universidades, en 1898, Goldschmidt decidió trasladarse a la Universidad de Munich. Una vez ahí, fue invitado como asistente de laboratorio por Richard Hertwig, quien al igual que Gegenbaur, fue uno de los principales discípulos de Ernst Haeckel. Esta trayectoria muestra claramente, por un lado, que Goldschmidt tuvo una educación basada en la vieja tradición morfológica alemana y, por otro, que sus trabajos estaban enfocados en la histología y la embriología. Por ejemplo, en sus inicios, Goldschmidt llevó a cabo un trabajo sobre la ontogenia del trematodo *Polystoma integerrimum*; después hizo una descripción de la anatomía del anfiexo y realizó un reporte sobre el desarrollo del sistema nervioso del nematodo *Ascaris*; sobre éste último, escribió un libro que fue muy popular en Europa, y aunque hubo una traducción al inglés, éste no tuvo el mismo éxito en los Estados Unidos. Desde 1911, Goldschmidt

trabajó con los fenómenos de la herencia, especialmente en el problema de la determinación sexual de la mariposa nocturna *Lymantria dispar*. Este estudio no fue fácil, puesto que le costó veinte años de investigación y consistió desde realizar una laboriosa colecta de mariposas nocturnas en distintas partes del mundo, especialmente en Japón, hasta hacer una comparación genética y fenotípica de las cruces entre las diferentes variedades de mariposas tanto de las europeas como de las asiáticas. Por ejemplo, estas mariposas nocturnas poseen un claro dimorfismo sexual, y al estarlas cruzando entre las diferentes variedades geográficas, podemos observar caracteres intermedios en ambos sexos, a estos les llamó grados “intersexuales”. Para explicar este fenómeno, Goldschmidt supuso que se debía a una regulación de la cantidad de sustancia producida por los genes. Estos hechos dieron origen a un nuevo estudio que Goldschmidt llamó “la genética fisiológica”, la cual estuvo encargada de estudiar el efecto de los genes sobre el fenotipo durante el desarrollo embrionario. Sobre esto, bien señalan Gould (1982, p. xviii) y Dietrich (2003, p. 69) que, durante esa época, mientras que la mayoría de los genetistas estaban interesados en la localización de genes responsables de los caracteres, Goldschmidt puso mayor atención en la función del gen, es decir, en su efecto sobre el desarrollo embrionario de los organismos.

Desde 1914, Theodor Boveri y Carl Correns habían fundado el departamento de biología en el Instituto Kaiser Wilhelm en Berlín, y para liderar los estudios sobre genética, ellos invitaron a Goldschmidt. Esa plaza la ocupó hasta 1935, ya que la persecución de científicos judíos llevada a cabo por los nazis lo obligaron a abandonar el continente, refugiándose en los Estados Unidos. Una vez ahí, se desempeñó como profesor en la Universidad de California en Berkeley, hasta que se jubiló. Fue precisamente en Berkeley donde prestaría atención al estudio de la mosca *Drosophila*. En 1940, como culminación de una serie de escritos, principalmente uno que le sirvió para la conferencia de Silliman en Yale, Goldschmidt publicó su obra más conocida, *The Material Basis of Evolution*. En este libro, Goldschmidt propuso su propia perspectiva acerca de los procesos microevolutivos y macroevolutivos, argumentando que las explicaciones de la genética clásica sólo pueden abarcar el nivel microevolutivo, es decir, sólo el origen de las variedades de una especie; en cambio, la macroevolución, o el origen de las especies o

categorías taxonómicas más elevadas, debería comprobarse por un proceso genético distinto. Aquí propone que los cambios cromosómicos como la translocaciones o las inversiones podrían tener un papel fundamental en la evolución, a este tipo de transformaciones, Goldschmidt les llamó “mutaciones sistémicas”. De acuerdo con Goldschmidt, cualquier cambio genético por muy pequeño que fuera, desencadenaría una serie de transformaciones durante la ontogenia del individuo, si el producto resultante es funcional en el momento que se origina, este paso sería el inicio de una nueva forma, esto es exactamente a lo que llama el “monstruo esperanzado”. Entonces, la macroevolución se explicaría como modificaciones pequeñas en el material genético que podían desencadenar cambios significativos durante el desarrollo embrionario, o como un arreglo cromosómico que tiene grandes efectos en la ontogenia de los individuos, y no simplemente como una extrapolación de los cambios diminutos de la transformación química de genes individuales, así como postulaban los genetistas de poblaciones. Así pues, cabe destacar que Goldschmidt estuvo en contra de las explicaciones de la herencia de la genética clásica, incluso al grado de poner en duda el concepto de gen como partícula (es decir, que los genes son entidades discretas que contribuyen en la transmisión de una sola característica), proponiendo más bien una visión holística del cromosoma siendo éste la principal unidad de la herencia; sobre esta teoría, en 1955 escribiría un libro titulado *Theoretical Genetics*. Después de los años cuarenta, Goldschmidt se empezó a interesar en las mutaciones homeóticas descritas por Bateson, principalmente en experimentos con la mosca *Drosophila*, y creyó que este tipo de mutaciones poseía un papel importante en la evolución.¹⁷

Goldschmidt sobresalió debido a sus estudios en biología los cuales abarcaron una gran diversidad de temas, desde la morfología, la biogeografía, la genética, hasta la evolución. Sin embargo, sus ideas acerca de la macroevolución causaron gran polémica entre algunos miembros de la comunidad científica de la época, particularmente de la estadounidense. Las propuestas duramente criticadas fueron esencialmente dos: primero,

¹⁷ Para una revisión bibliográfica más extensiva, véase su autobiografía en Goldschmidt, 1960. también puede consultarse, Gould, 1982 y Dietrich 2003. Para una revisión sobre los estudios de Goldschmidt con respecto a las mutaciones homeóticas, véase Dietrich, 2000.

Goldschmidt sostuvo que la evolución debía originarse por saltos y no por evolución gradual y, segundo, él cuestionó la teoría clásica del gen, es decir, al postulado que afirma que la herencia está regulada por genes particulares que transmiten individualmente un carácter. Él sugirió que los cromosomas forman una unidad de la herencia por sí misma y con regiones alélicas bien definidas, y que las mutaciones o cambios de los caracteres se debían al reacomodo de posición de las partes de los cromosomas. Pese que en su tiempo estas propuestas fueron contempladas con gran seriedad, una vez consumada la síntesis moderna, Goldschmidt se ganó la desaprobación de sus ideas, incluso generándose sobre él una mala reputación como biólogo evolucionista.

Desafortunadamente, la versión comúnmente contada en la historia de este debate, es que Goldschmidt permaneció aislado al proponer explicaciones erróneas de la genética y que los darwinistas proporcionaron una mejor explicación de los procesos evolutivos al unificar distintas disciplinas apoyadas en la genética mendeliana. No obstante, a veces la manera en la cual contamos la historia puede llevar hacia perspectivas equivocadas con respecto a los hechos que realmente sucedieron durante una época determinada. En pocas palabras, veremos que Goldschmidt no estaba solo. Antes que nada, es necesario mencionar que Goldschmidt venía de una tradición muy bien establecida en la ciencia alemana, la cual conocemos como la morfología trascendental; ésta tuvo sus raíces en el movimiento literario y científico del siglo XIX conocido como *Naturphilosophie*.¹⁸ Para finales de ese siglo, existe una gran influencia de Ernst Haeckel, pero quizá lo que destaca de Haeckel es precisamente que sus estudios están basados en la embriología y su relación con la evolución (véase Oppenheimer, 1967). Todo lo anterior indica que Goldschmidt creció alrededor de una ciencia que le daba mayor importancia a las explicaciones formalistas que a las funcionalistas, y en donde los fenómenos de la embriología recibían mayor atención. Este fue el camino que Goldschmidt tomó durante toda su carrera y, al estarse convirtiendo en una personalidad científica, su trabajo pudo influir directamente en muchos teóricos evolucionistas tanto nacionales como internacionales.

¹⁸ Para una revisión más detallada de la *Naturphilosophie*, véase Ochoa y Barahona, 2009.

Por ejemplo, en Estados Unidos, el grupo de trabajo de William Castle del Instituto Bussey de la Universidad de Harvard, al estar investigando acerca de los efectos de la pigmentación del pelaje, estuvo interesado en los trabajos de Goldschmidt acerca de la función del gen; cabe resaltar que Sewall Wright, durante sus estudios de doctorado, perteneció a este grupo de trabajo, de hecho conoció personalmente a Goldschmidt, pues él se encontraba temporalmente refugiado en los Estados Unidos durante la primera guerra mundial, realizando de ese modo una estancia en el Instituto en el año de 1915. Ambos se llevaron muy bien, y pasaron largas horas de charla, quizás durante esas pláticas pudieron haber intercambiado sus puntos de vista acerca de la relación entre la genética, la fisiología y la evolución (Richmond, 2007, p. 186; Provine, 1986, p. 92). Como fuera, Wright estuvo interesado y fue muy acomedido con las ideas de Goldschmidt durante su carrera profesional y, aunque no estuvo de acuerdo en muchas de sus interpretaciones, él intentó integrar las mutaciones homeóticas dentro de su teoría del “equilibrio movedizo” argumentando que éstas podían tener efectos importantes en la evolución pero no necesariamente tenían que conducir al origen de nuevas especies (Dietrich, 2000, pp. 744-745). De hecho, Goldschmidt recuerda con gratitud el recibimiento de Wright: “quien criticó mi trabajo objetivamente y quien se ha acercado mucho a mis perspectivas” (Goldschmidt, 1960, p. 324).

En Inglaterra, a principios del siglo XX, podemos constatar que no todos los científicos estuvieron apegados al funcionalismo. Las teorías formalistas de William Bateson y D'Arcy Thompson dieron paso a una tradición para la ciencia británica. Por ello, algunos biólogos británicos simpatizaron con la visión fisiológica del gen de Goldschmidt, entre ellos destacan J. H. S. Haldane, Julian Huxley y Conrad Hal Waddington. Como hemos visto, es evidente que Haldane tuvo una perspectiva pluralista de la evolución y, aunque la influencia de Goldschmidt no es tan directa, él lo cita en sus primeros trabajos sobre genética. Con respecto a Julian Huxley, quien acuñó el término de “síntesis moderna”, es importante destacar que él estuvo interesado con en el trabajo de Goldschmidt sobre la importancia de la función del gen en el desarrollo. Richmond (2007, p. 189) comenta: “es evidente que Huxley estuvo



Figura 4.2. Otto Schindewolf (1896-1971).

influido profundamente con la representación dinámica de la genética de Goldschmidt, y de hecho buscó publicitar y extender su programa de investigación en Inglaterra”. Por otro lado, Waddington, quien ha sido reconocido como uno de los grandes embriólogos de mediados de siglo XX, aunque reprochó ampliamente las ideas de Goldschmidt sobre la embriología, también reconoció su trabajo y que, al igual que Huxley, pudo haber estado muy influido por sus ideas (Richmond, 2007, pp. 187-195).

Incuestionablemente, Goldschmidt tuvo un gran apoyo en Alemania. Sobre este asunto será indispensable tratar con uno de los personajes más importantes de la paleontología alemana de mediados del siglo XX, y no solo porque congenió con las ideas de Goldschmidt, sino también porque quiso llevar a cabo una síntesis de la evolución antidarwinista al conjuntar la genética del desarrollo y la paleontología, me refiero al paleontólogo Otto Schindewolf (Figura 4.2). Por supuesto, las ideas de Schindewolf merecen una atención especial para este trabajo, especialmente porque analiza los conceptos de paralelismo y convergencia bajo una visión estructuralista.

Otto Heinrich Schindewolf nació en Hanóver, Alemania, el 7 de junio de 1896; comenzó a estudiar paleontología en la Universidad de Gotinga y consecutivamente se fue a la Universidad Marburgo bajo la tutela de Rudolf Wedekind, obteniendo su grado doctoral en 1914. Schindewolf obtuvo reconocimiento general por sus trabajos en la bioestratigrafía de ammonites y corales del noreste de Bavaria; esto le dio la oportunidad de dar clases en la Universidad de Marburgo hasta que, en 1927, viajó a Berlín para ocupar un puesto en el Instituto Geológico Prusiano, siendo su director en 1933. Al terminar la segunda guerra mundial, en 1947, fue profesor de paleontología en la Universidad de Humboldt en Berlín, aunque poco tiempo después consiguió una cátedra en Geología y Paleontología en la Universidad de Tubinga hasta 1964, y fungió como su director durante los años de 1956 y 1957. Schindewolf fue uno de los paleontólogos más importantes e influyentes de la paleontología alemana durante el periodo posterior a la segunda guerra mundial; editor de varias revistas profesionales y miembro de varias sociedades científicas alemanas.¹⁹

Uno de sus logros más reconocidos fue la publicación de *Cuestiones básicas de la paleontología* en 1950, el cual, de acuerdo con Reif (1993), se volvió en un clásico de la literatura de la paleontología alemana durante dos décadas. Reif (1993) cuenta que el libro de Schindewolf fue el único en tratar el tema de la evolución y, debido a que hubo pocas traducciones de la paleontología anglosajona y poco interés en la evolución en general (por ejemplo, sólo hubo una traducción del libro *Tempo and Mode in evolution* de Simpson, el cual era raramente consultado), éste se convirtió en uno de los libros más leídos y básicos para los paleontólogos de habla alemana. No obstante, lo que cabe resaltar de su libro, es que Schindewolf desarrolló una teoría macroevolutiva fundamentada en el cambio evolutivo por saltos y canalización, donde el papel de la selección natural era secundario.

De hecho, la relación entre Goldschmidt y Schindewolf, va más allá del simple rechazo al darwinismo. Por ejemplo, Reif (1993, pp. 439-440) comenta que la genética, desarrollada por Goldschmidt, llamó mucho la atención de Schindewolf, y aunque no está documentado si ellos se conocieron en persona

¹⁹ Para una revisión bibliográfica más extensa véase Seilacher, 1972. También puede consultarse, Reif, 1986 y Reif, 1993.

o si discutieron sus ideas, es un hecho que Schindewolf se sintió apoyado por los trabajos de Goldschmidt. Sobre esto, Reif (1986, p. 118) asegura que Schindewolf intentó llevar a cabo una teoría sintética de la evolución al tratar de unir la genética y la paleontología. Por ejemplo, Schindewolf escribió: “Podría asumirse con certeza que las leyes, postuladas por la genética y la fisiología del desarrollo, han sido válidas tanto en el pasado como en el presente. De aquí, las deducciones a las que hemos llegado en la paleontología es que ésta no debe ser contradictoria a los resultados y los hechos que se establecen en otras disciplinas, más bien, esos descubrimientos deberían ser complementarios al pensamiento de la paleontología” (Schindelwolf, 1993, p. 5).

Ahora bien, debemos tener en cuenta que estos hechos muestran que Goldschmidt estuvo apoyado por varios científicos de distintas disciplinas, de tal modo que ambicionó una síntesis antidarwinista en la cual se descartaba el gradualismo y la plasticidad evolutiva, proponiendo más bien una evolución saltacional y constreñida. Por ejemplo, en *The Material Basis of Evolution*, Goldschmidt escribió: “El panorama general de la evolución, que resulta de estas consideraciones, está en armonía con los hechos de la taxonomía, la morfología, la embriología, la paleontología y de los nuevos avances de la genética. A partir de ahora no será posible seguir sosteniendo la teoría neodarwinista de los genetistas” (Goldschmidt, 1940, p. 397). Y más adelante, en *Theoretical Genetics*, después de citar distintos trabajos que lo apoyan (en el que se incluye los de Wright), añadía que “se ha visto, por lo tanto, que el número de evolucionistas, que toman en cuenta esta perspectiva con seriedad, ha incrementado y, de hecho, la han tratado de incorporar a sus propias ideas” (Goldschmidt, 1955, p. 491).

En conclusión, durante esta época bien podría haberse desarrollado una síntesis entre distintas disciplinas bajo una teoría formalista la cual es diferente a la que todos conocemos bajo el nombre de la síntesis moderna, porque relegaba el papel de la selección natural a un punto secundario. ¿Podríamos hablar aquí de una perspectiva bipartita de la forma y la función en los años de la síntesis? Es evidente que existían estudios genéticos, biogeográficos y paleontológicos que se inclinaban a favor de las explicaciones formalistas, por ejemplo, Goldschmidt por el lado de la genética y la

biogeografía, y Schindewolf por el lado de la paleontología. Pero al mismo tiempo, había estudios genéticos, biogeográficos y paleontológicos que se inclinaban a favor de las explicaciones funcionalistas. Dobzhansky con la genética, Mayr con la biogeografía y Simpson con la paleontología. Pero ¿por qué un bando ganó con respecto al otro? La respuesta a la pregunta del porqué se rechazó la perspectiva de Goldschmidt quizá subyace en algo que va más allá de lo que proporcionan los hechos de la naturaleza y de los descubrimientos posteriores, más bien ésta podría descansar en los estudios sociales de la ciencia y en las cuestiones historiográficas.²⁰

A continuación veremos, por un lado, las ideas fundamentales de Goldschmidt con respecto a los mecanismos que propone para explicar la evolución, particularmente de su ensayo de 1933 para la conferencia de Silliman (que es el primer manuscrito de su idea principal) y de su libro *The Material Basis of Evolution* de 1940. La importancia de este personaje, además de lo que ya hemos mencionado, recae en que fue el principal difusor del formalismo evolutivo que circuló a mediados del siglo XX, y no sólo eso, pues comparto el punto de vista de Gould (2004, p. 494-495) de que Goldschmidt figura como el representante del formalismo más general, pues une dos teorías básicamente estructuralistas, el saltacionismo y la ortogénesis. Además, a través de estas teorías, Goldschmidt concibe dos fenómenos de la constricción de la forma, la *constricción del tipo* y la *constricción por canalización*, las cuales son importantes para reconocer los conceptos de homología y paralelismo en su sentido moderno.

Por el otro lado, veremos la teoría del tipostrofismo de Schindewolf, en especial, analizaremos el libro *Cuestiones básicas de la paleontología*, y sus conceptos de paralelismo y convergencia. Observaremos que el concepto de paralelismo de Schindewolf estuvo justificado en la teoría de la ortogénesis y que fue una descripción de la constricción por canalización. Mientras que su concepto de convergencia era una especie de paralelismo actuando en líneas más distanciadas. La importancia de este personaje recae en que sustentó una visión estructuralista de la evolución pero interpretada por la evidencia fósil. Además, veremos que el análisis de la perspectiva de Goldschmidt y

²⁰ Sobre esta discusión, véase en detalle el capítulo 6.

Schindewolf, nos ayudará a replantearnos el contexto histórico de lo que llamamos la síntesis moderna, quizá reflexionando en los sesgos historiográficos que se han postulado, así como también, comprender que hubo una pluralidad de ideas y no hechos restrictivos debido al surgimiento de nuevas disciplinas. Pero quizás sea más importante comentar que las ideas de Goldschmidt y de Schindewolf nos ayudarán a comprender una visión alterna u opuesta a las de la síntesis moderna, y de esa manera, notaremos que el destino de los conceptos de paralelismo y convergencia dependió de esos diferentes enfoques epistemológicos, y éste será nuestro principal objetivo.

La base material de la evolución de Goldschmidt

En 1933, se leyó un artículo en la reunión de la *American Association for the Advancement of Science* en Chicago, titulado “Some aspects of evolution”, el genetista Richard Goldschmidt confesaba sus dudas acerca de los procesos evolutivos explicados por los darwinistas en todos los niveles de la jerarquía taxonómica. Haciendo una analogía con la confesiones sacramentales y citando al gran genetista William Bateson, como un apóstata de la evolución gradual, Goldschmidt escribió: “Debo confesar que he sido culpable de este pecado desde hace quince años, aunque la balanza de mis reflexiones siempre ha oscilando entre el escepticismo y el optimismo y, permanece aún así” (Goldschmidt, 1933, p. 540). Por un lado, seríamos escépticos de la afirmación de que la genética de poblaciones nos proporciona las herramientas adecuadas para entender la evolución en diferentes niveles; pero, siendo optimistas, reconoceríamos un nuevo método de la genética que hace un mayor énfasis en el efecto de los genes en el desarrollo embriológico de los individuos; este método nos daría la llave para entender el surgimiento de categorías taxonómicas elevadas, incluyendo el origen de las especies.

Considerando el lado escéptico y optimista, Goldschmidt, en su libro *The Material of Basis of Evolution* (1940), escribió que existían dos niveles evolutivos, la microevolución y la macroevolución. La microevolución es el primer nivel de la evolución, y corresponde a los cambios observados en los organismos de una misma especie, o subespecies; en cambio la

macroevolución es un nivel más elevado, y corresponde al origen de las especies o categorías taxonómicas más elevadas. Con respecto al planteamiento darwiniano, los estudios de la genética de poblaciones muestran que los nuevos caracteres, que se integran a una población, pueden seguirse matemáticamente bajo la observación cuidadosa en el laboratorio. Un carácter surge como una pequeña mutación en grupo minoritario de individuos dentro de una población hasta que se vuelve cada vez más abundante en la población debido a los efectos de la selección. Con base en esto, cabría preguntarse ¿este hecho observado por los genetistas de poblaciones puede explicar la evolución en todos sus niveles? En otras palabras, ¿la macroevolución no sería otra cosa más que una extensión a mayor escala de la microevolución? De acuerdo con Goldschmidt, hubo una malinterpretación de esta idea, porque se supuso que la genética de poblaciones solucionó los problemas que tenía la teoría de la selección natural; pero, según él, no es lo mismo hablar del origen del color del pelo de los conejos a hablar del origen de una pluma, una escama o incluso de un grupo taxonómico como los perisodáctilos o los mamíferos. Por lo tanto, Goldschmidt sugería que no debíamos dar conclusiones definidas sino hasta tener en cuenta lo sugerido en las otras disciplinas que toman en cuenta la macroevolución: “El campo de la macrotaxonomía no es tan accesible al genetista, o sólo lo es en un grado muy limitado. Es aquí donde el paleontólogo, el anatomista comparativo y el embriólogo tienen supremacía”. Pero además “hay otro campo que ha sido descuidado casi completamente en las discusiones evolutivas; llámese, la embriología experimental” (Goldschmidt, 1940, pp. 5-6). Sin duda alguna, Goldschmidt fue el pionero en esta nueva disciplina, en ella trataba de entender el vínculo entre lo hereditario y su relación con los procesos desencadenados durante el desarrollo embriológico. Con todas estas armas, Goldschmidt lanzó un nuevo desafío al darwinismo concluyendo que los procesos de la microevolución son diferentes a lo que se explicarían en la macroevolución.

Microevolución.- De acuerdo con el punto de vista darwiniano, el origen de las especies se puede explicar a partir del aislamiento de algunos de los individuos de una población ancestral; éstos, a través del tiempo, adquirirían pequeñas diferencias debido a que estarían expuestos a distintas presiones selectivas, como el clima, el alimento, la comida, etcétera; esta especiación es

gradual, por lo que se asume que podrían encontrarse formas intermedias entre las variedades de la población. En otras palabras, lo que asumimos como subespecies, razas o bien variedades dentro de una misma especie, no serían otra cosa más que especies incipientes que están a punto de diferenciarse. Sin embargo, al revisar detalladamente las especies diferenciadas, encontramos que entre éstas no existen formas intermedias, es decir, las especies se encuentran separadas unas de las otras por caracteres bien establecidos. Por ejemplo, Goldschmidt observó que haciendo una revisión detallada de la histología de las especies de nematodos *Ascaris lumbricoides* y *Ascaris megalocephala*, aunque consideradas como muy emparentadas y con ciertas similitudes, se puede comprobar que tienen diferencias significativas en todas las células de su cuerpo. Por otro lado, al observar las especies de mariposa nocturna *Lymantria dispar*, *Lymantria mathura* y *Lymantria monacha*, tomando en cuenta que pueden compartir la misma área geográfica, que tienen costumbres muy parecidas y que ponen huevos en los mismos árboles, no obstante, difieren en un grado amplio en cuanto la forma del ala, el aparato genital, el tamaño, las diferencias entre sexos (véase figura 4.3); y que las orugas poseen distintas marcas, diferente color del cuerpo, pelo, etcétera.

Y tomando en cuenta esto, podemos preguntarnos ¿qué es una especie? Darwin se enfrentó a este problema en *El Origen*; él postuló que los naturalistas tenían cierta dificultad para identificar a las especies a partir de las distintas variedades de una población en un amplio rango de ocupación geográfica, por lo tanto, concluyó que las subespecies o razas deberían de interpretarse como líneas de individuos que podían dar origen a una especie bien diferenciada. Sobre este punto de vista, Goldschmidt afirma que “no hay motivos para concluir que el aislamiento de subgrupos, dentro de una especie, conlleva a la formación de otras categorías más que las de la variación geográfica ordinaria y continua” (Goldschmidt, 1940, pp. 136).

Para probar que el origen de las variedades geográficas poco tiene que ver con el origen de las especies, Goldschmidt utiliza el término de *Rassenkreis* y lo define como “una serie de formas típicas o subespecies diferentes que se encuentran en distintos puntos dentro de un rango geográfico de una especie, que en ocasiones puede mostrar un orden típico en sus caracteres en el caso de que se acomoden geográficamente” (Goldschmidt, 1933, p. 540). Existen

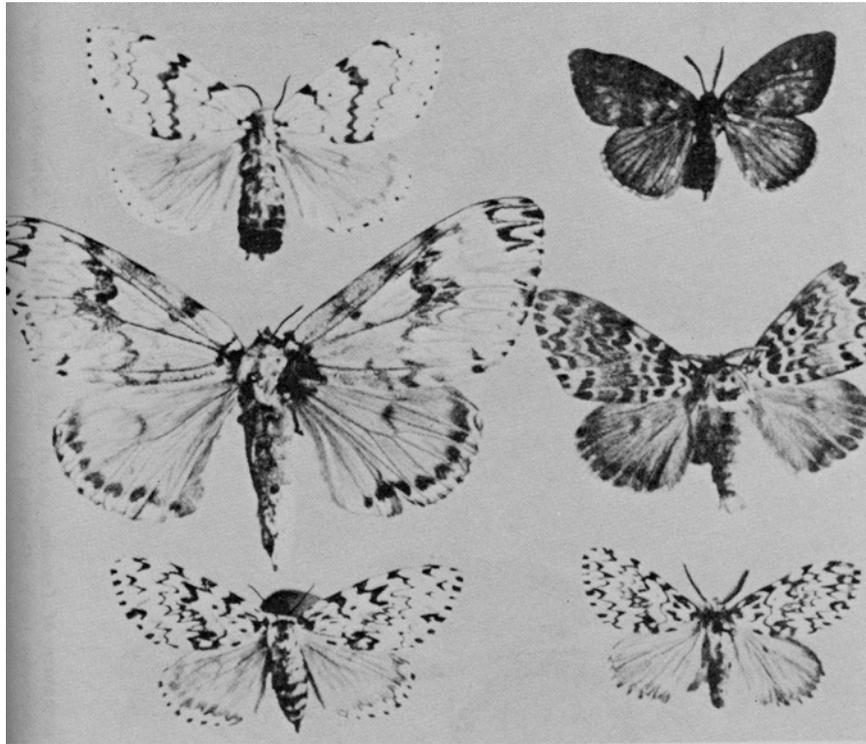


Figura 4.3. Los individuos de la izquierda son hembras, los de la derecha son machos. Arriba *Lymantria dispar*. En medio, *Lymantria mathura* (subespecie japonesa). Abajo *Lymantria monacha* (Tomado de Goldschmidt, 1940).

algunas diferencias entre el término de Rassenkreis de Goldschmidt con respecto al término de *clina* de Julian Huxley. El concepto de *clina* de Huxley se refiere a que las variedades de formas de una especie pueden formar una cadena diferencial continua a lo largo de una zona geográfica, es decir, que si tomamos una variedad de un extremo y la comparamos con la otra variedad del otro extremo, veremos ciertas diferencias significativas; un modelo evolutivo puede asumir que esas formas intermedias entre un gradiente y otro, pudieron haber desaparecido y, por lo tanto, tenemos dos especies diferentes en los dos extremos. Aun así, el concepto del Rassenkreis de Goldschmidt es diferente y posee una carga teórica sumamente interesante. El Rassenkreis implica que las diferentes variedades, pese a que son muy semejantes, se encuentran en zonas geográficas distintas; además de que ningún miembro de un Rassenkreis puede ocupar el mismo territorio de otro, es decir, tienen sus áreas bien delimitadas, aunque hay ocasiones en que éstas pueden tener contacto y, por lo tanto, mezcla por reproducción. Pero quizás lo más

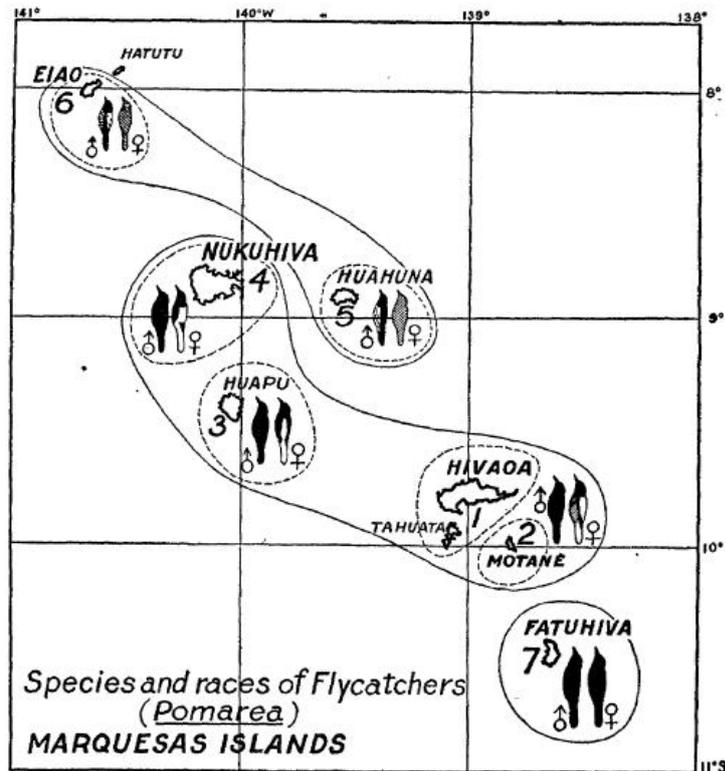


Figura 4.4. Mapa de la distribución de diferentes especies y subespecies de papamoscas del género *Pomarea* de las islas Marquesas. En el mapa se muestra que las especies isleñas se delimitan por una línea oscura, mientras que las subespecies por las líneas interrumpidas. En cuanto el patrón del plumaje, el blanco representa el blanco, el negro lo negro y el rayado representa el café. Obsérvese que la distribución representa un discontinuo, ninguna clina, sino una diversificación no adaptativa dentro de un Rassenkreis (Tomado de Goldschmidt, 1940).

importante es que un Rassenkreis no forma una línea continua, sino que forma una disposición tipo tablero de ajedrez; en otras palabras, cada variedad de la especie tendría un área bien definida de tal manera que no es necesario formarlas en una disposición lineal y gradual, ya que cada una de ellas está especializada a los distintos ambientes de la zona geográfica de manera discontinua (Figura 4.4).

“El concepto de Rassenkreis muestra que también las razas se pueden extender en diferentes direcciones sobre un área extensa, cuya disposición sería como un tablero de ajedrez y, que descartaría una disposición lineal de los caracteres geográficos variables. En nuestro paradigma las formas [de mariposas nocturnas] del Japón no están

vinculadas por una cadena de intermedios con las formas del norte y las del sur de Europa. Aunque con las de las islas japonesas encontramos una cadena típica o gradiente de caracteres definidos intraespecíficos que se extienden del noreste al suroeste. En este caso, es obvio que esta formación de disposición de cadena está relacionada con el ambiente, de tal manera que la dirección de la cadena coincide con la cadena de las condiciones climáticas” (Goldschmidt, 1940, p. 65).

Así pues, Goldschmidt se pregunta, ¿las diferencias intraespecíficas son adaptaciones? Sobre esto aconseja tener un poco de cuidado, porque si consideramos que las variaciones se deben a las presiones selectivas de los microambientes como el grado de luminosidad o que estén sujetos a los mismos depredadores, él dice que realmente no estamos tomando en cuenta los factores reales que determinan su existencia, por ejemplo, Goldschmidt afirma que los verdaderos enemigos de las mariposas nocturnas son las bacterias, los virus o las larvas que se alimentan de sus huevos. Más bien, muchas de estas diferencias tendrían su explicación dentro de los procesos fisiológicos, o bien, con la aclimatación de esos distintos ambientes, y no de una herencia directa. No obstante, las variedades de un Rassenkreis se pueden adaptar a las distintas condiciones locales siempre y cuando dicha adaptación se encuentre en los límites de lo que consideramos la especie; sobre este fenómeno, Goldschmidt indicó, podría bien postularse todo lo que se ha dicho sobre la evolución darwiniana, es decir, de la genética de poblaciones, pero, podríamos considerar algo más en cuanto a la formación de las variedades.

Como se había comentado anteriormente, un Rassenkreis implica la concepción de una variación distribuida geográficamente a manera de un tablero de ajedrez, en otras palabras, las variedades se propagarían en distintas direcciones de la zona geográfica formando un mosaico; esto involucra la existencia de grandes espacios entre una variedad y otra. Tomando en cuenta lo anterior, el origen de estas variedades no tendría que ser necesariamente gradual, y si no es gradual, por lo tanto, no sería adaptativa. Más bien, el modo de diferenciación intraespecífica sería un modelo

de adaptación oportunista, es decir, que las adaptaciones que poseen, no se originaron en el lugar en donde habitan, ni por la acción de las causas externas como la selección de ligeros cambios evolutivos, sino que éstas surgieron como formas “preadaptativas”, estructuras que encontraron por fortuna un ambiente preciso para explotar. Por supuesto, Goldschmidt menciona que la selección es importante aquí, pero sólo interviene como el paso decisivo que permite el rechazo o la aceptación de aquellas formas que se introducen en los nuevos ambientes colonizados.

Sobre todo lo anterior, Goldschmidt concluye que el postulado acerca de que el origen de las variedades geográficas, de algún modo, explique el origen de las especies por medio del aislamiento geográfico y reproductivo, y que de esta manera también se pueda explicar el origen de las demás categorías taxonómicas, resulta totalmente incorrecto por lo observado en los estudios de la biogeografía de la mariposa nocturna, ya que las diferencias entre las especies están muy bien marcadas, y las variedades dentro de una misma especie no proporcionan caracteres significativos que vayan más allá de los límites de la especie. Por ello, Goldschmidt postuló que era necesario buscar una alternativa que nos explicara las verdaderas causas de la macroevolución:

“Por debajo de este nivel, la microevolución ha tenido poco significado para la evolución [...] Por consiguiente, las subespecies no son en realidad, ni especies incipientes ni modelos que representen el origen de las especies. Son más bien callejones sin salida que se diversifican dentro de la especie. El paso decisivo en la evolución, el primer paso hacia la macromutación, el paso de una especie a otra, requiere otro método evolutivo que el de la mera acumulación de la microevolución” (Goldschmidt, 1940, p. 183).

Macroevolución. Puesto que la macroevolución necesita ser explicada por un mecanismo diferente al propuesto por la genética de poblaciones, la solución estaría encaminada en la genética fisiológica, es decir, en aquella disciplina que se encarga de entender los efectos genéticos durante el desarrollo embrionario. Según Goldschmidt, el problema al que nos enfrentamos en la embriología se deriva de la observación de que “los

procesos del desarrollo individual están tan cuidadosamente entretejidos y acomodados tan ordenadamente en el tiempo y el espacio que el resultado típico sólo es posible si el proceso del desarrollo entero, en cualquiera de los casos, se prolonga y se lleve a cabo bajo la misma base material”, en otras palabras, el desarrollo está tan bien coordinado, que sólo se puede concebir un proceso ligado entre cada una de las partes; por supuesto, dicha sincronización está regulada por los genes: “la acción de los genes que controlan el desarrollo, se entiende como un trabajo de control de las reacciones de las velocidades dirigidas, propiamente sincronizadas una con respecto a la otra, de tal modo que garantiza que el mismo evento siempre ocurra al mismo tiempo y en el mismo lugar” (Goldschmidt, 1933, p. 543).

Ahora bien, ¿qué pasaría si existiera una mutación o cambio de aquellos genes que controlan el desarrollo? Goldschmidt responde que los cambios genéticos pueden ocasionar cambios en las velocidades de una o muchas reacciones, por lo tanto, habría una perturbación de los procesos coordinados que se desenvuelve durante el desarrollo embrionario y, dichas desviaciones dependerán del grado de alteración, del tiempo en que se efectúa durante el desarrollo y los órganos o partes vitales que se estén afectando durante el orden de los cambios, aun más “si el cambio de una sola reacción, o de un grupo de reacciones, es tan grande, de tal manera, que evite una integración mayor con otras reacciones vitales, entonces se perturbará el desarrollo del sistema entero y, por tanto, tendremos una mutación letal” (Goldschmidt, 1940, p. 268). Según Goldschmidt, la letalidad de esta modificación dependerá mucho de la etapa en la que ésta se efectúa, porque si es en la etapa final, los efectos quizás sean locales y no serán tan devastadores para el desarrollo normal del individuo, pero si estos se originan en la etapa temprana, será probable de que el individuo tenga efectos drásticos. Es por eso que la mayoría de las mutaciones son malignas, porque causan una modificación letal para el orden complejo de interacciones que se llevan a cabo durante la formación del individuo. No obstante, Goldschmidt pensó que estos cambios súbitos y discontinuos podrían ser la clave para una buena explicación de los procesos macroevolutivos.

Goldschmidt estuvo dispuesto a encontrar causas genéticas de estas modificaciones y que son muy diferentes de las propuestas por la genética de

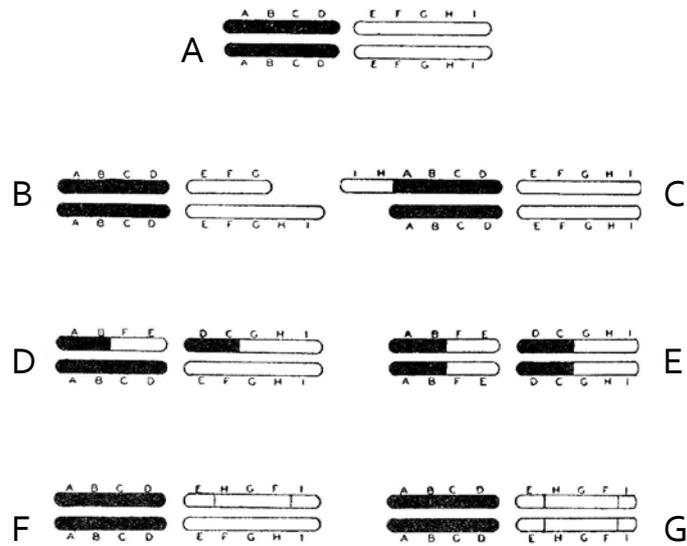


Figura 4.5. Ejemplo de arreglos cromosómicos, según Dobzhansky. A. Normal. B. Deficiencia. C. Duplicación. D. Translocación heterocigótica. E. Translocación homocigótica. F. Inversión heterocigótica G. Inversión homocigótica (Tomado de Goldschmidt, 1940).

poblaciones. Un estudio, que consideró importante, fue el de la determinación sexual de las mariposas nocturnas. Goldschmidt observó que en las variaciones que se dan en un mismo cromosoma pueden generar cambios significativos en la morfología. El dimorfismo sexual en las mariposas es una prueba de ello que si no tuviéramos en cuenta eso, podríamos asegurar que los individuos de distinto sexo pertenecen a especies diferentes. Evidentemente, él observó que las diferencias entre ambos sexos se debían a las diferencias genéticas que subyacían en el mismo cromosoma, por ello, concluyó que la alternancia genotípica, que se establece en la misma especie y en el mismo cromosoma, determina de manera directa las variaciones fenotípicas durante el desarrollo. Por otro lado, Goldschmidt tuvo en cuenta el efecto del ambiente sobre el desarrollo de los fenotipos, por ejemplo, la temperatura influiría de alguna u otra manera en la producción de las hormonas, y éstas a su vez, tendrían consecuencias durante el desarrollo.

Con respecto a los efectos del cromosoma sexual, Goldschmidt pensó que la solución para lidiar la genética con los procesos macroevolutivos se encontraba en los fenómenos cromosómicos. Según él, las inversiones, las translocaciones, las duplicaciones y las aberraciones cromosómicas podían

producir mutaciones grandes de alcance macroevolutivo (Figura 4.5). Esos efectos, de posición o duplicación en los cromosomas, implican un método genético basado en el arreglo del cromosoma y no en el de la concepción de partículas genéticas separadas que cambian y se depositan gradualmente en la población:

“Los hechos que se han discutido, hasta el momento, nos han llevado poco a poco a la conclusión de considerar un factor genético que sea capaz de llevar a cabo la separación de las especies sin la lenta acumulación de las mutaciones de los genes. Ese nuevo método genético se ha descubierto y consiste en los cambios de posición o reacomodo de las partes del cromosoma” (Goldschmidt, 1940, p. 205).

A este tipo de mutaciones, los cuales producen cambios significativos para la evolución de los organismos, las llamó *mutaciones sistémicas*. Sin embargo, este tipo de mutaciones serían interpretados tan sólo como un reacomodo de los genes en el cromosoma, sin sufrir un cambio directo a nivel estructural, en tanto las mutaciones, para la teoría clásica del gen, serían genes individuales que cambiarían su composición química. Como lo importante era encontrar un método que proporcionara un cambio significativo en la evolución de las especies, y debido a que los cambios químicos, por acumulación gradual, no nos lleva a ningún resultado importante en la evolución, por lo tanto, Goldschmidt sugirió abandonar la teoría clásica del gen: “Hemos visto que la tendencia del estado presente del desarrollo es abandonar la concepción del gen como partícula a favor de una concepción que enfatiza más en el patrón serial del cromosoma y sus partes” (Goldschmidt, 1940, p. 243).

Con respecto a la influencia externa sobre los fenotipos, Goldschmidt pensó que el cambio de las tasas de las reacciones que modifican los caracteres durante el desarrollo embrionario dependen también de las condiciones externas a las cuales los organismos se están enfrentando. Un cambio genético puede desencadenar modificaciones en el sistema entero, pero también un fenotipo determinado puede originarse como una modificación influida directamente por el ambiente, la cual no sería heredable. A estos

procesos que son puramente fenotípicos, Goldschmidt les llamó fenocopias. Bajo este esquema, las modificaciones a nivel genotípico pueden tener grandes avances evolutivos, que al mismo tiempo permite un rango amplio de posibilidades fenotípicas que también resultan influidas por el efecto que ejerce el ambiente local. Ante esto, Goldschmidt se percató que la relación entre el fenotipo y el genotipo es más compleja de lo que habían supuesto hasta el momento los genetistas de poblaciones, ya que esa conexión no era totalmente directa. Goldschmidt concluye:

“Las potencialidades del desarrollo, cuando éstas se incluyen en la potencialidad para modificar procesos de determinación embriológica que se relacionan entre sí, provee un rango de cambios fenotípicos del orden de magnitud de los cambios macroevolutivos. Además, un cambio genético, que es capaz de controlar las posibilidades de modificación de esos procesos en todos sus rangos, podrá producir, de un solo paso, un cambio de nivel macroevolutivo” (Goldschmidt, 1940. Pp. 265-266).

Aun así, ninguno de estos cambios garantizaba la supervivencia de los individuos mutantes. Por supuesto, Goldschmidt admitió que un proceso del desarrollo normal, al ser sumamente complejo en todos sus sentidos, dependía completamente de la armonía del sistema entero, por lo tanto, un cambio mutacional en dicho sistema podría difícilmente producir organismos normales. Pero ¿existiría la posibilidad de que dichas mutaciones pudieran producir formas diferentes, bien coordinadas en su desarrollo y adecuadas para vivir en un medio ambiente propicio, de un solo paso?, “por supuesto”, Goldschmidt responde, “en la mayoría de los casos tal cambio en un proceso parcial conduciría a la producción de monstruosidades [...] pero no debemos olvidar que lo que hoy parece como un monstruo para mañana será el origen de una línea de adaptación especial” (Goldschmidt, 1933, p. 544). Es aquí cuando Goldschmidt hace referencia a su tan conocido concepto del “monstruo esperanzado”, porque una monstruosidad que aparezca esporádicamente, por un cambio genético importante, puede permitirle la ocupación de un nuevo hábitat, y entonces tendríamos el origen de un nuevo tipo. Indudablemente, la

selección natural es importante en este paso, pero ésta “sólo actúa sobre el nuevo sistema como un todo, excluyendo las clases [de monstruosidades] que no son viables” (Goldschmidt, 194, p. 207), por lo tanto, la selección sería un proceso secundario, un verdugo que decide inmediatamente qué nueva forma prevalecerá y cuál se eliminará, y nada más. Y ¿qué ejemplos podríamos considerar de este fenómeno? Según Goldschmidt, el *Archaeopteryx*, que posee un arreglo de plumas y de cola muy particular, es un monstruo esperanzado; el lenguado, un pez que sufrió una mutación que le produjo un acomodo de inversión del cráneo y de ambos ojos hacia uno de los lados del cuerpo, es un monstruo esperanzado; el dachshund, un perro pequeño con un cuerpo largo y patas cortas, es un monstruo esperanzado, pero en este último caso, la preservación de esta raza de perros se obtuvo porque el ser humano encontró en ellos una utilidad como la cacería de tejones dentro de sus cuevas.

Considerando todo el esquema en general de la macroevolución, podemos decir que Goldschmidt desarrolló una teoría basada en mutaciones genéticas que afectan la producción de reacciones y movimientos durante el desarrollo embrionario, que resultan ocasionalmente en productos bien coordinados formando estructuras que podrían adecuarse a nichos desocupados; ésta indudablemente la podemos considerar como una teoría saltacionista de la evolución fundamentada en los estudios de la genética del desarrollo.

En la introducción de esta tesis hice énfasis en que el saltacionismo y la ortogénesis son consideradas como teorías estrictamente formalistas, además de que ambas comparten un cierto rechazo hacia las explicaciones adaptativas; no obstante, eso no quiere decir que ambas signifiquen lo mismo. De acuerdo con este trabajo, el saltacionismo explicaría el fenómeno de la *constricción por preservación del tipo*, mientras que la ortogénesis explicaría la *constricción por canalización*; y de ahí la importancia de tener en cuenta esta diferenciación entre estos tipos de constricción. Asimismo, lo que debemos considerar aquí es que la visión de Goldschmidt es una teoría del saltacionismo, porque las estructuras se mantienen estables debido a procesos complejos durante el desarrollo, y un nuevo tipo de morfología requerirá una reestructuración entera del complejo del desarrollo; por tanto, habrá una

evolución en saltos. Pero, ¿será compatible la perspectiva de Goldschmidt con la ortogénesis?

Según Goldschmidt, si nos detenemos a ver el significado de la ortogénesis bajo la teoría de la ontogenia, asumiremos que lo que significa tendencia hacia ciertos objetivos es en realidad cambios en la ontogenia que se constriñen hacia un mismo recorrido. Como ya se había visto, si el desarrollo de un órgano, en su etapa temprana, está relacionado con el movimiento y desarrollo de otros órganos, una mutación podría afectar muchas vías que se tornarían en un resultado que no es viable; pero de esto, habrá algunas otras que llevarán a cabo una ontogenia adecuada y bien coordinada. Por lo tanto, “los mecanismos de desarrollo decidirán la dirección de cambios evolutivos posibles. En muchos de estos casos habrá una sola dirección” (Goldschmidt, 1940, p. 322). Y por otro lado “si hay tan sólo pocas alternativas libres sin que la acción de los cambios mutacionales alteren el orden entero del equilibrio apropiado para el funcionamiento de reacciones, habrá una gran posibilidad que se den las mismas mutaciones en la misma dirección, ésta será ortogenética” (Goldschmidt, 1933, p. 544). Las direcciones definidas están determinadas por las constricciones del desarrollo; por ello, sólo existen vías posibles y limitadas en las que un desarrollo normal puede tener lugar, y las mutaciones tomarán siempre la misma dirección porque sólo pueden acceder a esas pocas alternativas: “Esto es ortogénesis sin lamarckismo, sin misticismo y sin selección de caracteres de adultos” (Goldschmidt, 1940, p. 322). Ahora bien, Goldschmidt nunca definió los conceptos de convergencia y paralelismo, sin embargo, podemos observar que entiende el significado de paralelismo a la manera de Scott:

“Se entiende perfectamente que dentro de un sistema de desarrollo similar, representado por formas taxonómicamente relacionadas, los mismos tipos de cambios mutacionales, mutaciones paralelas, tendrán una gran oportunidad de no ser letales” (Goldschmidt, 1933, p. 544).

Con todo lo anterior podemos concluir que Goldschmidt construye una teoría formalista en la cual se pueden observar dos fenómenos de restricción: la *restricción por preservación del tipo* (las estructuras se mantienen en un

periodo largo seguido de un cambio súbito) y la *constricción por canalización* (los ligeros cambios están limitados a pocas alternativas debido a constricciones durante el desarrollo) (véase figura I). Todas estas deducciones se mantienen en un margen opuesto a la visión darwinista que requiere, cambios graduales y plasticidad fenotípica. Por tanto, entre el escepticismo, el optimismo y los monstruos esperanzados, Goldschmidt se impone para mostrar que la balanza de la teoría de la evolución, pese a los avances de la genética experimental y poblacional, todavía no se puede inclinar hacia la función:

“El primer aspecto es que tuve que mostrarme escéptico en considerar ciertas creencias bien establecidas. He intentado mostrar, basándome en gran evidencia experimental, que la formación de subespecies o razas geográficas no es ningún paso hacia la formación de especies [...] sino sólo un método que permite la propagación de una especie a diferentes ambientes [...] El segundo aspecto que he discutido fue uno en el que nuevamente me sentí optimista. He tratado de enfatizar en la importancia de los métodos del desarrollo embriológico normal para una comprensión de los posibles cambios evolutivos. He intentado mostrar que una evolución ortogenética es una consecuencia necesaria del sistema embriológico que permite sólo ciertas avenidas de transformaciones. Además he enfatizado en las mutaciones raras pero extremadamente importantes las cuales afectan las tasas de procesos embrionarios decisivos que podrían originar lo que llamaríamos monstruos esperanzados” (Goldschmidt, 1933, p. 547).

Tempo y modo en la evolución según Schindewolf

En 1950, el paleontólogo Otto Schindewolf, en su libro *Cuestiones básicas de la paleontología*, mencionó que la selección natural (junto con las mutaciones aleatorias) no debía ser considerada como el principal mecanismo de la evolución, ya que ni el origen de los tipos (es decir, de aquellas estructuras morfológicas que se utiliza para la evaluación taxonómica), ni la dirección del

cambio evolutivo, dependían de tal proceso. Según él, la evolución de los grupos mostraba una cierta periodicidad elemental; primero, que las formas primordiales surgían repentinamente en el curso de la evolución; segundo, que una vez que se originaba el tipo primordial, los organismos pertenecientes a este linaje divergían en una infinidad de formas adaptativas, pero siempre conservando el mismo patrón durante un largo tiempo a nivel geológico y, tercero, que los tipos fundamentales desaparecían como parte de un proceso de senescencia del linaje. Para llegar a estas conclusiones, Schindewolf tuvo en mente dos puntos fundamentales: uno, lo que se observa en el registro fósil y, dos, la concepción del tipo o Bauplan.

Con respecto al primer punto, es necesario cuestionarnos lo siguiente: ¿Qué es lo que todo paleontólogo sabe sobre el registro fósil? Según Schindewolf cuando observamos las capas geológicas podemos encontrarnos con tres tipos de situaciones diferentes: 1) que las formas surgen repentinamente y dan pauta a nuevos diseños, las cuales no poseen ningún vínculo continuo con las anteriores; 2) que las especies permanecen constantes y sin cambios aparentes durante mucho tiempo y 3) que existen cambios graduales y continuos entre las formas. De estas tres situaciones debemos considerar que una vez que se originan las nuevas formas, éstas están representadas por una infinidad de individuos que no cuentan con ninguna conexión entre las formas que le precedieron y, aunque se observa una transformación gradual, existe un evento discontinuo que no se le puede adjudicar a la falta del registro geológico. Lo sorprendente de esta peculiaridad es que no es un caso aislado de los hechos geológicos, sino se presenta como una regla general: “Vemos que esta situación se repite en todo el mundo en todas las secuencias estratigráficas del mismo periodo, [...] esto no se le puede atribuir simplemente al fenómeno de migración en donde el nuevo tipo podría encontrarse en zonas que aún no han sido investigadas, y donde quizás la evolución gradual y lenta ha tenido lugar”; esto evidenciaría que la evolución de los tipos, por lo menos en lo observado por la paleontología, sería repentina y a gran escala, dejando a un lado los pretextos de la ausencia del registro geológico: “estas deben ser discontinuidades, saltos evolutivos naturales, y no circunstancias de descubrimientos accidentales o a la imperfección del registro fósil” (Schindewolf, 1993, pp. 104-105).

En cuanto al segundo punto, debemos preguntarnos lo siguiente: ¿Qué es a lo que llamamos tipo? De acuerdo con Schindewolf, el Bauplan o el tipo es un concepto que surge directamente de la morfología trascendental y que se refiere a la abstracción de caracteres básicos de organización de la estructura que bien podemos reconocer como categorías taxonómicas del sistema natural; en otras palabras, podemos darnos cuenta que existen caracteres comunes entre los organismos a partir de los cuales podemos agruparlos en conjuntos de taxones definidos, como ordenes, familias, clases, géneros o especies. Por ejemplo, podemos observar que en todos los insectos, pese a que tienen una gran variedad de formas y de divergencias adaptativas, se presentan caracteres que les son comunes; es decir, que tienen la misma estructura básica: la cabeza, el tórax (que está compuesto de tres segmentos cada uno con un par de apéndices), el abdomen (que está compuesto de 11 segmentos), etcétera. Después veremos que de los insectos podemos derivar otras estructuras básicas o subtipos, por ejemplo, los coleópteros, los lepidópteros, los ortópteros, etcétera. Según Schindewolf, estos caracteres son constantes y rígidos, aunque los caracteres de subtipo presentan más flexibilidad; además, los organismos pueden presentar caracteres menos estables los cuales podemos considerar como meramente adaptativos, ya que en estos caracteres existe una relación entre la estructura y su interacción directa con el medio que los rodea, aun así, estos sólo pueden identificarse a nivel intraespecífico. Sobre esto, Schindewolf apunta que, en la teoría moderna de la evolución, un tipo deja de tener ese sentido abstracto y adquiere una realidad evolutiva; además, esta nueva concepción del tipo nos puede proporcionar las claves de los principales mecanismos de la evolución: “Consideramos a los tipos, no sólo como patrones abstractos de formas o arquetipos idealizados de categorías taxonómicas, sino más bien como productos concretos, procesos evolutivos, es decir, entidades evolutivas particulares” (Schindewolf, 1993, p. 205).

Teniendo en cuenta estas consideraciones y basándose en sus conocimientos de la evolución de los amonites y corales, Schindewolf argumentó que existían diferentes ritmos temporales de transformación de los tipos. Todos los tipos siguen una misma tendencia en la evolución: evolucionan a un ritmo extremadamente lento y que hay cambios abruptos y discontinuos

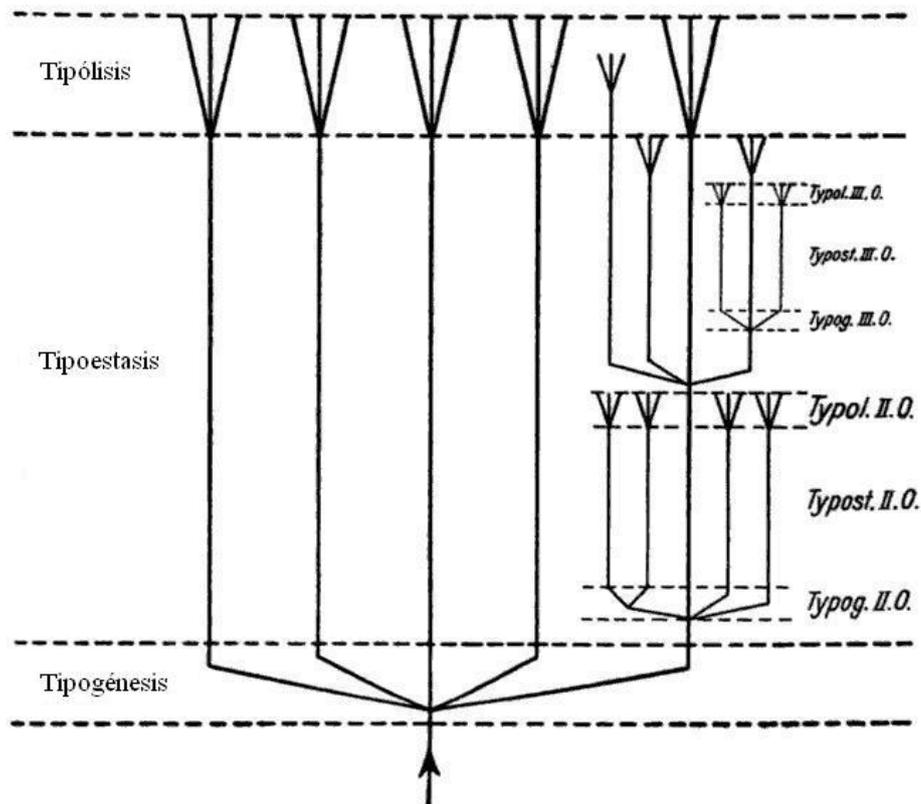


Figura 4.6. Esquema de la teoría del tipostrofismo. Schindewolf muestra que la evolución de los tipos (caracteres de designación taxonómica) consiste en tres etapas fundamentales. La primera es la tipogénesis u origen de los tipos. La segunda es la tipoestasis, en donde los tipos experimentan cambios continuos. La tercera etapa es la extinción de los tipos o tipólisis (Tomado de Schindewolf, 1993).

en cierta etapa de su historia geológica. Por supuesto, estos ritmos de transformación podrían variar considerablemente en los grupos, incluso en un mismo linaje, sin embargo, todos siguen ese mismo patrón peculiar: transformación lenta seguida de una rápida y abrupta. De lo anterior se puede concluir que la evolución de los tipos tiene un patrón definido, una transformación episódica que se lleva a cabo en tres fases, periodos constantes de la evolución en donde se observa el nacimiento (tipogénesis), el crecimiento (tipoestasis) y, consecutivamente, la muerte (tipólisis) del tipo en cuestión. Ésta es la teoría del tipostrofismo de Schindewolf (véase figura 4.6):

“La evolución de los linajes está dividida en periodos o ciclos de magnitudes diferentes, en donde se pueden distinguir *tres fases de ritmos y modos diferentes de la evolución*. En una parte del ciclo observamos [...] que un número de clases diferentes de organización estructural o tipos surgen repentinamente, incluso explosivamente,

dando grandes pasos de transformación [...] Llamamos a esta *primera fase*, el *origen de los tipos* o *tipogénesis*. Luego sigue una *segunda fase*, un *tipo de constancia* o *tipoestasis*, que conlleva a una progresiva elaboración, diversificación y diferenciación dentro del armazón de la forma básica, sin alterar ese diseño básico estructural. En esta fase, la evolución es lenta, demasiado gradual y sutil, llevándose a cabo en pasos pequeños e individuales [...] [Finalmente tenemos] la *tercera fase*, la *tipólisis* o la *disgregación de los tipos*, la cual lleva a cada ciclo evolutivo al cierre. Esta fase está caracterizada por las indicaciones múltiples de declinación, degeneración y la pérdida de la constricción morfológica representada en el tipo” (cursivas en el original, Schindewolf, 1993, p 193).

De acuerdo con Schindewolf, estas tres fases de periodicidad evolutiva pueden ser análogas al desarrollo o ciclo de una vida individual, por ejemplo, así como cualquier individuo tiene un nacimiento, una etapa de maduración y una vejez, lo mismo podemos postular para los linajes. El nacimiento, representada por la fase de la *tipogénesis*, indica que los tipos surgen súbitamente en algún momento de la historia, esto, sin duda, descartaría la concepción de la evolución gradual; por otro lado, el crecimiento o maduración, señalada por la fase de la *tipoestasis*, muestra pequeños cambios en los tipos, ésta por su parte apoyaría la evolución gradual, pero sería una transformación “dentro de las constricciones del diseño estructural original, nunca excediendo los límites establecidos” (Schindewolf, 1993, p. 195), aunque principalmente existen procesos de tendencias evolutivas controladas por factores internos del organismo; mientras que, la decadencia y muerte, representadas por la fase de la *tipólisis*, prueba que la especialización adaptativa puede ocasionar un efecto negativo en la evolución de los tipos, a tal grado de conducirlos hacia la extinción.

Esta teoría del *tipostrofismo* señala que en el tiempo y modo en la evolución, los tipos son los elementos primordiales, los cuales surgen, se mantienen y desaparecen, debilitando lo sugerido por la teoría darwiniana, acerca de una evolución gradual, continua y que aboga por los procesos de aleatoriedad en las mutaciones: “Esta periodicidad presupone que la evolución

se lleva a cabo de acuerdo a ciertas leyes que van más allá de las mutaciones aleatorias y del proceso de selección” (Schindewolf, 1993, p. 349). Pero además indica que los procesos macroevolutivos por ningún motivo podrían ser considerados como una extrapolación de los procesos microevolutivos: “El factor crítico en la velocidad de transformación es [...] que la aparición de transformaciones de gran alcance [...] no pueden explicarse únicamente por las micromutaciones” (Schindewolf, 1993, p. 350). Por tanto, la evolución es discontinua, procede por factores internos que dirigen y conducen a los organismos hacia callejones sin salida por un exceso de adaptación; pero quizá más importante es que “el proceso crucial de la evolución no consiste en la modificación de la especie sino en la modificación del tipo” (Schindewolf, 1993, p. 214). ¿Qué factores exactamente son los que intervienen en cada una de las etapas? Schindewolf recurrió a las teorías todavía discutidas y aceptadas como el saltacionismo, la ortogénesis y la selección natural, señalando detalladamente la manera en cómo éstas contribuían en el proceso evolutivo en general.

Tipogénesis.- Indudablemente, Schindewolf reconoció que existen muchos ejemplares, en el registro fósil, en los que se puede constatar una evolución gradual y continua; sin embargo, encontramos también cierto fenómeno común en la geología que apoya una evidente discontinuidad entre las formas, es decir, una serie gradual interrumpida por un cambio abrupto de la morfología inicial de un cierto tipo y que difiere considerablemente del anterior. Lo sorprendente de este fenómeno es que no se pueden encontrar los eslabones que puedan vincular el tipo inicial con el posterior y, es común observar que la diversidad de formas representada por uno de los tipos no excede sus límites de transformación, ya que precisamente no hay una secuencia que se pueda seguir hacia la evolución del siguiente tipo, más bien, esas formas sólo pueden representarse como variedades del mismo tipo común. Por ejemplo, el *Archaeopteryx*, pese a que tiene una evidente similitud con los reptiles, Schindewolf insiste, que éste se debería considerarse como una verdadera ave y no un eslabón entre reptiles y aves, ya que presenta todas las características de las aves; sobre esto, debe tenerse en cuenta que no se ha encontrado aún ese eslabón real que une a estos dos grandes grupos. De aquí, Schindewolf reconoce que puede argumentarse acerca de la imperfección

del registro fósil, así como lo había postulado Darwin; no obstante, el fenómeno de aparición repentina, seguida de una constricción, es tan común, que no debería considerarse solamente como una anomalía debido a la mala preservación.

De acuerdo con Schindewolf, este hecho observado en el registro fósil puede darnos pistas acerca del modo en el cual se originan aquellas estructuras que consideramos importantes para nuestras clasificaciones taxonómicas. Es obvio que este fenómeno nos indica que las nuevas formas surgen de un solo paso, es decir, que el tiempo de transformación, entre una estructura fundamental a otra, es sumamente rápido. Con base en esto, Schindewolf señala que los tipos nuevos pueden mostrar un período de flexibilidad fenotípica, pero una vez que se fija esa estructura fundamental, se produce un periodo bastante largo de estabilidad en la estructura: “Las nuevas formas son muy flexibles al cambio, pero una vez que se produce una estructura estable, ésta permanece sin cambios por mucho tiempo, comúnmente durante algunos periodos geológicos” (Schindewolf, 1993, p. 195).

Ahora bien, ¿qué fenómeno produce estos cambios abruptos y discontinuos?, y ¿cómo podemos explicarlos a partir de lo que conocemos en las otras disciplinas? Schindewolf argumentó que todo cambio importante para originar una nueva estructura estable debía estar basado en los cambios ontogénicos del organismo, principalmente aquellos cambios que se producen durante una etapa temprana del desarrollo, ya que estos desencadenarían cambios fenotípicos a gran escala, sin transformaciones intermedias y, de esta manera, se podrían debilitar las fuerzas de constricción que posee un tipo bien establecido: “Esas apariciones en la ontogenia temprana son consistentes con los hechos, porque sólo esos estados poseen la flexibilidad necesaria para unir el nuevo complejo adquirido con la estructura vieja heredada” (Schindewolf, 1993, p. 211). De aquí Schindewolf postula el concepto de *proterogénesis*, que es otra de las interpretaciones de la compleja relación entre la ontogenia y la filogenia, y que es contraria a la ley biogenética de Haeckel. La proterogénesis indica que los caracteres que surgen en los estados juveniles de los ancestros tienen la capacidad de extenderse gradualmente hacia los estados adultos de los descendientes; por tanto, si la modificación durante los estados tempranos

de la ontogenia de los ancestros muestra una linealidad emergente hacia la ontogenia tardía de los adultos, entonces los descendientes adultos tendrán un fenotipo totalmente diferente a aquellas formas que se observan en los adultos ancestrales.

Es evidente que Schindewolf conocía el trabajo de Goldschmidt, y sabía que una de las causas que podría provocar estos cambios de gran alcance serían esas mutaciones sistémicas; otra podrían ser las mutaciones pleiotrópicas, es decir, en aquellas mutaciones que no sólo tienen una relación con un simple carácter, sino que pueden desencadenar efectos múltiples en diferentes caracteres. No obstante, Schindewolf apoyó la genética enfocada en los estudios sobre el desarrollo y, debido a que la paleontología no podía proporcionar ningún dato sobre la herencia, creía que los avances en la genética fisiológica podrían explicar satisfactoriamente los hechos conocidos en el registro fósil: “la cuestión acerca de la naturaleza y el modo de operación de las macromutaciones va más allá de lo que puede decirse en la paleontología; esa pregunta debe ser respondida por la genética experimental; esa rama de investigación tendrá que descubrir la razón de esas transformaciones de mayor alcance y de evolución discontinua” (Schindewolf, 1993, p. 351). Por tanto, Schindewolf creía haber contribuido enormemente a la teoría de la evolución, por medio de sus observaciones paleontológicas. Las diferentes disciplinas no tenían que ser aisladas, sino complementarias, cada una respondiendo a los hechos evolutivos que están sujetas a su alcance, la interpretación macroevolutiva de la paleontología dejaba a un lado las grandes incógnitas que permanecían escondidas en el tiempo geológico, pues los mecanismos podían ser ahora explicados por medio de los hechos recientes de la genética experimental; esto no era extrapolar los mecanismos microevolutivos a los macroevolutivos, porque la genética poblacional aquí tenía poco que ver, sino más bien, era sustentar que existen procesos genéticos con mayores efectos en los fenotipos.

En cuanto a la magnitud de los cambios evolutivos, Schindewolf pensó que el origen de los tipos podría darse principalmente en dos niveles, en los tipos mayores y en los tipos menores. Los tipos mayores pueden corresponder a niveles taxonómicos elevados como las familias, los órdenes, las clases, incluso más allá; por ejemplo, Schindewolf afirmó que las diferencias entre

protostomados y deuterostomados, las cuales corresponderían a unidades taxonómicas muy elevadas, pudieron haber aparecido durante el desarrollo embrionario como un cambio de posición del blastoporo. En contraste, los tipos menores corresponderían a familias, géneros y especies; aunque aquí, más bien la diferencia radica en pequeños cambios que incumben a las proporciones del tamaño o la transformación discontinua de un solo carácter, aunque también puede hacerse un seguimiento del tipo de manera gradual. La explicación del modo en que ocurre la aparición de los tipos menores coincide exactamente con la misma explicación para los tipos mayores, efectos de las mutaciones durante el desarrollo embrionario, solamente que aquí se dan en menor grado. Y a todo esto, ¿qué papel jugaría aquí la selección natural, trabajando en la variación gradual y continua, para el origen de los tipos? Schindewolf responde:

“Nuestra experiencia obtenida de la observación del registro fósil refuta inmediatamente esta interpretación [del darwinismo]. Hemos encontrado que la estructura fundamental de una familia o de un orden no se origina como el resultado de modificaciones continuas en la larga cadena de las especies, sino más bien éstas surgen por medio de directas modificaciones repentinas y discontinuas del complejo del tipo, de familia a familia, de orden a orden, de clase a clase.” (Schindewolf, 1993, p. 214).

Evidentemente, según Schindewolf, los factores externos no explican estos cambios rápidos en la evolución, puesto que a veces en algunos ambientes las condiciones parecen presentarse constantes y, un cambio repentino del ambiente no ocasionaría un cambio gradual de las especies. Por otro lado, la adaptación y el cambio de función no podría crear órganos nuevos, solamente transformaría los órganos que ya existen, proporcionándoles una adaptación inmediata a su medio. Por supuesto, lo que se ha dicho sobre la selección puede ser aplicado, pero solamente funcionaría en el nivel de la microevolución, no en la macroevolución: “Los cambios observados aquí [en la microevolución] usualmente son aplicables a las especies y no tienen nada que ver con la innovación, con la creación de nuevos órganos, sino con los cambios

[...] graduales de tamaño, forma, número, color, etcétera, de los órganos que ya estaban presentes ahí” (Schindewolf, 1993, p. 329). Por tanto, los tipos se forman por un proceso diferente de la evolución gradual y continua. Los procesos microevolutivos solo intervienen en la transformación última para adecuarlos a un medio determinado:

“La selección involucra y afecta sólo las capas más superficiales de los caracteres [...] No es el incremento de la divergencia de caracteres raciales y específicos lo que produce las categorías superiores o los diseños estructurales; más bien, hay acabados en los caracteres estructurales de las unidades tipológicas superiores que, en cierto sentido, dan el toque final. Éstas [la selección natural y las mutaciones] introducen las variaciones finales y la decoración (de hecho los caracteres más importantes para la adecuación particular de un modo de vida) en un diseño estructural existente” (Schindewolf, 1993, p. 341).

Tipoestasis.- Según la teoría del tipostrofismo de Schindewolf, después de que surge un tipo determinado durante la evolución; el tipo se estabiliza y comienza a llevar a cabo una serie de cambios graduales y lineales, aunque siempre manteniendo su estructura fundamental y nunca fuera de sus límites. De acuerdo con Schindewolf, este fenómeno no es un anomalía, sino parte de la misma periodicidad observada en todos los organismos del pasado. Al considerar esta fase, la primera pregunta que se nos puede ocurrir sería: ¿podría la selección natural dominar este periodo de estabilidad gradual? Según Schindewolf, la respuesta sería no, pues aunque la selección natural es la responsable última de los caracteres superficiales del tipo, la dirección de la variación no es del todo ilimitada, pues existen constricciones de la forma que llevan a los organismos hacia estados evolutivos determinados. Lo que podemos observar aquí, es que en la fase de la tipoestasis hay otro proceso dominante y diferente a la selección; es decir, no es la determinación del medio externo quien posee control en las trayectorias evolutivas, sino son factores internos que limitan las opciones de cambio y que llevan hacia rutas bien establecidas, esto es la ortogénesis: “Cada último descendiente del tipo trae un

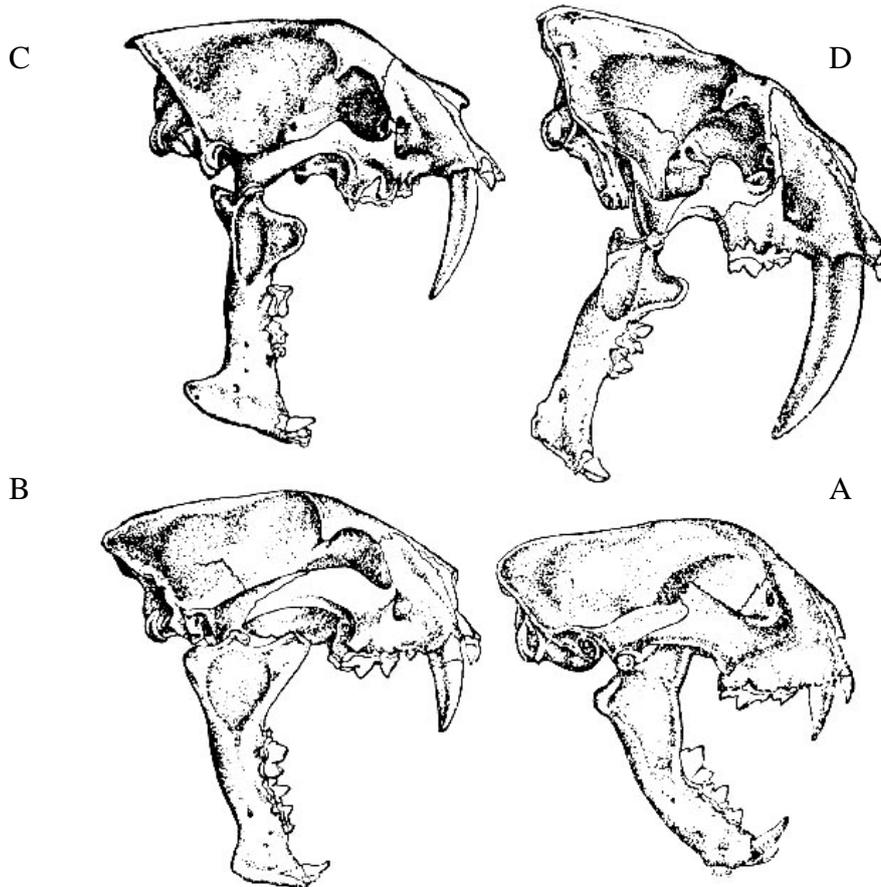


Figura 4.7. Ortogénesis en el desarrollo del canino superior en la familia de las Felidae. A. *Metailurus*, del Plioceno de Europa y Asia. B. *Dinictis*, del Oligoceno de Norte America. C. *Hoplophoneus*, tigre dientes de sable del Oligoceno de Norte America. D. *Smilodon*, un tigre dientes de sable del Pleistoceno de Norte America y Sudamérica. Las especies no están relacionadas filogenéticamente, pero muestran diferentes periodos con respecto a la evolución ortogénica de los caninos (Tomado de Schindewolf, 1993).

potencial morfológico limitado; por tanto, durante la fase de la tipoestasis, el curso de la evolución está forzado a seguir una progresión lineal consistente la cual llamamos ortogénesis” (Schindewolf, 1993, p. 268).

Por ejemplo, Schindewolf indica que las conchas de los nautiloideos y los amonites siempre evolucionan en una misma dirección ordenada (Figura 4.8), asimismo, en los ungulados se observa una reducción progresiva de los dígitos de los miembros anteriores y posteriores, o bien, en el crecimiento exponencial de los colmillos en la familia de los felinos (figura 4.7), etcétera. Según Schindewolf, casi todos los grupos observados presentan esta misma peculiaridad, el desarrollo de estructuras particulares de manera predecible; por ello, muchos de los naturalistas que observaron este hecho comentaron que la

evolución podía tener un fin o propósito, y quizá debido a esto es que la ortogénesis perdió credibilidad. Sin embargo, Schindewolf argumentó que esto no podía sostenerse más, ya que las trayectorias evolutivas podían basarse en un concepto totalmente opuesto. De hecho, un tipo de explicación más real es la constricción de la forma, y ésta se debe a las estructuras que poseían antepasados. Por ejemplo, él dice que la disposición de las estructuras de los ancestros limitaría y conduciría la transformación de las estructuras de los descendientes: “la serie de rudimentos del primer representante, de cada linaje, determina la evolución posterior”. Por tanto, cada vez que se modifica dicho órgano, las alternativas de transformación se van volviendo más reducidas, de tal manera que la forma en sí misma sería la conductora de las posibilidades fenotípicas: “los pasos de la diferenciación posterior implica una limitación progresiva del potencial creativo de la evolución” (Schindewolf, 1993, 273).

Otra explicación también radica en la ontogenia pues, de acuerdo con Schindewolf, cualquier flexibilidad fenotípica existe sólo en los estados tempranos de la ontogenia, pero una vez pasando este periodo, existe un curso definido y limitado hacia un resultado final. Esto lleva a la concepción de que el individuo se constriñe a sí mismo, por lo que no permite fácilmente las posibilidades del cambio. Entonces, el desarrollo de un órgano ya existente, aunque puede llevarse a cabo en distintas proporciones, una vez que comienza el cambio, las trayectorias evolutivas se van limitando hasta reducir el potencial de transformación. Con base en esto, Schindewolf postula que, pese a que puede haber mutaciones sin ninguna dirección preferente, las mutaciones con trayectorias dirigidas tendrían mayores oportunidades de ser retenidas, por lo menos aquellas mutaciones que tengan consecuencias fenotípicas a gran escala originadas durante un estado temprano de la ontogenia; de esta manera, se podrá inaugurar un nuevo canal con limitaciones posteriores para un cambio evolutivo posterior: “cualquier cambio en la tipogénesis, abre una puerta en donde se pueden liberar algunas oportunidades morfológicas, con la condición, por supuesto, que éstas se encuentren dentro de la base del potencial creativo evolutivo propio del tipo jerárquico superior” (Schindewolf, 1993, p. 274).

Tipolisis.- La última fase de la periodicidad observada en el registro fósil es la declinación o muerte del tipo. En esta fase, los tipos o estructuras

fundamentales, una vez que se mantienen durante un largo periodo de tiempo geológico, la adaptación, que los lleva a especializarse en un ambiente determinado, puede conducirlos hacia la extinción. De este argumento podemos obtener dos puntos principales: en primer lugar, que los tipos son entes individuales que nacen, crecen y mueren a través del tiempo, y en segundo lugar, que la razón principal de la muerte de un linaje es la rigurosa especialización o adaptación a un medio en particular. Porque si un grupo o linaje obtiene muchas características adaptativas, un cambio rápido en las condiciones ambientales los llevaría hacia la declinación.

Sobre el primer punto, según Schindewolf, la importancia del reconocimiento de la individualidad en los tipos radica principalmente en que éstos serían las unidades evolutivas que conducen hacia cambios evolutivos significativos, y no la simple diferenciación intraespecífica como propone el darwinismo: “La esencia de la evolución no descansa en la evolución de razas o especies, no es la diferenciación y la adaptación; el paso decisivo para el progreso evolutivo y la preservación de la vida, es la producción de diseños estructurales de un orden elevado” (Schindewolf, 1993, p. 350). Pero, si las unidades de jerarquía taxonómica elevada son lo que para el darwinismo serían los individuos ¿de qué manera mueren o evolucionan estos tipos para dar paso al nacimiento de uno nuevo? Esta última pregunta considera el segundo punto.

Schindewolf pensó que el incremento de la adaptación, o bien, esa diferenciación intraespecífica, llevaba a muchos organismos, pertenecientes a un tipo en particular, hacia callejones sin salida, pues éstos presentarían estructuras tan dependientes a su ambiente que tarde o temprano los llevaría hacia la extinción; a este nivel, lo importante es presentar una variedad fenotípica abierta hacia diferentes posibilidades para ocupar distintos nichos ecológicos, pero si los organismos se especializan demasiado en un medio en particular, las probabilidades de supervivencia se reducirían notablemente, por lo tanto, la diferenciación intraespecífica y la alta especialización adaptativa no serían factores positivos para la evolución, sino más bien tendrían un efecto negativo: “La diferenciación progresiva y la adaptación conducida por la selección de razas y especies no son los agentes de ascendencia y persistencia evolutiva. El beneficio original de las especializaciones

inevitablemente intensifica [...] la fase final de la evolución” (Schindewolf, 1993, p. 258).

Aun así, no toda las decadencias del tipo estarían explicadas por el incremento de la especialización por selección natural, puesto que, según Schindewolf (1993, p. 356), también se ha observado que la evolución ortogénica puede llevar a los organismos hacia tendencias no adaptativas, como el desarrollo o la disminución de un órgano en particular, por ejemplo, los colmillos de algunos elefantes antiguos se desarrollaron de una manera excesiva, o bien, los cuernos del alce irlandés que también crecieron desproporcionadamente; en estos casos, probablemente la selección tuvo poco que ver, porque esas estructuras, al estar creciendo exponencialmente, no tenían alguna ventaja adaptativa, por el contrario, este factor fue el que provocó su eventual extinción; ante esto cabría también preguntarse ¿por qué no hubo una tendencia selectiva que disminuyera el tamaño desproporcionado de sus estructuras? En cualquier caso, Schindewolf argumentó que la explicación genética de estos ejemplos podría haber estado fundamentada en genes pleiotrópicos, porque al haber una selección de un carácter favorable provocada por un gen, éste tendría otros efectos como el desarrollo excesivo en caracteres que no son meramente adaptativos.

En conclusión, con todo este análisis anterior, evidentemente, podemos constatar que la teoría del tipostrofismo de Schindewolf subyace en la preferencia de los procesos internos, subordinando el papel de los factores externos en la evolución: “Por consiguiente, el tempo, la extensión y la diversidad de modificaciones están basados en factores internos de los linajes orgánicos, y no están determinados por el ambiente y sus cambios” (Schindewolf, 1993, p. 324). Por otro lado, podemos observar que Schindewolf también une las dos bases internalistas de la evolución, la *constricción por preservación del tipo*, y la *constricción por canalización*: la primera abriendo puertas para que se establezca un nuevo tipo de armazón altamente restringido, y la segunda constriñendo el poco cambio hacia rutas definidas impuestas por la misma estructura orgánica, pero nunca pasando los límites del primer tipo de constricción (véase figura I): “Después de que se haya originado un nuevo tipo por medio de una mutación de gran alcance, consecuentemente hay un control, una remodelación y una elaboración ortogénica que comienza

a trabajar sobre una nueva base de desarrollo” (Schindewolf, 1993, p. 355). De esto es importante destacar que en ninguno de estos procesos domina la selección natural, ni siquiera interviniendo de manera secundaria en la formación de los tipos: “estos procesos son independientes del modo de vida de sus portadores y no involucran directamente el factor que es decisivo para la formación de razas (la selección); sólo se seleccionan los caracteres adaptativos dentro del armazón de diseños estructurales individuales, y no el diseño en sí mismo” (Schindewolf, 1993, p. 341).

Ahora bien, una vez que hemos argumentado el evidente formalismo de Schindewolf, será conveniente hacer un análisis de los conceptos de paralelismo y convergencia desarrollados por él. Esto nos ayudará a entender, por un lado, de qué manera dichos términos se definieron bajo una visión plenamente estructuralista y, por otro lado, que su destino estuvo sometido también por las discusiones de la paleontología. A continuación veremos los conceptos de paralelismo y convergencia de Schindewolf.

El paralelismo de Schindewolf

Antes que nada, es pertinente comentar que Schindewolf siempre estuvo intrigado con el fenómeno de la evolución independiente (Schindewolf, 1940 y 1950). Sin embargo, pensó que la ortogénesis explicaba parte de esos fenómenos y al igual que Scott, relacionó el concepto de paralelismo con la ortogénesis. De ahí su preocupación por definir los límites entre el paralelismo y la convergencia.

Schindewolf define el paralelismo como: “la evolución de una stirpe individual que no se desarrolla a partir de un único linaje sino que se desarrolla al mismo tiempo a partir de muchos linajes paralelos”; pero para reconocer este tipo de evolución independiente es necesario observar que los grupos de organismos “difieren entre sí en ciertos caracteres (los cuales indican su evolución independiente), pero que concuerdan con otros caracteres más importantes (los cuales demuestran sus relaciones)” (como un ejemplo ilustrativo de esta definición, véase la figura 4.8); en cualquier caso, “los linajes paralelos exhiben transformaciones similares, incluso cuando su relación se

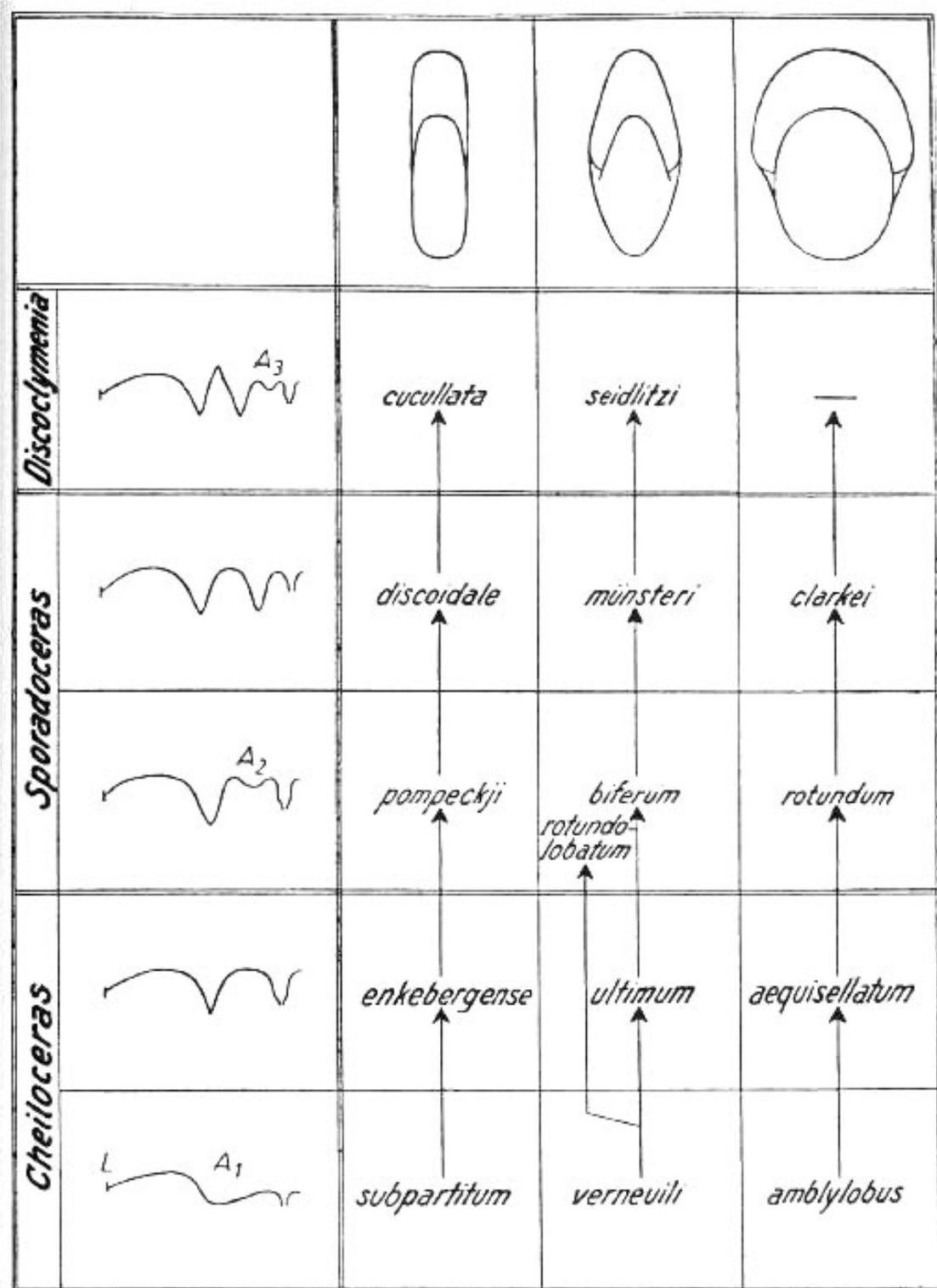


Figura 4.8. Paralelismo en la evolución de las suturas y los lóbulos de las suturas (estos representados por A) en tres géneros de amonites: *Cheiloceras*, *Sporadoceras* y *Discoclymenia*. Obsérvese que hay tres formas diferentes de las conchas las cuales sirven para diferenciar entre las especies dentro de un mismo género (columnas), y los géneros se identifican por medio de las suturas de las conchas (filas). El esquema muestra que las distintas especies de *Cheiloceras* evolucionan independientemente hasta dar origen a las especies del género *Sporadoceras*, y a su vez las especies de este género evolucionan independientemente en las especies de *Discoclymenia*. Sobre esto, Schindewolf argumentó que un grupo evoluciona independientemente a partir de distintos grupos, y no de una sola línea filogenética (Tomado de Schindewolf, 1993).

encuentra sólo desde el comienzo y, no obstante, éstos evolucionan independientemente” (Schindewolf, 1993, p. 274). En cuanto a esta definición, podemos percatarnos de tres aspectos interesantes, primero, que Schindewolf reconoce que el paralelismo es una clase de homología que surge por evolución independiente; segundo, que el paralelismo se explica como un fenómeno de canalización interna en los organismos, un proceso que conduce las estructuras inevitablemente a la misma conclusión evolutiva, es decir, que la ortogénesis es el paralelismo: “la naturaleza y las causas de la ortogénesis están proporcionadas por la evolución paralela”; y tercero, que esta canalización depende de la ancestría común y, por lo tanto, del grado de parentesco: “el ancestro común debe haber transmitido un factor especial para que [...] los linajes evolucionaran directamente en un curso sin desviación” (Schindewolf, 1993, pp. 274-275).

Algunos de los ejemplos del paralelismo que muestra Schindewolf (1993, pp. 274-275) son los siguientes: En la evolución de los diferentes linajes de amonites podemos observar que, pese a que todos provienen de un mismo grupo en común, estos llegan independientemente a los mismos resultados en sus estructuras, como los septos, el sifón, las suturas, etcétera. Por ejemplo, en el género *Clymenia* se observa que hubo una tendencia evolutiva empezando por una concha circular hacia una concha tipo triangular; según Schindewolf, esto se dio en tres linajes diferentes, que evolucionaron independientemente y en paralelo a partir de un mismo ancestro en común. Los palaeodictiópteros, los ancestros de todos los insectos voladores, muestran un carácter antiguo en el cual las cuatro alas son idénticas y no se pueden flexionar. Durante el Carbonífero, este grupo dio origen a los protoblastoideos quienes presentaban la característica de poder flexionar las alas hacia atrás sobre el abdomen; durante el curso de la evolución, las alas anteriores se volvieron cada vez más rígidas y dieron origen a los élitros de tal manera que cumplían la función de proteger las alas posteriores que eran más delicadas. Ahora bien, durante el Pérmico, surgieron entre cinco o seis linajes, descendientes de los protoblastoideos (por ejemplo, escarabajos, cucarachas, etcétera), en la que se dio la evolución independiente de la transformación de alas delgadas en élitros. De este modo, este carácter “fue adquirido independientemente como el resultado de una similitud del potencial evolutivo latente”. En los peces,

modificaciones en la aleta caudal, en las escamas y en el cráneo, evolucionaron independientemente a partir de un ancestro común, por ejemplo, los diferentes grupos de actinopterigios, una subclase de peces óseos, presentan varias transformaciones independientes como: el cambio de aleta caudal, que parte de un tipo de aleta heterocerca a una homocerca; del tipo de escama, comenzando de las ganoideas (de forma de rombos) a las cicloideas o ctenoideas (de formas circulares); de la forma del cráneo, como la modificación del endocráneo; el incremento de la osificación de la columna vertebral; la reducción de las clavículas, etcétera: “Estos grupos [condrósteos, holósteos y teleósteos] son de origen polifilético, lo que significa que son grupos separados de linajes independientes [...] que desarrollaron sus estructuras en paralelo y en la misma dirección, en donde alcanzaron y pasaron hacia varios estados evolutivos casi al mismo tiempo” (Schindewolf, 1993, p. 275).

Con estos y otros ejemplos, Schindewolf postuló que el paralelismo, como un fenómeno de constricción de parentesco compuesto de canales que limitan la variación y conduce a los organismos a la misma ruta evolutiva, es un fenómeno universal que se encuentra en cada una de las categorías taxonómicas, en pocas palabras, la forma constriñe el curso evolutivo a diferentes niveles llevando a los organismos, estrechamente relacionados, hacia distintos modos de conclusión formal:

“Asimismo, el paralelismo en la evolución se expresa en muchas diferentes categorías y órdenes de magnitud. Se encuentra en linajes dentro de géneros y familias, así como también en categorías de taxonomía superior y rango evolutivo y, de hecho, el fenómeno sigue siendo el mismo en las unidades más bajas, las especies. Además, en las especies hay evolución paralela en numerosas líneas reproductivas separadas, por ejemplo en grupos de individuos, razas y subespecies” (Schindewolf, 1993, pp. 276).

¿Qué explicación habría para fundamentar este fenómeno del paralelismo? Hemos visto ya algunas explicaciones de la ortogénesis basada

principalmente en la constricción de la ontogenia;²¹ pero además, Schindewolf postula que la evolución independiente se da porque los organismos poseen genes afines y una potencialidad para desarrollar mutaciones similares, esto indica que la canalización de la forma está dictaminada por esos genes en común y, por lo tanto, existiría una reducción de la variabilidad hacia pocas alternativas de cambio: “Entonces, podemos asumir que la orientación y el paralelismo de linajes individuales está esencialmente guiado por una base genética común que reacciona de la misma manera en cada una de las líneas” (Schindewolf, 1993, p. 276). Más adelante, Schindewolf indica que por ningún motivo la evolución paralela estaría dictaminada por factores externos, de hecho él enumera tres principales puntos para descartar esta posibilidad: 1) Que la evolución de las estructuras independientes se ha dado en distintos lugares y ambientes: “la transformación de linajes individuales ha tomado lugar muchas veces bajo diferentes condiciones ambientales extremas y en áreas totalmente dispares y, pese a esto, el resultado ha sido el paralelismo”. 2) Que esos cambios similares se han dado en diferentes épocas y periodos geológicos: “los puntos en los cuales la transformación se llevó a cabo [...] nunca fue de manera simultánea [...] Por ejemplo [...] los anfibios [...] filospóndilos consiguen un estado evolutivo en la transformación del cráneo en un periodo temprano del Pérmico, que en los labirintodontos [aquellas estructuras parecidas] no aparecen sino hasta el Triásico”. 3) Que la evolución independiente de estructuras similares siempre está vinculada con las relaciones de parentesco, puesto que organismos que no tienen relación, y que están sujetos a las mismas condiciones ambientales, no desarrollan la misma configuración estructural de manera similar: “sólo en ciertos grupos de linajes estrechamente emparentados suceden estas transformaciones paralelas, aunque pueden existir al mismo tiempo otras series de formas, las cuales están sujetas a las mismas influencias externas, por lo tanto, éstas se comportan completamente de distinto modo, mostrando una evolución de caracteres diferentes”. Tomando estas tres consideraciones, Schindewolf concluye que: “el factor crítico y decisivo es siempre interno, es decir, que el potencial creativo de la evolución depende del organismo en sí” (Schindewolf, 1993, p. 277).

²¹ Véase la página 141.

Con esto, podemos darnos cuenta que el término “paralelismo” de Schindewolf posee una fuerte carga formalista basada en la teoría de la ortogénesis, pero ¿no fue éste el principal motivo por el cual se desarrolló el término de paralelismo? Por supuesto, se ha mostrado anteriormente que el término paralelismo tuvo sus raíces en la teoría de la ortogénesis con Scott y Osborn (véase capítulo 2). Schindewolf heredó directamente el término de paralelismo de esa tradición paleontológica. De hecho, resulta interesante ver la dificultad de desligar la ortogénesis del término paralelismo, pero ¿de qué manera y cuándo se pudo separa el paralelismo de su raíz teórica antidarwinista? Esta pregunta la contestaremos más adelante cuando veamos la visión de la paleontología de George Simpson, por ahora sólo será necesario hacer hincapié en los puntos más importantes del término paralelismo de Schindewolf.

Concluyendo todo lo referente al paralelismo, en primer lugar, el concepto de paralelismo de Schindewolf estuvo fuertemente vinculado con la concepción teórica de la ortogénesis que implica cambios direccionales en rutas definidas. En segundo lugar, la ortogénesis para Schindewolf no reside en misticismos o finalidades proporcionadas por una fuerza guiadora divina; más bien es un fenómeno de constricción por canalización que descansa en procesos ontogénicos y genéticos que limitan la evolución a pocas alternativas, sin adjudicar el dicho cambio direccional a los factores ambientales como la selección natural. En tercer lugar, para Schindewolf, el origen de los tipos o tipogénesis sería equivalente al origen de verdaderas homologías, estructuras que se conservan y que permiten la designación de categorías taxonómicas superiores (constricción por preservación del tipo). Los cambios durante la tipoestasis producen otro tipo de homología y de un nivel inferior, porque éstos se encuentran restringidos y canalizados resultando en las mismas conclusiones estructurales (constricción por canalización). Por tanto, el paralelismo de Schindewolf es un tipo de homología que resulta de la evolución independiente de las estructuras, es decir, no por una herencia genética directa, sino por factores internos comunes. Finalmente, Schindewolf conceptualizó el paralelismo en su sentido original, es decir, en la definición de paralelismo de Scott, y no en el sentido geométrico de la palabra, tal como lo definió Willey, la cual descansa en una teoría esencialmente funcionalista.

La convergencia de Schindewolf

Con respecto a la variedad de casos de la evolución independiente, Schindewolf trató el ejemplo más recurrente para ilustrar el fenómeno de convergencia, éste es el de la comparación evolutiva de las distintas variedades de formas entre los mamíferos placentarios y los marsupiales. Schindewolf nombró este fenómeno como un caso de “morfología iterativa o repetitiva”. Pero ¿cómo podría explicarse este fenómeno bajo una teoría básicamente estructuralista, ya que la convergencia podría ser la prueba más contundente del gran poder que tiene la selección natural para trabajar de la misma manera en organismos sin relación de parentesco? Lo interesante de este asunto es que Schindewolf rechazó la palabra convergencia, ya que consideraba que su significado era ambiguo, y que podía ser, más bien, otro caso de paralelismo sólo que trabajando a un nivel más general:

“Para esos casos, parece que no es muy apropiado usar el término de convergencia, ya que esto implica la idea de que la evolución ha llegado a convergir en el mismo punto a partir de puntos separados. En cualquier caso, éste se trata de lo mismo, una evolución paralela, órganos homólogos en diferentes estados del linaje como un todo. Por lo tanto, recomiendo que tal fenómeno sea llamado evolución paralela no simultánea (heterocronos) y que resulta de las similitudes morfológicas que dan la designación neutral de homeomorfia” (Schindewolf, 1993, p. 278).

De esta cita podemos tratar dos aspectos interesantes, primero, que la designación del término “heterocronos” se refiere a aquellas estructuras similares que surgen en tiempos diferentes durante la historia evolutiva, por ejemplo, en mamíferos, durante la evolución del arco postorbital, se desarrolló una partición del hueso posterior entre la fosa temporal y la orbital, consecutivamente éstas se cerraron para llevar a cabo una mejor protección del ojo, de esta manera, podemos observar que la evolución del arco postorbital, en los distintos linajes de mamíferos, fue independiente, dándose

en diferentes tiempos. Y ¿de qué manera se explicaría este fenómeno heterocrónico? De aquí, Schindewolf vuelve al argumento de la ortogénesis y, aunque él reconoce que este cambio podría tener poco que ver con la evolución paralela en un mismo tiempo (es decir, que el tiempo involucra una predisposición a las mismas variantes ambientales y estructurales), ¡él aseguró que existían genes antiguos preservados que canalizaban la estructura orgánica hacia caminos evolutivos similares!

“Los organismos, del linaje en cuestión, poseen un juego de genes vinculados que les permiten tan sólo un número limitado de trayectorias posibles. La concepción primordial de linajes paralelos heterocrónicos es simplemente el potencial que los involucra, es decir, que ciertos alelos apropiados se han conservado sin cambios sobre una base orgánica, entre tanto, poco ha sido su transformación, que a menudo se basa en extremadamente largos periodos de tiempo” (Schindewolf, 1993, p. 278).

Segundo, que la homeomorfia de Schindewolf se refiere a la similitud morfológica entre dos grupos, ya sea por la estrecha relación de parentesco, o bien, por la convergencia en su sentido literal, esto es, que la similitud se puede desarrollar por linajes que no están íntimamente relacionados. Sin embargo, Schindewolf remarcó que este último caso “no corresponde a los homólogos equivalentes, sino a las analogías”, pero esas similitudes, aunque se deben al modo equivalente de vida, es decir, a las mismas condiciones externas como el clima y el hábitat, son más bien ejemplos diferentes que no tienen que ver con el fenómeno de paralelismo descrito con anterioridad (véase figura 4.9).

En cualquier caso, Schindewolf señaló que los ejemplos de convergencia, proporcionados por otros naturalistas, debían ser explicados por medio del proceso de evolución paralela. Porque lo que se observa en los seres vivos es la preservación de una estructura básica durante periodos extensos de tiempo, y las modificaciones graduales, que se originan a partir de esa armazón primordial, están restringidas en puntos definidos. No hay flexibilidad en la estructura, no hay evolución gradual por selección natural, ni mutaciones aleatorias.

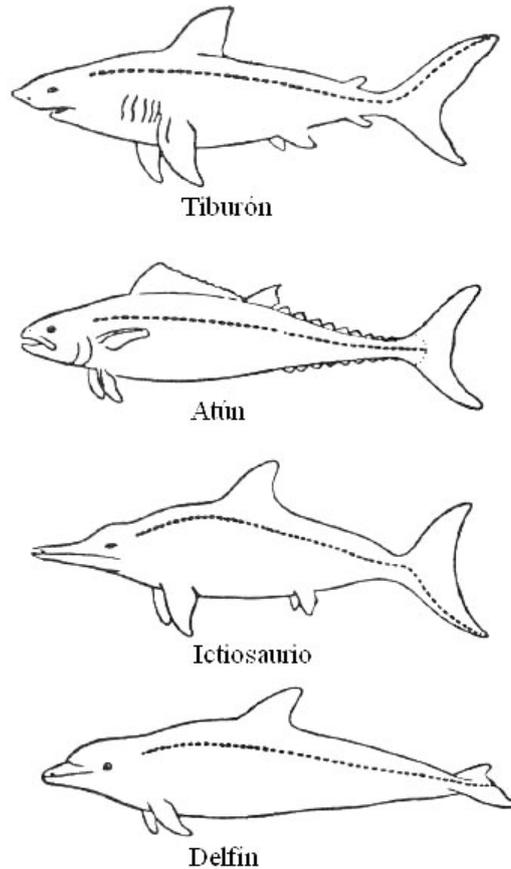


Figura 4.9. Ejemplos de convergencia de linajes que no están emparentados en el que se muestra sólo la similitud morfológica externa de una adaptación a la velocidad del nado. Según Schindewolf, este es un caso de analogía que nada tiene que ver con el fenómeno de paralelismo (Tomado de Schindewolf, 1993).

Pero, ¿qué pasaría si la selección natural fuera el proceso dominante del cambio evolutivo? Schindewolf propuso escenarios ficticios en el caso de aceptar la verdad del darwinismo: El primer escenario sería asumiendo el gradualismo, en el que la selección natural actuaría minuto a minuto escogiendo las pequeñas variedades que proporcionan un beneficio a la descendencia (variación continua). El segundo escenario sería asumir que las mutaciones se producen en todas las direcciones posibles, sin ningún tipo de constreñimiento (variación isotrópica). El tercer escenario sería asumiendo que la adquisición de adaptaciones, o el modo de vida, es la principal vía para el origen de los tipos. Sobre el primer escenario, Schindewolf apuntó que en el caso de que la filogenia se explicará a través de la transformación gradual y continua, entonces no veríamos la discontinuidad que existe entre los grupos

taxonómicos, más bien veríamos una serie continua de organismos relacionados que nunca se interrumpe. Así de esta manera, la especie nunca podría distinguirse, porque no habría ninguna separación entre los organismos relacionados. Con respecto al segundo escenario, Schindewolf aseguró que si las mutaciones fueran totalmente aleatorias, habría una gran diversidad de formas, de tal manera que, éstas no tendrían un orden establecido, sino un desarreglo espontáneo: “Si las mutaciones se llevaran a cabo en todas las direcciones posibles por puro azar, se desarrollaría indiscriminadamente una gran variedad de caracteres, el resultado sería una maraña de formas desorganizadas que divergirían en todas direcciones [...] habría una desorganización de formas imprecisas, no un universo construido jerárquicamente” (Schindewolf, 1993, p. 332). En el tercer escenario, Schindewolf aseguró que si la evolución consistiera sólo en la diferenciación o en la acumulación de caracteres adaptativos, entonces las estructuras de los grupos estarían asociadas totalmente con el medio en el que viven, y no habría una filogenia que se represente por una conexión real de parentescos. Tendríamos distintos niveles de organización, pero las relaciones serían polifiléticas, no monofiléticas.

No obstante, todos estos escenarios, según Schindewolf, distan de lo que se ve en la realidad. El primer escenario, que indica el gradualismo como el principal promotor del avance evolutivo, claramente se refuta con la simple observación de la discontinuidad entre los grupos. Schindewolf aseguró que las categorías taxonómicas son prueba de que el avance evolutivo surge a través de la discontinuidad, y no por una secuencia interrumpida de organismos vinculados, la cual nunca llevaría a los organismos al reconocimiento de una taxonomía real. En cuanto al segundo escenario, Schindewolf comentó que el registro fósil ofrece poca evidencia sobre las mutaciones aleatorias como una verdad. Más bien encontramos que los linajes evolucionan en una ruta definida durante un periodo de tiempo geológico, “incluso aunque se pueda demostrar que las condiciones de vida y el ambiente hayan cambiado repentinamente durante ese periodo”. En otras palabras, la evolución de los linajes está canalizada, de tal manera, que estos siguen un curso continuo independientemente de los factores ambientales: “No hay un zigzagado incontrolado, la evolución no oscila continuamente hacia atrás o hacia delante

en cada dirección por los efectos contingentes de la mutación, ni hay selección de éste o aquel carácter, ni hay adaptación de cada cambio de condición ambiental” (Schindewolf, 1993, p. 333). Y por otro lado, aunque las mutaciones aleatorias tuvieran ese potencial para producir cualquier estructura morfológica, éstas nunca podrían producir aquellos niveles de la taxonomía en general: “las mutaciones aleatorias, que arbitrariamente podrían alcanzar la mayoría de variedades de caracteres y de órganos, nunca habrían producido la jerarquía de diseños estructurales” (Schindewolf, 1993, p. 333). Por lo tanto, Schindewolf asume que aunque las estructuras morfológicas pueden surgir en una gran variedad de formas posibles y, debido a que las mutaciones no son estrictamente aleatorias, por tanto, la convergencia, descrita como estructuras que evolucionan independientemente por la selección, es un fenómeno poco común.

Finalmente, sobre el tercer escenario, la cual apunta que la filogenia es el resultado del incremento de diferenciación y acumulación gradual de los caracteres adaptativos. Schindewolf afirma que los tipos no son adaptaciones a ningún medio, sino son caracteres neutrales (no adaptativos) que pueden adquirir consecutivamente adaptaciones específicas a un medio dado. Por ejemplo, Schindewolf argumenta que es obvio que no podemos representar una línea filogenética con la simple adaptación; eso sería como decir que las ballenas descienden de los ictiosaurios (reptiles acuáticos), o que los murciélagos provienen de pterodáctilos (reptiles voladores). Esos casos serían solamente asumiendo que “la selección y la adaptación al modo de vida fueran factores predominantes en la evolución de diseños estructurales”. Pero de aquí Schindewolf argumenta que tal escenario no es posible, porque claramente vemos que las ballenas no comparten relación con los ictiosaurios, ni los pterodáctilos con los murciélagos. Estas son más bien evidentes analogías, las cuales se reconocen sólo si se las compara entre diseños estructurales sumamente diferentes, puesto que, una vez que el tipo de mamíferos apareció, éste desarrolló consecutivamente adaptaciones para un medio dado, y el mismo principio es aplicado para el caso de los reptiles o cualquier grupo taxonómico reconocible. Y como la forma surge primero y posteriormente viene la función, por tanto, el ejemplo clásico de la convergencia queda completamente subordinado en la visión estructuralista de Schindewolf:

“Lo que se desarrolló primero [...] fue el tipo general de mamíferos, no como un incremento de cualquier adaptación de algún reptil especial, sino algo rigurosamente nuevo, algo independiente. Una vez que la base apareció, comenzó de nuevo una etapa de especialización que se dirigió exactamente en la misma dirección, por un lado en marsupiales y por el otro en los placentarios” (Schindewolf, 1993, pp. 347-348).

Evidentemente podemos observar que la convergencia, en la mente de Schindewolf, posee un papel secundario porque recae en la misma explicación de la ortogénesis, por lo cual, sería un caso más del paralelismo (o bien como un caso superficial de analogía, como la comparación de las alas de las mariposas y los murciélagos). Esta concepción de la convergencia, queda aún más subordinada que de lo que habían propuesto sus predecesores paleontólogos, incluso posee una definición de paralelismo que es opuesta de la sugerida por Willey (es decir, paralelismo en el sentido geométrico, véase capítulo anterior). De todo lo anterior, podemos concluir los siguientes puntos de interés para el fenómeno de convergencia de Schindewolf. Primero, que el concepto de “convergencia”, para él, resulta sumamente ambiguo pues su significado descansa en la posibilidad de la evolución independiente sin constricción. Segundo, que la similitud y origen de las estructuras se puede llevar a cabo en diferentes tiempos y en distintos ambientes, de tal manera que éstas son guiadas por un componente genético, y aunque la selección natural puede actuar, este cambio no daría resultados más allá de los límites de las estructuras que tienen un valor taxonómico, ya que éstas permanecen sin cambios durante el transcurso de la evolución, además de que el avance gradual de sus órganos que la componen poseen una potencialidad que permite desarrollar resultados parecidos. Tercero, que existen casos de analogía estricta, como la comparación de funciones entre dos estructuras, pero la explicación de ese fenómeno reside sólo en la evaluación de funciones parecidas, cuyo estudio tiene poca relevancia para la comprensión evolutiva y la verdadera relación entre los linajes en un nivel más general. Cuarto, que debido a que existen constrictiones en diferentes niveles de organización (el

tipo fundamental y la canalización), por lo tanto, los fenotipos abstractamente posibles son casi imposibles de evolucionar. Y finalmente, debido a que la selección natural es un proceso secundario para la evolución, el estructuralismo de Schindewolf no permite un lugar privilegiado para el concepto estricto de convergencia, más bien éste fue un concepto involucrado al mismo fenómeno del paralelismo.

Lo que podemos concluir en esta parte del capítulo es que Goldschmidt y Schindewolf defendieron un formalismo estricto al considerar los dos fenómenos de restricción de la forma: *la restricción por preservación del tipo* y *la restricción por canalización*. La restricción por preservación del tipo se basaba principalmente en la teoría del saltacionismo, pues fue una consecuencia de la observación de la discontinuidad entre los grupos, sus estructuras, y en su relación con la interrupción del registro fósil. Aquí es importante señalar que Goldschmidt y Schindewolf explicaron este tipo de restricción y su evolución posterior con evidencia experimental o empírica: por ejemplo, Goldschmidt probó que los sistemas del desarrollo eran tan complejos y estaban tan bien coordinados que se necesitaba el reacomodo del sistema completo para cualquier avance evolutivo significativo como el origen de una nueva especie. En tanto, Schindewolf observó que el registro fósil presentaba la conservación de estructuras elementales seguida de un cambio discontinuo de la morfología entera; además, aseguró que un proceso como la proterogénesis (retención gradual de caracteres embrionarios durante la filogenia) podía explicar esos cambios repentinos de organización.

Por otro lado, la restricción por canalización estaba fundamentada en la ortogénesis, pues del mismo modo fue una consecuencia de la observación de que las estructuras evolucionaban independientemente en rutas definidas en linajes emparentados. Goldschmidt y Schindewolf explicaron esto a través de argumentos de la ontogenia y de la evidencia del registro fósil. Goldschmidt, por ejemplo, mostró que los cambios durante el desarrollo se encontraban tan limitados que sólo se permitían ciertas rutas para evolucionar (pues interrumpir una vía equivocada podría tener consecuencias catastróficas en el resultado final del fenotipo). Mientras que Schindewolf mostró que la evolución de linajes emparentados siempre mostraban el mismo resultado estructural como las suturas en los amonites y el desarrollo de los caninos en los dientes de sable.

¿Por qué es importante hacer esta diferenciación entre estos dos tipos de constricción?, y ¿cuál es la relación que existe entre estos personajes (y los fenómenos que explican) con el desarrollo de los conceptos de paralelismo y convergencia? Lo importante es que las explicaciones que ellos hacen de los fenómenos de constricción se relacionan con la distinción entre la homología y el paralelismo. La explicación de la constricción por preservación del tipo es la explicación del origen de las homologías, mientras que la constricción por canalización es la que describe el paralelismo. Así pues, podemos percatarnos que las teorías se relacionan a los fenómenos, y estos a nuestros conceptos. Teniendo en cuenta lo anterior, la respuesta de la confusión histórica y actual de los conceptos de “homología”, “paralelismo” y “convergencia” podría descansar en el rechazo de estas teorías estructuralistas de la evolución.

-Capítulo 5-

Dobzhansky, Mayr, Simpson y la síntesis funcionalista

La aceptación del darwinismo se llevó a cabo hasta mediados del siglo XX por un proceso histórico que es generalmente conocido como la “síntesis moderna” o “síntesis evolutiva”. De acuerdo con distintos autores, este proceso histórico se basó principalmente en dos partes: 1) *La fusión de la teoría de la herencia mendeliana con la teoría de la evolución darwiniana.*- Porque los primeros mendelianos pusieron mayor atención a la variación discontinua, arguyendo que si ésta se comportaba de ese modo, entonces, las especies podrían surgir en saltos, esto le restaba importancia creativa a la selección natural, pues ésta no sería una fuerza secundaria al escoger estructuras bien formadas de un solo paso. Sin embargo, algunas investigaciones de laboratorio y los desarrollos de la biología matemática apuntaron que la teoría de la herencia mendeliana era compatible con el darwinismo. 2) *El acuerdo y la integración de las distintas disciplinas del conocimiento biológico (genética experimental, la biogeografía, la paleontología, la botánica, etcétera) basados en el suceso anterior.*- Porque cada una de las distintas disciplinas de la biología abordaba temas distintos y concebía procesos evolutivos diferentes, de tal manera que no existía un acuerdo entre esas disciplinas para desarrollar una teoría evolutiva general.

Esta segunda etapa de la síntesis comenzó a partir de la publicación del libro de Theodosius Dobzhansky, *Genetics and the Origins of the Species* (1937), después le siguió *Systematic and the Origin of Species* (1942) de Ernst Mayr y posteriormente *Tempo and Mode in Evolution* (1944) de George Gaylord Simpson. Es importante resaltar que Gould (2004, p. 534) ha identificado un cierto pluralismo en esos primeros escritos, es decir, pese a que

la selección natural se tomó como el mecanismo principal, Dobzhansky, Mayr y Simpson también admitieron la frecuencia de otros procesos evolutivos (como la deriva génica). Sin embargo, Gould indica que en las ediciones posteriores de sus obras, Dobzhansky, Mayr y Simpson prefirieron las explicaciones adaptativas, incluso a tal grado que no le dieron tanta importancia a otros procesos evolutivos. Gould (2004) y Provine (1986) llaman *endurecimiento* a este proceso. De hecho, el *endurecimiento* podría considerarse el evento más significativo para las discusiones históricas del pensamiento evolutivo, precisamente porque los arquitectos de la síntesis se han distinguido por categorizar el mecanismo de selección natural como el más importante y casi exclusivo del cambio evolutivo. Debemos admitir que Dobzhansky, Mayr y Simpson han sido considerados como los personajes más influyentes del pensamiento evolutivo del siglo XX, de ahí resalta la importancia de su estudio, porque esa preferencia en la adaptación es lo que ha conformado nuestros actuales programas de educación y de investigación. Por ello, con seguridad podemos decir que el legado que tenemos de la biología evolutiva ha estado influido por la supremacía en la función.

Theodosius Dobzhansky (Figura 5.1) nació el 5 de enero de 1900 en Nemirov, Ucrania. Desde sus estudios preuniversitarios, él se destaca por ser un gran colector de mariposas, pero después por influencia de un amigo, se especializa en los coccinélidos (mariposas), trabajos que dieron fruto en su primera publicación científica. Después, Dobzhansky fue contratado como profesor de zoología en el Instituto Politécnico de Kiev; y en 1921, él se gradúa en biología en la Universidad de Kiev. Para 1924, deja el puesto de profesor para convertirse en el asistente de Yuri Filipchenko, genetista que trabajaba en el Departamento de Genética de la Universidad de Leningrad. Es preciso mencionar que Filipchenko estuvo familiarizado con el trabajo de Thomas Hunt Morgan, de hecho también utilizó a la mosca *Drosophila* como herramienta experimental, y estuvo estudiando el efecto de los genes pleiotrópicos. La oportunidad de su vida llegó en 1927 al obtener una beca de la *International Education Board* (de la *Fundación Rockefeller*) para estudiar en los Estados Unidos y, el 27 de diciembre, Dobzhansky llegó a Nueva York para unirse al equipo de Morgan en la Universidad de Columbia. En el verano de 1928, se



Figura 5.1. Theodosius Dobzhansky (1900-1975).

traslada con Morgan al *Instituto de Tecnología de California*, un año después consigue el puesto de asistente de profesor de genética y fue hasta 1936 cuando se convierte en profesor. Dobzhansky regresó a la Universidad de Columbia en 1940 para obtener un puesto de profesor de zoología, y ahí permaneció hasta 1962, para ser ahora profesor en el Instituto Rockefeller (ahora Universidad de Rockefeller) en Nueva York. Finalmente, en 1971, Dobzhansky se cambia al Departamento de Genética de la Universidad de California, Davis, estableciéndose ahí hasta que fallece en 1975. Dobzhansky publicó aproximadamente 600 artículos, incluyendo una docena de libros con temas variados que van desde la experimentación, la teoría de la evolución, hasta ensayos de filosofía. Recibió una gran cantidad de reconocimientos, perteneció a numerables asociaciones científicas, pero su contribución más importante, sin duda alguna, fue su papel dentro del movimiento de la síntesis moderna.²²

²² Para una revisión biográfica más detallada de Dobzhansky, véase Ayala, 1985.

La gran cantidad de publicaciones que llevaron a la síntesis empezaron a llegar una vez que Dobzhansky publicó su monumental *Genetics and the Origins of the Species* en 1937. Pero ¿por qué este libro fue tan importante? Las publicaciones anteriores de genética pertenecían a diversas tradiciones que no concordaba con el darwinismo, como por ejemplo los estudios de William Bateson, Hugo De Vries o la genética de Richard Goldschmidt, y por otro lado, tenemos la genética de poblaciones, la cual se basó principalmente en la teoría de la herencia matemática; así pues, el libro de Dobzhansky se destaca por mostrar que los estudios de la genética experimental podrían decir mucho acerca de la teoría de la evolución. Dobzhansky mostró que los laboratorios eran una herramienta bastante útil para deducir los procesos que suceden en el mundo evolutivo real, en otras palabras, al tener cierto control de la variación y al estudiar su origen con sumo detalle, esto proporcionaba una ventaja para entender los procesos fundamentales que han llevado hacia el origen de las especies. Teniendo en cuenta esto, Dobzhansky concluye que la selección natural, cuyo efecto se puede medir dentro del laboratorio, sería el principal medio que produce cambio evolutivo a nivel intraespecífico. Siguiendo el esquema de los laboratorios, se podría llegar a pensar que los biólogos experimentales tendrían más ventaja que los biólogos de campo (llamados también naturalistas), ya que sólo se necesita extrapolar lo observado en el laboratorio al mundo natural; pero el contrarrestar este argumento sería la contribución más importante para la idea de una síntesis.

Ernst Walter Mayr (Figura 5.2) nació el 5 de julio de 1904 en Kempten, Alemania. Desde muy temprana edad, mostraba ya las cualidades de un gran naturalista, pues a los 9 años observaba e identificaba las diferentes especies de aves de su comunidad. En 1917, debido al fallecimiento de su padre, la familia de Ernst se mudó a la ciudad de Dresden, ahí estudia en el Royal Gymnasium. Sin embargo, su afición por la observación de aves nunca cesó; de hecho, en 1922 se unió a un grupo de ornitólogos conocidos como la *Asociación de Ornitólogos Sajones*. Ahí conoce a Rudolf Zimmermann, un aficionado experto en aves, quien influiría mucho en él sobre los aspectos de la ornitología. Debido a una tradición familiar, en 1923, Mayr comienza sus estudios en medicina en la Universidad de Greifswald. Pero sus planes se ven

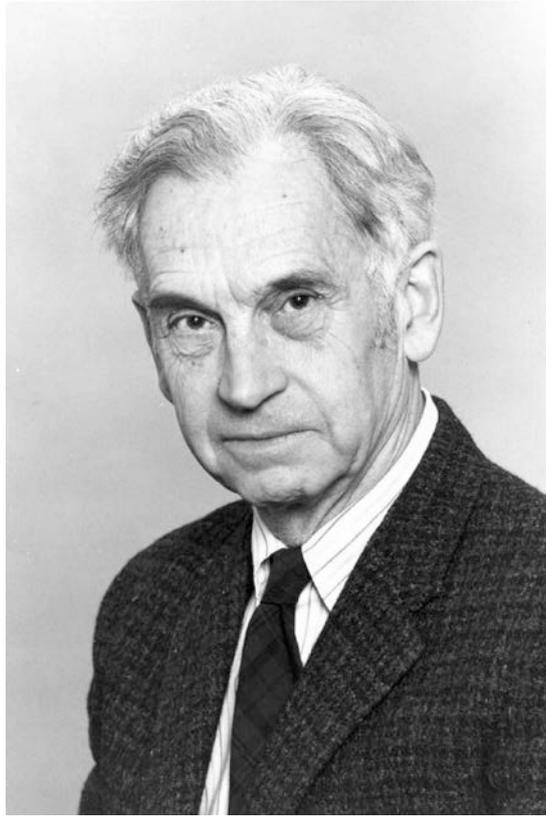


Figura 5.2. Ernst Mayr (1904-2005).

modificados cuando conoce a Erwin Stresemann, uno de los ornitólogos más reconocidos de la época, pues él, al reconocer el talento de Mayr, intenta convencerlo para cambiarse a la Universidad de Berlín en donde obtendría un título de zoólogo. Con la condición de que debía conseguir el grado en poco más de un año, Stresemann le ofreció un trabajo en el Museo de Historia Natural en Berlín y una expedición a los trópicos. Mayr aceptó la propuesta y obtuvo el grado en 1926, Stresemann cumple su palabra contratándolo como asistente en el Museo de Historia Natural en Berlín; después con el financiamiento de Lord Walter Rothschild y del Museo Americano de Historia Natural de Nueva York, en 1928, Mayr viaja durante dos años a Nueva Guinea y después a las islas Salomón. Posteriormente, llega a Alemania en 1930, un año después es invitado al Museo de Historia Natural de Nueva York y consecutivamente obtiene un puesto ahí como curador de la colección de ornitología, el cual ocupó hasta 1953. Es durante esa época cuando desarrolla sus principales ideas evolutivas y publica su *Systematics and the Origin of*

Species en 1942, la segunda obra de mayor importancia para la síntesis moderna.

En 1953, Mayr fue nombrado Profesor de Zoología Alexander Agassiz, en la Universidad de Harvard. Es en esa etapa cuando Mayr se convierte en una gran personalidad sobre el tema de la evolución y uno de sus principales libros fue *Animal Species and Evolution* (1963), el cual sería considerado como una versión mejorada de *Systematics and the Origin of Species*. Pero Mayr también se desarrollaría dentro de los terrenos de la historia y filosofía de la biología; sus temas de estudio fueron la evolución, el papel de la síntesis moderna y la defensa de la biología como ciencia autónoma. Mayr se destacó en esas áreas del conocimiento y muchos de sus libros, como *The Growth of Biological Thought* (1982), *Toward a New Philosophy of Biology* (1988); *This is Biology* (1997), *What Evolution Is* (2001) y *What Makes Biology Unique?* (2004), se volvieron básicos para la preparación de todo biólogo. Ernst Mayr fue un eminente naturalista, especialista en la ornitología, arquitecto de la síntesis moderna, líder e influyente de la biología evolutiva y experto en la historia y filosofía de la biología; obtuvo grados en universidades de gran prestigio como la Universidad de Oxford, Cambridge, Harvard, Berlín; contribuyó a más de 750 artículos, 21 libros y fue galardonado un sin fin de veces; vivió y participó en los acontecimientos más importantes de la biología evolutiva del siglo XX, pues murió en el 2005 a sus 100 años de edad.²³

Como hemos señalado, el libro de Mayr, *Systematics and the Origin of Species*, fue el segundo, en orden cronológico, de mayor importancia para el desarrollo de la síntesis. A través del libro, Mayr enfatizó la importancia del naturalista para la teoría de la evolución, pues no sólo bastaba con la genética experimental para dar cuenta con los mecanismos que llevan hacia el origen de las especies. Por ejemplo, Mayr señaló que el aislamiento geográfico era un requisito fundamental para explicar la discontinuidad entre las especies: los individuos que conforman una misma población podrían separarse por una barrera geográfica (por ejemplo, las islas), de manera que ellos estarían aislados de su población ancestral, esto impediría el flujo de genes y cada uno adquiriría sus caracteres distintivos. Mayr creyó haber propuesto una nueva

²³ Para una revisión biográfica más detallada de Mayr, véase Haffer, 2007.

metodología científica, la cual llamó “la nueva sistemática”, pues de acuerdo con ella, los mecanismos que se explican en el nivel intraespecífico (es decir entre variedades de la misma especie) podían servir para explicar la historia evolutiva de todos los taxones. Aunque Mayr mostró entusiasmo sobre la posibilidad de que el darwinismo conquistara la cuestión de las discontinuidades en todos sus niveles, él necesitó del apoyo de otras disciplinas que estudiaban el enfoque macroevolutivo con más detenimiento, por ejemplo, la paleontología, y de esta manera entramos a nuestro siguiente personaje.

George Gaylord Simpson (Figura 5.3) nació en Chicago, Illinois, el 16 de junio de 1902; pero su infancia y juventud la vivió en Denver, Colorado. Simpson entró a la Universidad de Colorado (Boulder) en 1918, y luego en 1920 tomó cursos de geología y paleontología con Arthur J. Tiejé, quien le sugirió terminar sus estudios en la Universidad de Yale, el mejor centro de estudios de la paleontología. Simpson viajó a Yale en 1922, un año después se graduó, especializándose en los mamíferos del Mesozoico bajo la supervisión de Richard S. Lull. En 1926, Simpson hizo una breve estancia en el Museo de Historia Natural de Londres para estudiar el material correspondiente del museo. En su época de estudiante en Yale, él había sido contratado como asistente de campo de verano por el famoso paleontólogo William D. Matthew del Museo Americano de Historia Natural en Nueva York. Sus esfuerzos lo recompensaron al obtener un puesto en 1927 en el Departamento de Paleontología de Vertebrados del Museo Americano, en donde permaneció la mayor parte de su carrera profesional. Un suceso interesante es que en 1942, Simpson se alistó en la armada de los Estados Unidos para participar en la Segunda Guerra Mundial. Él hizo varias campañas tanto en África como Italia principalmente. A su regreso, en 1944, se le asignó un puesto en el nuevo Departamento de Geología y Paleontología en el Museo Americano, y un año después, fue profesor de zoología en la Universidad de Columbia. Como profesor, dio clases de biología evolutiva y paleontología de vertebrados. Simpson trabajó en los mamíferos del Mesozoico y Cenozoico de Norte América y mamíferos del Terciario de Sudamérica; hizo varias expediciones al campo (Florida, Montana, Venezuela, Brasil y la Patagonia, Argentina), hasta



Figura 5.3. George Gaylord Simpson (1902-1984).

que un accidente lo dejó incapacitado. En 1959 fue nombrado Profesor Alexander Agassiz en el Museo de Zoología Comparada de Harvard; ahí dio cursos de evolución junto con Ernst Mayr. Para su retiro, Simpson se anticipó al comprar una casa en Tucson, Arizona, luego se unió a la Universidad de Arizona en 1967, convirtiéndose en profesor emérito en geociencias en 1982. George Simpson inauguró un nuevo periodo en el estudio de la paleontología de vertebrados y junto con Edward Drinker Cope, Henry Fairfield Osborn, y William Barrymore Scott, figura como uno de los grandes paleontólogos de la historia. Simpson fundó la Sociedad de Paleontología de Vertebrados, perteneció a distinguidas asociaciones científicas, y publicó más de 500 artículos, cuyos temas incluyen la paleontología y la evolución.²⁴

Pero quizá el tema más destacado que le concierne a nuestro estudio es la publicación del libro de Simpson, *Tempo and Mode in Evolution*, el cual contribuyó a la síntesis al corroborar los hechos del darwinismo bajo la

²⁴ Para una revisión biográfica más detallada de Simpson, véase Whittington, 1986 y Olson, 1991.

interpretación de la paleontología. Antes del libro, ya existían algunas ideas darwinistas aunadas a la paleontología, pero ¿por qué fue tan especial el libro de Simpson? De acuerdo con Gould (1980), en primer lugar, *Tempo and Mode* era un libro único en el sentido que estaba fuera de la tradición paleontológica de su época; los paleontólogos escribían de evolución, pero la mayoría eran descripciones de los fósiles encontrados, o bien sólo establecían su filogenia, pocos se dedicaban al estudio de los procesos y mecanismos que llevaban al cambio evolutivo. En segundo lugar, el libro contiene gráficos, distribución de frecuencias y modelos representativos, “ninguna innovación paleontológica podría haber sido más impactante que esto”; el libro de Simpson introdujo un nuevo estilo de información cuantificada, único en comparación a los trabajos tradicionales de paleontología. En tercer lugar, Simpson mostró un buen argumento, señalando que el darwinismo podía ser consistente con el registro fósil, por lo que no se necesitaba de una teoría especial de la macroevolución (como el saltacionismo y la ortogénesis). Y, en la opinión de Cain (1992), *Tempo and Mode* fue el puente que unió la genética de poblaciones con la paleontología. Esto permitió una mayor confianza en el argumento de la extrapolación (es decir, que los procesos microevolutivos explican también la macroevolución), pese a que el libro en sí mismo mantuvo un cierto margen de la exclusividad de la paleontología para mediar con la evolución a mayor escala. Pero, ¿qué significado tuvo la síntesis?

De acuerdo con Mayr (1980a, p. 36-40), la síntesis es la unión de diferentes disciplinas para apoyar la teoría original de Darwin; también puede significar un acuerdo entre las distintas tradiciones de investigación, porque muchos naturalistas (es decir, los científicos que investigan en el campo) empezaron a asociar los nuevos descubrimientos de la genética y a su vez los genetistas comenzaron a asociar las investigaciones de los naturalistas; en otras palabras, hubo una reconciliación entre genetistas y naturalistas. Por otro lado, la síntesis se caracterizó por el rechazo de teorías que poseían “ideas erróneas de la herencia” (lamarckismo, saltacionismo y la ortogénesis). En general, “el significado crucial de la síntesis consistió en la fusión de los marcos conceptuales ampliamente alejados de experimentalistas y naturalistas. Por eso, resulta bastante lógico designar a este proceso como la síntesis”. Según Provine (1980, p. 399), la síntesis fue uno de los eventos más importantes de la

historia de la biología y, aunque la teoría original de la evolución de Darwin por selección natural ya era conocida desde 1859, sus consecuencias no habían sido incorporadas en la mayoría de las disciplinas del pensamiento biológico. Debido a esto, la teoría de la evolución y la biología tuvieron un nuevo significado; de hecho, Provine aseguró que “la síntesis es casi el surgimiento de la biología moderna”. De acuerdo con Provine (1980, p. 405-407), otro punto crucial de la síntesis fue el hecho de que la mayor parte de los científicos, de las distintas disciplinas, pensaban de manera diferente hasta finales de los cuarenta. Sin embargo, en los años posteriores, disciplinas como la sistemática y la genética, comenzaron a interactuar y, por otro lado, el libro de Simpson pudo mover aquellas barreras que no permitían la comunicación entre las disciplinas, por ejemplo, establecer que la macroevolución podía estudiarse con los hechos conocidos de la genética.

Ahora bien, si aceptamos los supuestos: 1) que la síntesis fue un acuerdo entre distintas tradiciones de investigación (por ejemplo, entre naturalistas y experimentalistas), 2) que se eliminaron las teorías que contenían concepciones erróneas de la herencia como el lamarckismo, el saltacionismo y la ortogénesis y, 3) que se quitaron las barreras que impedían la comprensión entre las disciplinas (como la genética y la paleontología). Si esto es verdad, ¿por qué hablar de una síntesis funcionalista? Como vimos en el capítulo anterior, la idea de una visión unificadora no fue exclusiva de los darwinistas; de hecho la única diferencia que tenían con los antidarwinistas es que éstos últimos rechazaban la perspectiva de la selección natural como el principal factor evolutivo. De cualquier forma, a continuación presentaremos un análisis de las obras originales que dieron origen a la síntesis funcionalista. Veremos la preferencia que ellos tenían en las explicaciones adaptativas, incluso, yendo más lejos, durante el proceso que se ha denominado como *endurecimiento*. También veremos de qué manera concibieron y definieron los conceptos de paralelismo y convergencia bajo esa perspectiva. Presentaremos que no fue la evidencia científica la que formó parte del rechazo hacia los antidarwinistas, sino fue la retórica, el discurso y las circunstancias sociales que permitieron la aceptación del darwinismo. Esa situación nos ayudará a entender el destino final que tuvieron los conceptos modernos de homología, paralelismo y convergencia.

Dobzhansky y el origen de las especies

¿Podemos reproducir en el laboratorio el origen de las especies?, es más, ¿podríamos intuir el surgimiento de los géneros, familias, órdenes y clases a partir de los experimentos realizados en la mosca de la fruta? Estas preguntas fueron un gran desafío en los años treinta del siglo XX, pero quien realmente llevó a cabo un estudio exhaustivo sobre este tema, tomando en cuenta el darwinismo a la luz de la genética, fue precisamente el genetista Theodosius Dobzhansky en su libro *Genetics and the Origin of Species* publicado en 1937. El objetivo principal del libro de Dobzhansky fue tratar de explicar los mecanismos que conllevan al origen de las especies a través de los hechos conocidos de la genética de su tiempo; por supuesto, Dobzhansky mantuvo una consideración privilegiada a la genética de poblaciones, no obstante, la genética en la que él se basó fue principalmente la mendeliana experimental cuyas raíces se pueden trazar en los estudios del laboratorio de Thomas Morgan y su equipo.

Las ventajas del laboratorio, para cualquier cuestionamiento científico, son muchas porque el poder de la experimentación permite mantener ciertas variables controladas que en condiciones naturales no podrían estudiarse con mucha facilidad, esto es, que los evolucionistas podrían dejar de ser naturalistas de campo y, más bien, ahora tendrían la oportunidad de imitar aquellas condiciones naturales en los laboratorios. Éste fue principalmente el punto de partida de Dobzhansky quien intentó llevar a cabo todo un programa de investigación en los laboratorios para entender el problema de la variación en general: “La elegancia y precisión de los métodos proporcionados por la genética, para controlar los resultados experimentales que involucran muchas características hereditarias de las cruces de individuos diferentes, han llevado a decir que el problema de la herencia ya se solucionó” (Dobzhansky, 1937, p. 10). Sin embargo, Dobzhansky pensó que el problema de la herencia podría ser más complejo de lo que se suponía, pero que por el momento era lo suficientemente precisa para entender lo que Darwin nunca entendió. De aquí, él señaló que Darwin siempre había enfatizado que el problema de la evolución

era el problema de la variación, el cual desafortunadamente no podía solucionarse en su tiempo, pero:

“En este siglo [XX] se ha proporcionado una solución, aunque tan sólo una parte de ella, al problema del origen de la variación hereditaria, y esto gracias a la aplicación de la genética moderna. Ahora es evidente que las mutaciones genéticas, la estructura y el número de cambios cromosómicos son las principales fuentes de variación. Los estudios de este fenómeno se han limitado necesariamente y principalmente a los laboratorios y a los organismos [*Drosophila*] que son los objetos de estudios más adecuados para éstos” (Dobzhansky, 1937, p. 118).

Dobzhansky reconoce que la idea de reproducir la evolución en un laboratorio podría sonar un poco descabellada, pero afirma que sin los experimentos en los laboratorios estaríamos regresando a los tiempos de Darwin. Resulta clara la posición que toma Dobzhansky, porque pensaba que una de las grandes debilidades de la teoría de la evolución darwiniana era precisamente lo que implicaba el conocimiento de la variación. Ahora Dobzhansky creía haber encontrado el meollo del asunto y trató de rellenar el hueco faltante de la teoría original de Darwin. La diversidad y todas aquellas diferencias que Darwin llamó “variación”, ahora serían entendidas bajo condiciones propicias que demandan una buena ciencia: “La diversidad orgánica, las diferencias entre individuos, razas y especies, pueden ser experimentalmente determinadas por elementos genéticos y cromosómicos, que pueden resultar equivalentes, en todos los aspectos, a las mutaciones y a los cambios cromosómicos que se originan en el laboratorio” (Dobzhansky, 1937, p. 118). Pero Dobzhansky reconoció que estudiar la variación no era todo lo que se demandaba en la evolución, esto era más bien una parte de los mecanismos, porque aunque conociéramos los materiales de construcción esto no implicaba el orden y la elaboración del edificio, por ello, era necesario conocer todos los aspectos e ingredientes esenciales para la elaboración de las especies.

Evidentemente esto parecería una especie de receta de cocina, pero la analogía es adecuada porque el libro de Dobzhansky se presenta como un

procedimiento experimental en el que se podría reproducir la evolución en una caja de Petri y después extrapolarla a la historia natural de las especies. En cualquier caso, Dobzhansky propone ciertas etapas o niveles en las que la evolución puede ocurrir a partir de la observación experimental: La primera etapa está determinada por *las mutaciones y los cambios cromosómicos*, los cuales representan la fuente del cambio evolutivo y la diversidad en general. La segunda etapa está determinada por *la integración de las mutaciones en la composición genética de las poblaciones naturales*, cuyas bases están fundamentadas en la genética de poblaciones y la genética experimental. La tercera etapa está determinada por *la diferenciación y fijación de la estructura genética de una población* que implica principalmente mecanismos de aislamiento reproductivo. Entonces ¿cómo procedería la evolución a partir de la observación del laboratorio?

1) *Las mutaciones y los cambios cromosómicos.*- Según Dobzhansky, el término mutación es referido a los cambios de un gen, el cual es identificado como “una variación en los caracteres morfológicos o fisiológicos de los organismos que se heredan de una manera mendeliana en las cruces entre las formas mutantes y las ancestrales” (Dobzhansky, 1937, p. 17). Las mutaciones pueden generar cambios graduales en las moscas de la fruta como: el color de los ojos y los ocelos, los tamaños de ojos, antenas, apéndices, el diámetro y las formas de las cerdas; cambios en los órganos internos de los organismos (o bien, en características puramente fisiológicas) como: la reacción de la luz y la gravedad, los factores que determinan el sexo, la longevidad, el número de huevos que se depositan, el tiempo en que se desarrolla el individuo, el crecimiento en general, etcétera. Cualquiera de estas mutaciones pueden ser rastreadas para investigarse con sumo detalle, aunque lo importante de esto es considerar que existen mutaciones que son letales para el organismo, lo cual muestra lo difícil que puede ser detectarlas; aun así, según Dobzhansky, podemos observar mutaciones a gran escala como las que se registran bajo el fenómeno de homeosis, es decir, aquellas transformaciones que se identifican por el desarrollo de un órgano en vez de otro, como la presencia de dos pares de alas en algún díptero (cuando es evidente que los dípteros presentan sólo un par en condiciones naturales).

A partir de lo anterior, es fácil preguntarse, ¿las mutaciones a gran escala son importantes para el cambio evolutivo? Dobzhansky responde que no, porque, por un lado, esas mutaciones son menos frecuentes que las mutaciones a pequeña escala: “La frecuencia elevada de las mutaciones producidas por cambios pequeños en el fenotipo hace suponer [...] que éstas juegan un papel más importante en el proceso evolutivo que las mutaciones con grandes efectos” (Dobzhansky, 1937, p. 26); y, por otro, porque las mutaciones con efectos significativos en el fenotipo son casos raros de recesividad: “En varios casos se ha establecido [...] que las aberraciones de esta especie son en realidad tipos hereditarios, sobre todo recesivos a la condición normal, los casos raros de genes recesivos, llevados por mucho tiempo en las poblaciones en estado heterocigoto, emergen como homocigotos por el cruzamiento ocasional de dos portadores” (Dobzhansky, 1937, pp. 44-45).

En general, Dobzhansky postula que podemos observar y estudiar el comportamiento de las mutaciones desde diferentes ángulos, por ejemplo: si las tasas de mutaciones son las mismas para un mismo gen, si éstas son diferentes en distintos genes, si las mutaciones presentan cambios patológicos, si hay efectos de correlación en distintos genes, si las mutaciones se producen de manera constante, etcétera. Otro punto importante es pensar si las mutaciones pueden dirigir el cambio continuo de la morfología en general. Pero Dobzhansky responde que la selección natural es el proceso que contrarresta esto, pues elimina las mutaciones para incrementar la adaptación de los organismos a su ambiente. Él concluye que la mutación no puede ser una evidencia en sí misma del proceso evolutivo total, porque su importancia subyace en que ésta es la materia prima de la evolución, por lo tanto, su estudio es la base primaria de la explicación de las diferencias intraespecíficas: “El único método conocido del origen de las diferencias genéticas es la mutación, de hecho, cualquier cambio de la estructura genética es una mutación por definición” (Dobzhansky, 1937, p. 39).

Por otro lado, Dobzhansky comenta que otro tipo de fuente donde se produce variación es el arreglo y el cambio de posición en los cromosomas, pero ¿dichos arreglos como la inversión, translocación y duplicación pueden originar cambios discontinuos a la manera de Goldschmidt? Dobzhansky

responde que el papel de los cambios cromosómicos no está bien entendido y es difícil saber técnicamente si éstos son realmente importantes para la evolución. Es bien sabido que los efectos fenotípicos se producen por las mutaciones del gen, su duplicación, su pérdida, y para el caso que es tratado aquí, por su localización dentro del cromosoma. Pero, según Dobzhansky, los genes son partículas discretas, independientes, que pueden separarse unas de otras por el entrecruzamiento y el rompimiento cromosómico, de tal manera que siempre conservan sus propiedades químicas. Los cromosomas son quienes portan los genes y cualquier arreglo en la posición del gen dentro del cromosoma, en teoría, no debe afectar sus propiedades químicas; aunque parte de la función del gen depende de la posición que tiene en el cromosoma.

Por otro lado, según Dobzhansky, los estudios muestran que las translocaciones, las inversiones y otras aberraciones cromosómicas inducen las mutaciones cuyos genes se localizan en la parte del rompimiento o ligamiento del cromosoma, pero no hay criterio para decidir si esto se debe a la reestructuración cromosómica o a una mutación normal. Tomando en cuenta esto, Dobzhansky concluye que los cambios cromosómicos debidos al arreglo de posición, producen efectos fenotípicos similares a los observados a las mutaciones génicas, es decir, no hay mucha diferencia entre ambos, en cuanto al efecto que producen: "En cualquier caso, los efectos de posición muestra que las mutaciones génicas y los cambios cromosómicos no son necesariamente fenómenos fundamentalmente distintos así como aparentan ser desde el principio" (Dobzhansky, 1937, p. 117). Por último, solo falta agregar que en el caso de la duplicación cromosómica, Dobzhansky (1937, p. 192) reconoce que éste es el único método en el cual podemos observar un cambio discontinuo para la formación de las especies, sin embargo, estos casos se dan especialmente en plantas por el fenómeno de poliploidía debido a la hibridación de dos especies diferentes.

2) *La integración de las mutaciones en la composición genética de las poblaciones naturales.*- Una vez que se producen las mutaciones, el siguiente paso es introducir esos genes a la población. Los genes pueden desaparecer o incrementar su frecuencia en las generaciones subsiguientes; por supuesto, el destino de cada uno de estos genes depende de factores como la migración, y principalmente de la selección natural cuyo papel es moldear la estructura

genética de las poblaciones para desarrollar nuevas formas que puedan acomodarse a un ambiente ecológico y, especialmente, a un hábito reproductivo. Como habíamos comentado anteriormente, para cubrir esta fase, Dobzhansky recurrió a la genética de poblaciones, pues él creyó que ésta disciplina tenía una mejor explicación que cualquier otra como la morfología o la sistemática. Por ejemplo, sobre la discusión del término de “raza”, cuyo problema se centraba en la descripción fenotípica de las diferencias intraespecíficas, Dobzhansky afirmó que esas diferencias entre los grupos de individuos significaban que ellos poseían distintos genes; después analizó el término de “razas geográficas” cuya definición subyacía en los individuos de la misma especie que habitan regiones geográficas determinadas. Él observó que la distribución geográfica supone que las poblaciones cuentan con genes separados que se distribuyen independientemente para cada región. Dobzhansky argumentó que las razas no representaban ningún estado estático, más bien eran un producto de un proceso continuo de cambios genéticos, ya que la formación de esas razas comenzó con la integración y frecuencia de ciertos genes, los cuales van mutando y, por ende, transformándose en esa parte de la población. Por lo tanto, él concluye que la mejor observación de ese proceso es a nivel genético y no en la simple abstracción de la especie:

“La variabilidad racial debe ser descrita en términos de frecuencias de genes individuales en diferentes regiones geográficas o en grupos de individuos que ocupan hábitats definidos. Esa descripción es más adecuada que el método usual, el cual consiste en descubrir el promedio abstracto de los fenotipos raciales, pero además incluye no sólo una descripción del estado presente de la población, sino también de sus potencialidades futuras [...] Es la geografía de los genes la que debe estudiarse, no el promedio de los fenotipos” (Dobzhansky, 1937, p. 63).

Aunque apoyando la genética de poblaciones (de Fisher, Wright y Haldane), Dobzhansky fue más allá de la descripción matemática, incluso más que el científico de campo pues, como experimentalista, su objetivo fue mostrar

el poder de los laboratorios para imitar lo que sucede en el mundo natural. Por ejemplo, para Dobzhansky, el proceso indiscutiblemente más importante de la evolución es la selección natural, pero el sustento de esta creencia subyace en el postulado de que en la actualidad, es decir, en el lapso de tiempo de una vida humana, no se ha registrado ningún proceso evolutivo importante para la mayoría de las especies modernas; así, por inferencia, Dobzhansky dice que podemos suponer que la selección natural es el proceso predominante y común de la evolución, ya que ésta se puede reproducir en los laboratorios y, por lo tanto, provee la evidencia empírica más plausible para entender la evolución: “La selección natural puede estudiarse experimentalmente, siempre y cuando se cuente con los objetos de estudios favorables y bajo las circunstancias favorables”. Pero, ¿un estudio cuidadoso del laboratorio puede interpretar el origen de las especies?

“Obviamente es imposible reproducir en el laboratorio, bajo condiciones controladas, la evolución de [...] la tribu de caballos o de monos antropoides. Además, el trabajo de la selección natural es de necesidad confinada, principalmente, a los experimentos en los cuales el ambiente de los organismos se modifica de manera artificial, y en el que los cambios en la constitución genética de las poblaciones, se registran” (Dobzhansky, 1937, p. 151).

“La evidencia presentada provee una demostración de efectividad de la selección natural. Asimismo, esto muestra que las diferencias entre sepas, razas y especies son, en algunos casos, de tal naturaleza que su origen por selección natural es la única inferencia razonable” (Dobzhansky, 1937, p. 158).

3) *La diferenciación y fijación de la estructura genética de una población.*- De acuerdo con Dobzhansky, las razas y las especies pueden subsistir como tales a medida que su constitución genética se preserve, pero esto será proporcionado por algunos mecanismos que aseguren su aislamiento reproductivo. Por ejemplo, si existe una reproducción ilimitada en una población definida, habrá un intercambio de genes que nunca podrá llevar a la

especiación, ni siquiera pensando en el trabajo que efectúan los otros procesos evolutivos (mutación, selección, tamaño de la población y migración), por ello, es necesario describir una serie de mecanismos que incitan el aislamiento (ecológico, reproductivo, mecánico, esterilidad de los híbridos, etcétera) porque estos evitan el intercambio de genes: “Cualquier agente que impida el cruzamiento de los grupos de individuos producirá el mismo efecto genético, es decir, disminuye o reduce a cero la frecuencia del intercambio de genes entre los grupos” (Dobzhansky, 1937, p. 230). Entonces una vez que las poblaciones estén aisladas, el siguiente y último paso decisivo es la diferenciación y fijación genética de esas poblaciones independientes, cuyo resultado es el origen de especies, las cuales se pueden definir por presentar cierto grado de discontinuidad genética. Esta discontinuidad genética es producto de la fijación de características fenotípicas de dos poblaciones hermanas separadas. Esto no significa que éstas se originaron por un proceso discontinuo o repentino, por el contrario, son más bien el resultado del aislamiento reproductivo de las razas que presentaban una evolución continua de mutación y selección de genes a lo largo de los años:

“Las discontinuidades, que en la actualidad vemos entre las formas emparentadas, se originaron por un proceso gradual, por lo que si pudiéramos reunir a todos los individuos que han vivido sobre la Tierra, veríamos una serie continua de formas. Todos estos cambios han tomado lugar debido a causas que continúan operando y que, por ende, pueden ser estudiadas experimentalmente” (Dobzhansky, 1937, p. 7).

Como es evidente, Dobzhansky no sólo habría pensado que la receta aplicaba para el origen de las especies; por supuesto, la cita anterior muestra que los trabajos en el laboratorio, sobre la mosca *Drosophila*, podrían ser extrapolados a la evolución de las ballenas o al origen de los caballos. No obstante, Dobzhansky, en el prefacio del libro, propuso dejar la consideración macroevolutiva como tema para discutirse en otras disciplinas de la biología, porque, dentro de lo que cabe, sobre la suya, la consideración resultaba restringida: “En cualquier caso, un genetista no tiene más remedio que limitarse

a los fenómenos microevolutivos, los cuales se encuentran al alcance de su método”. Aunque, más adelante, dejó claro que la mejor consideración era intuir que ambos términos podrían tratarse bajo el mismo tema de investigación, puesto que es imposible experimentar durante millones de años: “Por esa razón, estamos obligados [...] a opinar que los mecanismos macroevolutivos y microevolutivos son idénticos, debemos continuar con este supuesto e impulsar nuestra investigación lo más lejos que se pueda, trabajando sobre esta hipótesis (Dobzhansky, 1937, p. 12).

Endurecimiento.- Indudablemente, podemos reconocer que Dobzhansky estuvo inclinado a la versión funcionalista de la evolución. De hecho, él había reconocido dos escuelas separadas que trataban de explicar el fenómeno evolutivo desde dos perspectivas diferentes: por un lado, reconoce la disciplina de la morfología, que estuvo encargada en la descripción de la diversidad a través de prototipos, y que vinculaba el estudio de la ontogenia para entender la filogenia; por otro lado, hablaba de la genética, que nace como una rama de la fisiología, la cual se dedica a entender la diversidad y los mecanismos responsables de la producción y mantenimiento de la variación. Hemos visto parte de esta discusión, pero en general Dobzhansky pensaba que el método de la sistemática de la morfología se basaba solamente en abstraer las unidades taxonómicas las cuales representaban cierta estática, en cambio, la ciencia de la genética, al ser una ciencia fisiológica, mostraba una dinámica, por lo menos en poblaciones controladas en el laboratorio. De aquí que, en el último capítulo de su libro, Dobzhansky propone que al haber descrito el origen de las especies por procesos conocidos experimentalmente, la conclusión recaía en afirmar que la categoría de especie sería la única unidad taxonómica real porque estaría fuera de cualquier conveniencia de abstracción humana. Ahora bien, si extrapolamos el surgimiento de las especies por cambios genéticos continuos, entonces, la diversidad y la discontinuidad de las categorías taxonómicas más elevadas podrían explicarse por el mismo mecanismo que vemos en la actualidad, es decir, que son productos causados por la interacción ambiental.

Con respecto al proceso conocido como el “endurecimiento”, Gould (2004, p. 555) hace mención que en las ediciones posteriores de *Genetics and the Origin of Species*, Dobzhansky se vuelva aun más adaptacionista, de

hecho, en estas ediciones insiste en que todo cambio es primordialmente adaptativo, pues suprime los capítulos de la poliploidía y cambios cromosómicos, e incluso añade un nuevo capítulo para hablar del polimorfismo adaptativo. Bajo mi punto de vista, es cierto que Dobzhansky muestra cierto pluralismo en la primera versión de *Genetics*, pero a mí me parece que él siempre se perfiló hacia un darwinismo estricto (aunque quizás no tan exagerado como Fisher). Quizás el punto más importante sobre este cambio en las ediciones posteriores, es precisamente el problema de la macroevolución. De hecho, una vez que surgieron algunas obras especializadas en los estudios de la macroevolución que apoyaron el darwinismo (por ejemplo, Simpson (1944) en la paleontología, y Rensch (1947) en la morfología);²⁵ Dobzhansky (1951, p. 17) aprovechó este sustento para inferir decididamente que la microevolución y la macroevolución se podían explicar por el mismo proceso:

“Un genetista sólo puede acercarse a los fenómenos macroevolutivos por lo que puede inferir de los fenómenos microevolutivos conocidos. Evidentemente es imposible reproducir en el laboratorio la evolución de la tribu del caballo o del género *Drosophila*. Lo único que se puede hacer es examinar las pruebas de la macroevolución, las cuales han sido acumuladas por los paleontólogos y los morfólogos, e intentar decidir si éstas concuerdan con la hipótesis de que todos los cambios evolutivos se componen de los microevolutivos [...] Las palabras ‘microevolución’ y ‘macroevolución’ son términos relativos que sólo tienen un significado descriptivo, ninguna de las dos difiere en cuanto a las causas” (Dobzhansky, 1951, p. 17).

¿Cómo podríamos explicar los caracteres distintivos del género, familia, orden, clase, y fílum? Para solucionar esto, Dobzhansky recurre al modelo del paisaje adaptativo de Wright, pero con una diferencia fundamental porque, como bien había señalado Gould (2004, p. 556): “Dobzhansky altera de manera sutil el sentido del modelo [original de Wright] de una explicación de la no optimalidad, con importantes aspectos no adaptativos a un argumento

²⁵ Aunque en realidad, en *Tempo and Mode in Evolution*, Simpson abogó por la exclusividad de los estudios de la macroevolución para la paleontología, véase más adelante.

adaptacionista sobre soluciones óptimas”. Según Dobzhansky, los grupos que tienen combinaciones de genes relacionados, al tener cierta capacidad para ocupar ciertos nichos, se pueden representar mediante los picos adaptativos los cuales se encuentran en las partes más altas del campo, mientras que las partes de transición entre un pico y otro, los valles, están representadas por aquellas combinaciones de genes desfavorables para la supervivencia. De aquí plantea que, al existir una relación entre la diversidad de organismos y la de nichos ecológicos que hay en la Tierra, las discontinuidades se podrían explicar como un proceso de movimiento de genes favorables, con fenotipos bien adaptados, que buscan un lugar privilegiado en los picos más elevados del paisaje, por ello, las poblaciones no bajan a los valles, porque, si bajan, éstas inmediatamente morirían debido a que tendrían un mínimo grado de adaptabilidad. Entonces, la discontinuidad de las especies se explica porque éstas se encuentran en un pico adaptativo elevado para el nivel de especies, pero si nos alejamos más de la perspectiva de ese campo, encontraremos una cordillera que representaría el nivel de género, y así sucesivamente:

“De esta manera, el nicho ecológico ocupado por la especie `león´ está relativamente mucho más cerca de los ocupados por el tigre, el puma y el leopardo que aquellos ocupados por el lobo, el coyote y el chacal. Los picos adaptativos de los felinos forman un grupo diferente que el del pico de los caninos. Pero los picos felinos, caninos, úrsidos, mustélidos y otros grupos de picos forman la `cordillera´ adaptativa de los carnívoros que está separada por profundos valles adaptativos de la `cordillera´ adaptativa de roedores, quirópteros, ungulados, primates y otros. A su vez, estas `cordilleras´ son miembros del sistema adaptativo de mamíferos, los cuales están ecológicamente y biológicamente apartados del grupo de sistemas adaptativos aves, reptiles, etcétera. La naturaleza jerárquica de la clasificación biológica refleja la discontinuidad que es objetivamente capaz de encontrarse en los nichos adaptativos; en otras palabras, la discontinuidad de rutas y medios por los cuales los organismos, que viven en el mundo, consiguen subsistir en el medio ambiente” (Dobzhansky, 1951, p. 10).

De lo anterior podemos observar que Dobzhansky abogó por una explicación de la discontinuidad basada en términos funcionales y ecológicos que se apoya principalmente en el mecanismo de selección natural. De acuerdo a lo planteado en este trabajo, él interpretó la *constricción por conservación de tipo* como una constricción de estructuras dependientes de nichos ecológicos establecidos, puesto que cualquier variación que saliera del rango morfológico estable, implicaría la muerte de los individuos. Pero, ¿cómo Dobzhansky explicaría la constricción por canalización y su relación con la evolución independiente? En otras palabras, ¿cómo define los términos de convergencia y paralelismo? Dobzhansky no entró plenamente sobre este debate; no obstante, la evidencia apunta que ambos términos los usó en un sentido geométrico (es decir líneas geométricas que señalan el curso evolutivo independiente de un linaje)²⁶ e incluso aseguró que toda diferenciación evolutiva estaba firmemente conducida por el ambiente, por ejemplo, en la primera versión de su libro *Genetics*, al estar hablando de las adaptaciones de las plantas, Dobzhansky señaló que:

“Las alteraciones *paralelas* o *convergentes*, que se presentan en la mayor parte de las diversas familias de plantas que están sujetas a los ambientes desérticos, se muestran en la escuela actual como ejemplos de adaptación [...] Cabe señalar, que se han observado [...] características *análogas* claramente constantes con el ambiente en algunas especies de plantas que a menudo están distantemente relacionadas entre sí. La diferenciación racial ha sido considerada como el resultado de modificaciones del fenotipo causada por el ambiente [...] Esta interpretación fue considerada como establecida, casi como un hecho, por los resultados experimentales, los cuales muestran que un cambio *análogo* que se observa en una raza geográfica particular puede reproducirse en otra raza de la misma especie debido a la exposición de ciertos agentes ambientales” (Dobzhansky, 1937, pp. 167-168; cursivas mías).

²⁶ Los neodarwistas defendieron las definiciones geométricas de paralelismo y convergencia ya que éstas no implicaban la constricción interna, véase el capítulo 3 “Arthur Willey y el concepto de convergencia”.

Tomando en cuenta el análisis anterior, debemos señalar los siguientes puntos importantes de la concepción evolutiva de Dobzhansky. En primer lugar, Dobzhansky asumía que todos los procesos observados en el laboratorio se podían extrapolar a los sucesos ocurridos en las poblaciones naturales, es decir, en los organismos que se encuentran viviendo en todos los ecosistemas de la Tierra. En segundo lugar, Dobzhansky planteó que el mecanismo más importante de la evolución era la selección natural, puesto que este proceso podía ser estudiado en el laboratorio bajo condiciones controladas. En tercer lugar, estuvo consciente de que los procesos que estudiaba en el laboratorio sólo podían ser aplicados a lo que concierne a la microevolución, pero en ediciones posteriores, apoyándose en otros trabajos, aseguró que la macroevolución se podía explicar como una extrapolación de los procesos observados en el laboratorio. Finalmente, Dobzhansky sugirió que la discontinuidad, que se observaba en los grupos taxonómicos naturales, surgió como una restricción ambiental de sistemas de genes agrupados por adaptación y, por otro lado, consideró el paralelismo y la convergencia en un sentido geométrico, es decir, que el paralelismo no implicaba una *restricción por canalización*, sino fue un tipo de convergencia que mostraba que dos grupos evolucionaban independientemente en lugares separados o paralelos. Aquí el cambio dependía de lo ambiental, no de lo estructural. Por todo lo anterior, podemos decir que la perspectiva evolutiva de Dobzhansky es firmemente funcionalista, la cual se basa en los hechos de la genética experimental y de poblaciones para apoyar el postulado darwiniano de la evolución.

Mayr y el origen de las especies

A partir del trabajo de Dobzhansky, se creería que los estudios evolutivos estaban enfocados principalmente a los laboratorios, incluso al grado de subordinar el papel de los biólogos de campo en la materia de la evolución. Sin embargo, esto no fue del todo cierto, y uno de los libros que mostró la importancia de los datos del campo para apoyar el punto de vista del darwinismo fue *Systematics and the Origin of Species* (1947) de Ernst Mayr. El

nombre del libro es prácticamente una imitación del de Dobzhansky, quizás uno de los motivos fue darle el mismo peso de importancia a su disciplina en cuanto al entendimiento de la evolución, pero aun hay más en el título del libro de Mayr de lo que podíamos suponer, y es precisamente la palabra “sistemática” (la cual hoy asociamos a la relación entre clasificación e historia evolutiva) que tuvo un cambio fundamental durante la época, pues según Mayr, había que refutar lo que había dicho Dobzhansky, que la sistemática veía a las especies en los museos como unidades estáticas que se tenían que clasificar.

El libro de Mayr es un estudio evolutivo que se apoya en la distribución geográfica de las especies y de aquí el meollo del asunto, ¿por qué Mayr llamó sistemática al estudio evolutivo apoyado en la distribución de las especies? La respuesta subyace en el argumento funcionalista que desarrollaría en toda la obra. Mayr se refiere a la “vieja” sistemática, es decir, la escuela de la morfología, la cual usaba el criterio de estructuras “estáticas” para clasificar a los grupos, incluyendo la especie que fue una mera descripción morfológica de museos: “La vieja sistemática se caracteriza por [...] emplear una definición puramente morfológica de la especie. Algunas especies se conocen sólo a partir de un individuo o por lo mucho de pocos especímenes [...] Hay un gran interés en las cuestiones puramente técnicas de nomenclatura y tipos” (May, 1942, p. 6). En contraparte, Mayr propone que esta visión fue remplazada por una nueva disciplina, la “nueva” sistemática. Esta nueva disciplina considera un dinamismo genético en los grupos naturales, por ejemplo, según Mayr, la especie no sería una unidad estática, sino una unidad dinámica que se origina en el cambio continuo de las poblaciones y que está siendo controlado por una rigurosa selección de genes particulares en la población que dependen de las condiciones ambientales: “La nueva sistemática podría caracterizarse como sigue, [...] la población, o más bien una muestra adecuada de la misma, [...] se convierte en la unidad básica de la taxonomía. La definición puramente morfológica fue remplazada por una definición biológica, que toma en consideración la ecología, la geografía, la genética, y otros factores”. (May, 1942, p. 7). Aquí la discontinuidad se explica por los mecanismos de aislamiento, quienes rompen con el flujo de genes entre dos poblaciones. Además, propone que si esto es aplicable en este nivel evolutivo (microevolución), entonces podríamos pensar que la historia evolutiva de todos

los grupos es simplemente una “filogenia”. Ésta es la razón de por qué el problema de la sistemática se resuelve con la biogeografía, porque si se explican correctamente los mecanismos de aislamiento y el origen de las especies en el campo (es decir, la explicación microevolutiva), entonces validaríamos la explicación de la discontinuidad (y la macroevolutiva), porque como Dobzhansky dice: “el problema de la evolución es la discontinuidad”. A continuación veremos el argumento de Mayr acerca de la especiación, el cual es totalmente contrario al argumento de Goldschmidt.

Microevolución.- De acuerdo con Mayr, la especiación o el origen de las especies incluye dos aspectos diferentes en el estudio de la evolución, la discontinuidad y la divergencia. Sobre la discontinuidad, este proceso se produce debido a los mecanismos de aislamiento, los cuales impiden la reproducción de dos poblaciones que pertenecen a la misma especie, como resultado tendremos el origen de dos especies diferentes a partir de una única especie (Figura 5.4). Referente a la divergencia, este proceso indica la adquisición de nuevos caracteres y su distribución en varias poblaciones. Por lo tanto “el estudio de la variación no solamente es de importancia práctica para el taxónomo, sino también debe proporcionar resultados importantes en los factores y los procesos de la evolución” (Mayr, 1942, p. 23).

La intención de Mayr era encontrar evidencia que pudiera demostrar que la especiación comenzaba a partir de las pequeñas diferencias intraespecíficas de una población. Los estudios de campo se basaban principalmente en la afirmación de que dentro de una población no existen individuos idénticos, incluso a nivel genético, y a un nivel más elevado podríamos observar que hay claras diferencias entre grupos de una misma población, los cuales habitan diferentes zonas geográficas. Es por eso que Mayr pensó que el estudio de la variación geográfica podría proporcionar alguna idea de cómo los grupos de las poblaciones locales dan origen a las subespecies (categoría taxonómica más baja) y, consecutivamente, a las especies. Pero para llegar a ello, habría que considerar dos conceptos básicos, la variación continua y el polimorfismo en las especies.

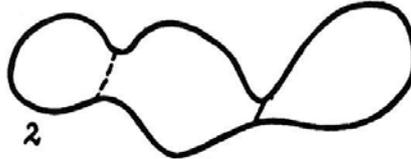
Mayr observó que una zona geográfica amplia se compone de pequeñas localidades que poseen “microclimas”, es decir que, aunque parece que la población está sometida a los mismos factores ambientales en una localidad

Estado 1. Una especie distribuida en un amplio rango



**Seguida por:
Proceso 1.
Diferenciación en una subespecie**

**La cual resulta en:
Estado 2. Una especie geográfica variable con una distribución más o menos continua de subespecies similares**



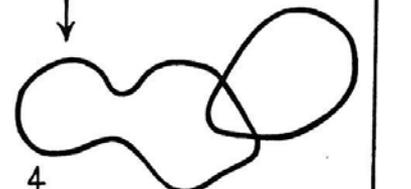
**Seguida por:
Proceso 2. a) Proceso de aislamiento por una barrera geográfica que divide algunos miembros de la población;
b) desarrollo de mecanismos de aislamiento**

**La cual resulta en:
Estado 3. Una especie geográfica variable con algunas subespecies completamente aisladas, particularmente cerca de los límites, y algunas de ellas morfológicamente diferenciadas para considerarse especies verdaderas**



**Seguida por:
Proceso 3. Las poblaciones aisladas amplían su rango de distribución en las áreas de formas representativas**

**La cual resulta en:
Estado 4. No hay cruzamiento, es decir, la nueva especie tiene restricciones de rango o**



Estado 5. Entrecruzamiento, es decir, se origina una zona híbrida (zona de intergradación secundaria)

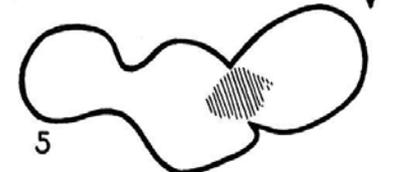


Figura 5.4. Estados de la especiación (Tomado de Mayr, 1942).

determinada, es cierto que existen pequeñas diferencias geográficas dentro de un microambiente. Ahora bien, de esto debemos considerar dos fenómenos importantes: en primer lugar, hay especies en las que podemos observar una graduación entre los caracteres de los individuos de una población, o bien, entre los miembros de las poblaciones vecinas. Aquí la variación se ve de manera continua, y se expresa en: el tamaño total del animal, en la proporción del tamaño de algunas de sus partes, en los diferentes tonos de coloración, etcétera; pero lo que podemos destacar de esto es que, esta ligera diferenciación continua se localiza principalmente en poblaciones que habitan zonas geográficas amplias: “La variación continua es un modo típico de variación geográfica en la mayor parte de animales que presentan un rango continuo en un área continental” (Mayr, 1942, p. 84). En segundo lugar, debemos admitir que cada población, bien o mal, está adaptada al medio particular en el que vive. Lo que se observa es que, en zonas donde no hay cambios ambientales drásticos, hay una relación entre la cadena de graduación continua ambiental y la graduación continua de los caracteres de los individuos de una población, por tanto asumiremos que esa relación tiene un sentido adaptativo: “En esas áreas, [...] cada región climática se recorre continuamente hacia otras áreas vecinas de tal manera que se forma un gradiente continuo. También se ha encontrado [...] que tales caracteres morfológicos tienden a estar relacionados a los factores climáticos (por ejemplo, el tamaño, la proporciones, la pigmentación), mostrando un gradiente paralelo y similar” (Mayr, 1942, pp. 94-95).

Para poder comprobar que todas las poblaciones evolucionan de manera continua y gradual, Mayr tenía que enfrentarse al problema de la explicación del polimorfismo en las especies. El polimorfismo se refiere a las diferencias discontinuas que existen en los grupos geográficos dentro de una población, contrario a lo observado en otras poblaciones que muestran una cadena gradual y continua. Aunque de acuerdo con Mayr, el término “polimorfismo” puede bien aplicarse a cualquier población, siempre y cuando, existan factores genéticos que las dividan. Asimismo, la falta de continuidad entre los miembros de una población podría resultar un argumento contradictorio para el darwinismo; sin embargo, de acuerdo a la observación de campo, él se dio cuenta que el fenómeno podía más bien estar a su favor, ya

que el polimorfismo se observa principalmente en poblaciones que se distribuyen en zonas de aislamiento (Figura 5.5): “La variación geográfica continua es rara o no se presenta en aquellas especies cuyos rangos se encuentran separados en poblaciones de aislamiento completo, por ejemplo en archipiélagos tropicales o en las partes más altas de una montaña” (Mayr, 1942, p. 84). Por ejemplo, en las razas de *Microscelis leucocephalus*, una de las aves del paraíso de Papúa Nueva Guinea, encontramos diferencias principalmente en la combinación de tres colores. El hecho es que en las razas que viven en las islas presentan caracteres discontinuos, en cambio, en aquellas razas que muestran formas intermedias, entre uno y otro carácter, las vemos distribuidas en un cinturón estrecho que se extiende desde Burma oriental hasta el sur del río Yangtsé (Figura 5.6).

Tomando en cuenta estos argumentos, Mayr rechazó la perspectiva biogeográfica de Goldschmidt y, a diferencia del concepto de Rassenkreis, Mayr defendió el término de *clina* de Julian Huxley el cual se refiere a las series continuas de las poblaciones encontradas en áreas de distribución amplias y en donde no existe una barrera que impida su libre cruzamiento. Para Mayr, la evidencia indicaba que en las áreas continentales había poca actividad de formación de especies, en cambio en los archipiélagos tropicales había una gran cantidad de especies diferentes; por lo tanto, concluía que la discontinuidad de las especies era el proceso final observado durante la especiación, cuya base provenía de un proceso continuo de aislamiento, no de una aparición súbita: “Las clinas indican continuidad, pero la formación de las especies requiere discontinuidad, de esto podría hacerse una regla que, de cierto modo, es justamente contraria al argumento de Goldschmidt” (Mayr, 1942, p. 97). Mayr apuntó que el problema principal de Goldschmidt fue no haber reconocido aquellas pruebas tan evidentes a favor de la especiación geográfica:

“¿Cuáles son las pruebas? ¿No es suficiente señalar, como hemos hecho, que la mayoría de las subespecies totalmente aisladas tienen todos aquellos caracteres de una especie verdadera y, de hecho, que son consideradas como tales por los sistemáticos más conservadores? ¿No es suficiente mostrar que los caracteres subespecíficos son

exactamente del mismo tipo que los caracteres específicos? ¿No basta señalar que ciertos Rassenkreis claramente se combinan entre ellos? [...] El hecho de que Goldschmidt y otros, o quien reconozca esta evidencia, niegue la importancia de la especiación geográfica hace necesario presentar pruebas adicionales” (Mayr, 1942, p. 162).

Sin embargo, Mayr no solamente se basó en una evidencia empírica para dismantelar el argumento de Goldschmidt, también utilizó una retórica bastante favorable que no había sido bien señalada hasta este momento.²⁷ Volviendo a la discusión sobre la definición de especie, él criticó el concepto de especie morfológica diciendo que esta definición había venido desde la época de Linneo (recordemos que la clasificación de Linneo se basó precisamente en una teoría de fijeza de las especies, en donde el orden que encontramos en la naturaleza proviene directamente de la armonía que el Ser Supremo dispuso sobre ésta); después señaló que existía una gran diferencia entre la concepción de especie de los que apoyan la escuela de “de Vries”, y los que sustentan la escuela de la genética “moderna” (recordando que los primeros abogaban sobre el origen de las especies en saltos); entonces, por asociación, Mayr vinculó las ideas de Linneo con el saltacionismo de de Vries: “ésta postura [el saltacionismo] claramente se asoció al viejo concepto de especie morfológica, el cual se colocó como el principal hasta que el nuevo concepto de especie biológica empezó a reemplazarlo”. Pero por si fuera poco, Mayr asoció el saltacionismo con la idea de la creación independiente:

“Parece como si cada una de las especies politípicas (Rassenkreis) estuvieran bien definidas y separadas de otras especies por falta de continuidad, como si éstas se hubieran originado por un acto de creación. Ésta es exactamente las conclusiones a las que llegaron hombres como Kleinschmidt y Goldschmidt, [...] si hay evolución en el sentido verdadero de la palabra, debemos encontrar todos los tipos de especies; especies incipientes, especies maduras y géneros

²⁷ Más en detalle sobre esta discusión, véase el siguiente capítulo.

incipientes, así como todas las condiciones intermedias” (Mayr, 1942, p. 114).

Para contrarrestar el argumento de Goldschmidt, sobre la aparición de formas repentinas y la búsqueda ocasional de un hábitat adecuado, Mayr propuso reconocer principalmente dos tipos de especies, la simpátrica y la alopátrica. Según Mayr, las especies simpátricas son aquellas especies que se localizan en la misma área de distribución geográfica, esto implica que dos especies emparentadas pueden encontrarse entre sí, en cambio el término de especie alopátrica se refiere a aquellas especies que se encuentran aisladas principalmente por una barrera geográfica.

Pero ¿cómo se originaron precisamente las especies simpátricas y alopátricas?, ¿existe un único proceso de especiación entre uno y otro, o bien, se trata de procesos diferentes? Quizá el problema se esclarecería si consideramos que la especiación es más común bajo factores de aislamiento que si se lleva a cabo en un mismo sitio; por lo tanto, para él, fue necesario hacer una distinción de dos procesos de especiación diferentes. Por un lado, explica la especiación alopátrica: “una nueva especie surge cuando una población se aísla geográficamente de una especie de origen, luego durante su proceso de aislamiento ésta adquiere caracteres que promueven o garantizan el aislamiento reproductivo siempre y cuando una barrera externa la divide” (Mayr, 1942, p. 155). Sobre este tipo de especiación sólo es necesario agregar que “el factor primario es la segregación y aislamiento, y el factor secundario es la acumulación gradual de diferencias genéticas que conducen a diferencias morfológicas, fisiológicas, ecológicas y etológicas” (Mayr, 1942, p. 187). En pocas palabras, esta diferenciación es parte de un proceso gradual y continuo que implica barreras geográficas que impiden el libre cruzamiento y que explica la eventual discontinuidad.

Por otro lado, explica la especiación simpátrica: “En esos casos, el aislamiento tendría que llevarse a cabo ya sea instantáneamente o por especialización ecológica, y las discontinuidades surgirían dentro de una sola población local, esto es, dentro de una única unidad de cruzamiento” (Mayr, 1942, p. 187) El interés de Mayr por definir este tipo de especiación se debe precisamente para refutar la propuesta de Goldschmidt sobre la repentina

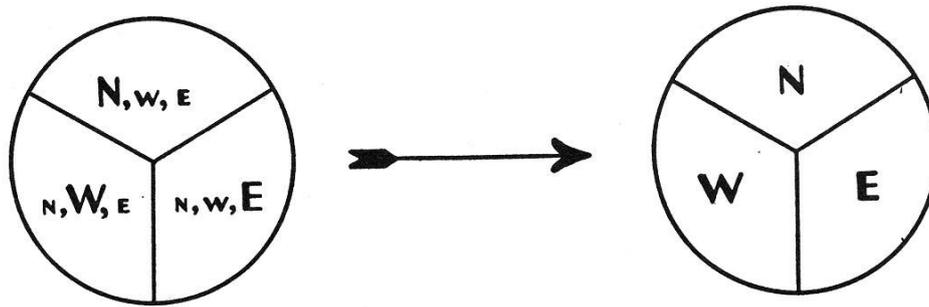


Figura. 5.5. Probable papel del polimorfismo para el origen de las subespecies. Mayr menciona que algunas formas polimórficas de las especies, pueden volverse más abundantes o incluso exclusivas para una sección particular dentro del rango que ocupa la especie. Aquí se representan tres formas polimórficas, N, W y E. Supongamos que N es la forma más común de la parte norte, W del oeste y suroeste, E del este y sureste. Si eventualmente estas formas van excluyendo a las otras dos formas dentro de su rango de distribución (porque existe poco flujo genético entre las variantes menos comunes), entonces, los taxónomos verán que esta especie tiene tres subespecies bien definidas (Tomado de Mayr, 1942).

TIPO	RAZA	LUGAR	CABEZA CUELLO	PECHO	LOMO VIENTRE	ALA
1	<i>psaroides</i> , y parientes	India Ceilán Birmania	gris	gris	gris	gris
2	<i>stresemanni</i>	Yunnan	blanco	negro	gris	gris
3	<i>leucothorax</i>	Sichuan	blanco	blanco	negro	gris- negro
4	<i>leucocephalus</i>	S. China	blanco	negro	negro	negro
5	<i>nigerrimus</i>	Formosa	negro	negro	negro	gris
6	<i>perniger</i>	Hainan	negro	negro	negro	negro

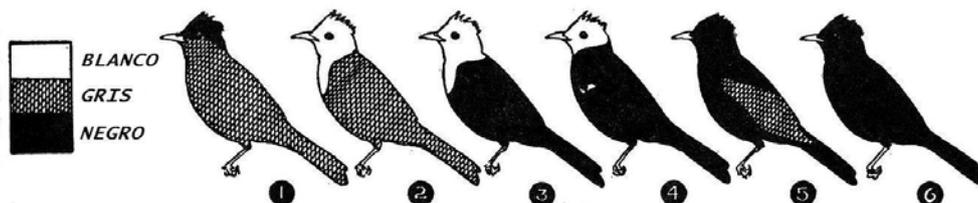


Figura. 5.6. Tabla de distribución de las razas de *Microscelis leucocephalus*, según Mayr. Obsérvese que las variantes 2, 3 y 4 forman un continuo que corresponde con una distribución geográfica continental. La comparación de 1 y 5 o 1 y 6 tendrían una perspectiva discontinua, la cual correspondería con el aislamiento geográfico (Tomado de Mayr, 1942).

aparición de las especies. Mayr plantea que este tipo de especiación sería la más parecida a la que propone Goldschmidt, pero ¿qué tan común y qué mecanismos están implicados sobre la especiación simpátrica? Mayr propone que hay dos versiones de esta especiación, la instantánea y la gradual. La instantánea significa que un individuo cambia súbitamente y que puede ser el potencial para el origen de una nueva especie. Sin embargo, indica que esta versión no es común en los animales, de hecho, que es casi exclusivo en las plantas y se presenta por fenómenos de poliploidía; aunque también sugiere otros posibles procesos como el hermafroditismo, la partenogénesis, etcétera. En cuanto a la gradual, ésta indica que dos grupos de una misma población van presentando ciertas diferencias biológicas y ecológicas que se van acumulando gradualmente hasta llegar a la diferenciación; de acuerdo con Mayr, estos son casos raros en los cuales también puede haber especies muy similares cuyas diferencias se muestran en el aislamiento reproductivo.

Mayr concluye que la especiación, a la manera de Goldschmidt, tendría que abarcar casos de simpatria (los cuales son raros y excepcionales) y lamenta que Goldschmidt no haya podido diferenciar el origen de la discontinuidad entre estos distintivos procesos de especiación: “Goldschmidt cita una y otra vez la confirmación de la consistencia de la ‘falta de eslabones’ entre las especies simpátricas [...] declara que ‘el límite de la especie está definido por la discontinuidad’, pero en realidad existe discontinuidad tanto en las especies alopatricas como en las simpátricas” (Mayr, 1942, p. 149). Pero como Mayr había establecido una diferencia sustancial de ambos modos de especiación, por lo tanto, la especiación alopatrica sería la más común para la mayoría de las especies, la cual provee una explicación de proceso gradual y de dinámica genética. Debido a esto, es necesario reemplazar el concepto de especie morfológica, porque ésta no muestra la continuidad evolutiva que es el mecanismo más común de los grupos naturales. Y este es el motivo del cual se basó principalmente para postular una nueva definición de la especie, la especie biológica: “Las especies son grupos de poblaciones naturales que realmente o potencialmente se cruzan entre sí, y que están reproductivamente aisladas de otros grupos” (Mayr, 1942, p. 120).

Macroevolución.- Mayr pensó que había aclarado uno de los principales problemas de la evolución al proponer algunos modelos para el origen de las

especies, sin embargo, estuvo consciente que podría ser tan sólo una parte de esos problemas primordiales, en otras palabras, sólo correspondía a la microevolución. Como habíamos comentado al principio, el nombre “sistemática” hacía referencia principalmente a la propuesta de Mayr para hacer un puente entre la microevolución y la macroevolución, porque si entendíamos correctamente uno de los procesos, entonces, por inferencia y extrapolación podríamos entender toda la historia evolutiva, la cual podría ser trazada por una conexión filial, es decir, que el sentido de la filogenia es una línea secuencial de poblaciones, especies, géneros, familias y así sucesivamente. Por supuesto, reconoce que el tema de la macroevolución podría estar fuera de su campo, por lo que tratar sobre estos temas resultaba un poco delicado, no obstante, incitaba a las disciplinas encargadas de la macroevolución para llegar a un acuerdo con los investigadores encargados de la microevolución, por supuesto, sin ignorar las contribuciones en sus respectivos campos:

“Que los genetistas y la mayoría de los taxónomos han dedicado la mayor parte de su trabajo a la microevolución, y que el campo de la macroevolución concierne más o menos a los paleontólogos y a los anatomistas; esto ha traído ciertas dificultades y malentendidos, dado que los paleontólogos, taxónomos y genetistas hablan tres lenguajes diferentes, y todos tienen ideas erróneas acerca de los hechos y axiomas básicos de sus disciplinas hermanas. Afirmar que la ortogénesis prueba que la evolución avanza sin selección, sería tan injusto como decir que la ortogénesis no existe. Incluso si algunas de las generalizaciones e interpretaciones de los paleontólogos y los taxónomos resulten erróneas o expresadas en términos lamentables (por ejemplo el lamarckismo), esto no debería invalidar los hechos en los cuales se basan esas interpretaciones, y nada se gana por ignorarlas. La evolución orgánica muestra muchas regularidades interesantes, por ello, debemos agradecer a los paleontólogos y a los anatomistas por haber intentado establecer algunas leyes generales” (Mayr, 1942, pp. 291-292).

No obstante, Mayr se adelanta para interpretar ambos lenguajes y enumera una serie de fenómenos genéticos que podrían dar luz a los procesos macroevolutivos; los fenómenos son los siguientes: 1) *La baja intensidad y la frecuencia de las mutaciones*: De acuerdo con los estudios genéticos y de campo podemos observar que existe una alta frecuencia de las mutaciones con cambios pequeños. 2) *El efecto múltiple de los genes (pleiotrópicos)*: Muchos genes pueden afectar simultáneamente otros órganos. Si uno de estos tiene una ventaja selectiva, es de suponer que tendrá efectos relativos en otros caracteres. 3) *La base genética múltiple de un carácter simple*: La selección continuará produciendo resultados, por generaciones, si se aplica a los caracteres que están siendo afectados por una serie de genes; por otro lado, el entrecruzamiento cromosómico permite que algunos genes favorables se acumulen, eso evita la disminución de los efectos de la selección. 4) *La existencia de mutaciones reversibles*: Se provee una condición al estado anterior si las ventajas de las mutaciones de un gen se eliminan o se invierten. 5) *El crecimiento de órganos y estructuras individuales como el resultado del crecimiento total del organismo*: Esto implica trabajos de alometría, en el que el tamaño final de una estructura dependerá del tamaño del organismo entero. 6) *La velocidad evolutiva de factores intrínsecos y extrínsecos*: ésta es la influencia del aislamiento, el tamaño de la población, errores de muestreo, etcétera. 7) *La selección natural como un factor poderoso evolutivo*: Genes con un valor selectivo pequeño pueden distribuirse eventualmente en toda la población. 8) *La especialización evolutiva de un sistema de órganos que están compensados por la reducción de otros sistemas*: Involucra procesos de crecimiento competitivo durante el desarrollo embrionario.

A continuación, Mayr establece algunos principios de la macroevolución y consecutivamente explica sus causas a través de los fenómenos genéticos señalados con anterioridad. Estos principios o fenómenos macroevolutivos son: a) el principio de origen instantáneo de tipos nuevos, b) el principio de la ortogénesis, c) el principio del crecimiento del tamaño en las líneas filogenéticas, y d) el principio de la evolución convergente.

De acuerdo con Mayr, *el principio del origen instantáneo de tipos nuevos* es aquel fenómeno indicado principalmente por Schindewolf, quien sugiere que todas las formas primordiales de animales aparecieron súbitamente ya que no

existen registros de eslabones entre las formas.²⁸ Pero, según Mayr, esto no es del todo cierto ya que se han encontrado formas que presentan caracteres con estados de transición como *Seymouria*, *Romeria* y mamíferos primitivos; o bien, como *Archaeopteryx* que es el eslabón ideal entre reptiles y aves. Sobre esto, señala que no debemos proponer procesos evolutivos especiales para el origen de los tipos, ni siquiera cuando no encontremos los eslabones entre los grupos. De hecho, Mayr pensó en cómo explicar el origen de los tipos y sugirió que podría explicarse por mecanismos de aislamiento en poblaciones pequeñas:

“Los tipos aberrantes pudieron haberse originado sólo en aislamiento efectivo y en áreas de distribución muy pequeñas. El número de individuos, en tales poblaciones, sería reducido y la probabilidad que contribuyeran al registro fósil sería muy pequeña, ya que los fósiles conocidos representan tan sólo una fracción de las primeras formas de vida animal. Por otro lado, las primeras formas de la mayoría de los linajes serían poblaciones pequeñas y, por lo tanto, frágiles, por lo que no se preservarían tan fácilmente” (Mayr, 1942, p. 297).

Sobre *el principio de la ortogénesis*, es importante señalar que Mayr considera la ortogénesis como un fenómeno evolutivo progresivo.²⁹ No obstante, con respecto a este principio, Mayr señala que las tendencias evolutivas muestran muchas excepciones, puesto que una diversificación evolutiva, de tres o cuatro linajes, sólo una de éstas sigue esa predisposición ortogénica, o bien, el progreso podría interrumpirse o ir en contracorriente. En cualquier caso, Mayr apunta que la ortogénesis se puede explicar bajos los fenómenos, uno (la baja intensidad y frecuencia de las mutaciones), tres (la base genética de un carácter múltiple), cuatro (la existencia de mutaciones reversibles) y siete (la selección natural). Así mismo, considera que *el principio del crecimiento del tamaño en las líneas filogenéticas*, es una variante de la ortogénesis y se puede explicar por los factores, uno, tres y siete.

²⁸ Sobre la teoría evolutiva de Schindewolf, véase “Tempo y modo de la evolución según Schindewolf” en el capítulo anterior.

²⁹ Erróneamente, Mayr señala que la ortogénesis es un proceso puramente progresivo, esta mala interpretación del “lenguaje” tendría consecuencias devastadoras para las teorías formalistas e incluso para la consolidación del concepto original de paralelismo. Véase el siguiente capítulo.

Con respecto a los hechos más significativos de la macroevolución, a lo largo de este trabajo he venido comentando el reconocimiento de dos procesos de constricción: *la constricción por preservación del tipo*, y *la constricción por canalización*. El saltacionismo se habría apoyado en los hechos del primer tipo de constricción, que en palabras de Mayr equivaldría *al principio de origen instantáneo de tipos nuevos*. Mientras que la ortogénesis se sustenta mediante el segundo tipo de constricción, pero aquí no podemos hacer una analogía del *principio de la ortogénesis* de Mayr, puesto que en la concepción de Mayr, la ortogénesis sólo implica progreso. Quizá, podríamos identificar la constricción por canalización bajo *el principio de la evolución convergente* de Mayr, según el cual implicaría nuestros términos principales de estudio, la convergencia y el paralelismo, pero de esto hablaremos un poco más adelante.

En resumen, Mayr hace una crítica a las teorías que consideran que la observación de la discontinuidad en la historia de la vida requiere un mecanismo diferente a aquellos procesos que se observan con respecto al origen de las especies. Incluso, él dirige tales críticas a las teorías de Schindewolf y Goldschmidt, las cuales las considera como diferentes, puesto que, según Mayr, Schindewolf no establece el origen de las especies por discontinuidad:

“El hecho que existen algunas discontinuidades en nuestro conocimiento de las líneas filogenéticas no indica [...] que la evolución de las categorías elevadas se lleva a cabo por pasos grandes o por saltos auténticos. A primera vista, esto parece como si las ideas de Schindewolf fueran las mismas que las de Goldschmidt [...] Sin embargo el parecido no es del todo cierto, ya que Schindewolf no postula el origen de una nueva especie como un caso de evolución en salto” (Mayr, 1942, p. 297).

Después, Mayr afirma que los caracteres taxonómicos superiores se originaron de la misma manera que los diferencias intraespecíficas, por supuesto, reconoce que sería imposible postular qué tipo de caracteres de géneros contemporáneos podrían ser los potenciales caracteres de una familia, un orden, etcétera; no obstante, defiende la consideración de que el valor que

se le da a un carácter es principalmente la cantidad de individuos que lo poseen. En cualquier caso, Mayr (1942, p. 298) asevera que “toda la evidencia disponible indica que el proceso del origen de las categorías superiores no es otra cosa más que una extrapolación de la especiación”. Y debido a que el origen de las especies es conducido principalmente por la selección natural en sintonía con el aislamiento reproductivo, por lo tanto, *la constricción por preservación del tipo* es más bien un fenómeno que se explica a partir de mecanismos de aislamiento y preservación de estructuras por supervivencia.

Finalmente, sobre *el principio de la evolución convergente*, es necesario indicar que Mayr utiliza las palabras “paralelismo” y “convergencia”, y reconoció que ambos fenómenos eran diferentes. No obstante, la explicación del paralelismo es ambigua, a veces parece el paralelismo de Willey, en otras el paralelismo de Scott. Por ejemplo, cuando hablaba sobre ciertas reglas ecológicas que se establecen en la naturaleza, Mayr escribió: “Como era de esperarse, si creemos en la influencia de la selección natural, se ha visto que algunas especies muestran variación paralela bajo condiciones paralelas” (Mayr, 1942, p. 88). La cita anterior muestra que él utilizó la palabra paralelismo en el sentido geométrico (es decir que dos especies evolucionan en paralelo en distintos lugares o en diferentes tiempos bajo las mismas condiciones ambientales). Aun así, más adelante define el paralelismo como un concepto que se apega más a las relaciones de ascendencia y a la constricción por homología: “A veces, éste se debe a una relación de origen, puesto que se ha puesto de manifiesto que los animales relacionados tienen cromosomas y genes homólogos [...] En otros casos tales paralelismos se deben a la convergencia, la cual se basa en el hecho de que algunas de las estructuras fundamentales de los animales pueden cambiar sólo en direcciones muy restringidas” (Mayr, 1942, 294). De lo anterior, podemos observar que las palabras “paralelismo” y “convergencia” tienen cierta ambigüedad en su definición. Lo cierto es que reconoció el paralelismo como un sentido de constricción por las causas del parentesco y por las limitaciones genéticas y fenotípicas, así como la definición de Scott. Aunque más adelante señaló que en algunos casos “la convergencia” podría deberse simplemente a la selección trabajando en las mismas condiciones ambientales.

Tomando en consideración todos estos fenómenos de la macroevolución, Mayr concluye que éstos se pueden explicar a partir de los procesos que se infieren en la variación poblacional: “Todos los procesos y fenómenos de la macroevolución y el origen de las categorías elevadas, pueden seguirse retrospectivamente hasta la variación intraespecífica, incluso hasta el comienzo cuando tales procesos eran casi imperceptibles” (Mayr, 1942, p. 298). Por lo tanto, entre la macroevolución y la microevolución: “la diferencia es sólo de grado, no de tipo”, ya que “éstas poco a poco se combinan entre sí y, sólo por razones prácticas es por lo que se mantienen separadas” (Mayr, 1942, p. 291).

Endurecimiento.- De acuerdo con Gould (2004, p. 561-571), pese a que Mayr conservó cierto pluralismo evolutivo en su obra *Systematics and the Origin of Species* (ya que apenas trata sobre temas de la adaptación y de la selección natural como el mecanismo principal); no obstante, en su obra posterior, *Animal Species and Evolution* de 1963, podemos observar que Mayr tiene mayor preferencia hacia las explicaciones adaptativas. Por ejemplo, cuando escribe: “La afirmación de que cada especie está adaptada a su ambiente es más que obvia [...] Algunos factores que contribuyen a la adaptación son evidentes, especialmente los que se manifiestan en el fenotipo visible” (Mayr, 1963, p. 60); o bien, cuando asevera que “el fenotipo es el subproducto de una larga historia de selección y, por lo tanto, está bien adaptado”(Mayr, 1963, p. 296). Por otro lado, notaremos que Mayr mantiene que el papel de la selección natural es de fuerza creativa, más que destructiva, y utiliza la metáfora del escultor para sustentar esa afirmación: “¿Qué no un escultor es un creador aunque desbarate los trozos del mármol? Una vez que se defina la selección como reproducción diferencial su aspecto creativo se verá evidente” (Mayr, 1963, pp. 201-202).

Ahora bien, para el tema que a nosotros nos incumbe, lo que podemos notar de este cambio fundamental es precisamente las modificaciones que hubo en las concepciones de *la constricción por conservación del tipo* y *la constricción por canalización*. En lo que respecta a la discontinuidad, una de las cosas más notables, es que Mayr desatiende el postulado del aislamiento geográfico y, ahora, más bien, afirma que la guía, del origen de las especies, géneros, etcétera, es la mera acumulación de caracteres adaptativos. Esto es

una evidencia que la constricción por conservación del tipo para Mayr ahora se traduce como una preservación de caracteres sólo por el valor selectivo, aunque con reservas, puesto que el fenotipo representa en sí mismo un conglomerado de adaptaciones: “Un análisis más detallado ha revelado cada vez más que los caracteres taxonómicos ‘inútiles’, ‘perjudiciales’ y ‘neutros’ proporcionan ventajas selectivas ocultas. Por otro lado, es igual de cierto que no todas las diferencias entre especies y géneros, ni ciertos caracteres que diagnostican las categorías superiores, son necesariamente el resultado de una selección *ad hoc* para un componente particular del fenotipo”, pero “nada puede incorporarse en el fenotipo que decisivamente disminuya su adecuación” (Mayr, 1963, p. 592).

En lo que concierne a la constricción por canalización, es evidente el cambio sustancial que hace sobre este fenómeno, especialmente por el término de “paralelismo”. Por ejemplo, Mayr (1963, p. 608) enfatiza que los animales tienden a variar más en algunas estructuras que en otras, por ejemplo, cuando dice que algunos grupos de mamíferos tienden a una predisposición para desarrollar cuernos en la frente, mientras que otros lo tienen en la parte más alta de la cabeza, o bien no desarrollan cuernos. Por otro lado, menciona que los caracteres de un organismo determinado varían de diferente manera al compararlos con los de los otros; en cualquiera de estos casos la explicación tiene dos fundamentos, uno basado en la función y el otro en la forma. Sobre la función, apunta que esas distinciones pueden explicarse por las diferencias en las presiones selectivas por las cuales se someten los organismos, y sobre la forma, él reconoce que la explicación reside en las limitaciones que se imponen en la genética del organismo y en su desarrollo embrionario. Mayr señala que las mutaciones realmente son aleatorias, siempre y cuando no exista una estructura que las restrinja. Así pues, el punto fundamental se localiza en el postulado de la ontogenia puesto que ésta limita el potencial fenotípico. Luego señala que nuestra comprensión del paralelismo sólo se esclarece al tener en cuenta estas explicaciones.

Hasta aquí, parece que Mayr ha entendido la definición original de paralelismo (es decir, el paralelismo de Scott), incluso podríamos decir que mantiene una postura pluralista al tener en cuenta fenómenos de constricción al considerar la genética del desarrollo. Sin embargo, su explicación final revela

algo interesante, porque tales limitaciones sólo "restringen", pero no conducen, es decir, impiden ligeramente las variaciones cuyo control está siendo dominado totalmente por el ambiente, por lo tanto, el paralelismo sería tan sólo una variante de una convergencia general:

"El verdadero paralelismo se debe a la respuesta de una herencia común hacia las demandas de ambientes similares (presiones selectivas similares). En donde no exista herencia común, el paralelismo evolutivo debe llamarse más correctamente convergencia. El mundo animal está repleto de convergencias (¡y de igual manera para el mundo vegetal!) en donde las demandas similares por el ambiente hayan provocado fenotipos similares en organismos no emparentados o al menos no en organismos estrechamente emparentados" (Mayr, 1963, p. 609).

Pero Mayr no solamente concibió el concepto de convergencia como una categoría dominante sobre el fenómeno de canalización, sino también rechazó el fenómeno de la constrictión por preservación del tipo, ahora comentando que muchos de los caracteres de categorías elevadas corresponderían, no a las homologías (es decir, no a la herencia preservada), sino a las analogías (o sea, al origen independiente por la acción ambiental):

"Muchas de las categorías superiores son grupos artificiales de animales no emparentados que se han vuelto muy similares por convergencia [...] Si no hay más que una sola solución eficiente para una cierta demanda funcional, complejos de genes muy diferentes se modificarán hacia la misma solución no importando qué tan distinta sea la vía por la cual se consiga. El dicho `muchos caminos conducen a Roma´ es tan verdadero tanto en la evolución como en la vida cotidiana" (Mayr, 1963, p. 609).

En conclusión, sobre la visión evolutiva de Ernst Mayr de mediados del siglo XX debemos tener en cuenta los siguientes puntos de importancia. Primero, Mayr hace propaganda de una nueva sistemática que infiere que

todos los mecanismos conocidos de la genética y de la biogeografía, en la especie, pueden explicar la historia evolutiva en todos sus niveles, a diferencia de una vieja sistemática que ve las categorías como arquetipos estables y sin cambios evolutivos. Sobre este punto es necesario comentar que la publicidad de Mayr es incorrecta, su versión de las dos sistemáticas tiene una representación más retórica que cierta, porque la “vieja” sistemática estaba referida a las teorías formalistas de la época, las cuales poco tenían que ver con el creacionismo y la fijeza de las estructuras. La diferencia quizá entre uno y otro método sistemático se debía a que la sistemática de Mayr tiene un sentido funcionalista, cuya “dinámica” esta reflejada en una extrapolación de la evolución. Segundo, muchas de las explicaciones y conceptos, en los primeros libros de Mayr, son una consecuencia para contrastar las teorías formalistas de la época, por ejemplo, la diferencia entre especiación alopátrica y la especiación simpátrica, o bien, la definición del concepto de clina contraponiendo el concepto de Rassenkreis. Todos estos términos surgieron para rebatir la concepción biogeográfica de Goldschmidt. Tercero, Mayr incita a distintas disciplinas (como la genética, la biogeografía, la paleontología) para llegar a un acuerdo para explicar los proceso de macroevolución y microevolución bajo el mismo telón, pero adelantándose a esta aclaración, distorsiona el lenguaje al hablar de la ortogénesis como un concepto que expresa progreso.

Finalmente, la concepción de Mayr posee un rasgo fundamentalmente funcionalista, porque, por un lado, la constricción por preservación del tipo se explica como un proceso de discontinuidad producto de los fenómenos de aislamiento, y en obras posteriores, como un producto estrictamente adaptativo. Incluso después rechaza la constricción por preservación del tipo al afirmar que muchos caracteres de categorías superiores son en realidad convergencias, es decir, estructuras que han llegado independientemente a un óptimo funcional. Por el otro, porque la constricción por canalización se interpreta como restricciones del potencial evolutivo debido a las estructuras que comparten y que desarrollan los organismos emparentados (una explicación que no estaría muy lejos de la verdadera teoría de la ortogénesis); sin embargo, recalca que la afinidad del parentesco sólo limita ligeramente el cambio, ya que el ambiente es el principal determinante de la morfología

orgánica. De hecho, al principio utiliza los términos de convergencia y paralelismo indistintamente sin una definición clara y, aunque después reconoce al paralelismo con respecto a procesos de constricción por ascendencia, en obras posteriores, recalca que el paralelismo es una parte del fenómeno de convergencia. Además, propuso la posibilidad que las homologías podrían ser más bien convergencias, porque complejos de genes diferentes llegarían a la misma conclusión de la estructura por factores ambientales. Por lo tanto, la convergencia para Mayr es superior y muestra el poder de la selección para formar estructuras por independencia.

Tempo y modo en la evolución según Simpson

Uno de los grandes problemas, y quizá el principal, de la evolución ha sido tratar de explicar los fenómenos que observamos en el registro fósil. De hecho, la necesidad de nombrar la “macroevolución” nació precisamente de los estudios de la anatomía comparada y de la paleontología que mostraban, por un lado, que los caracteres que definen las categorías superiores, aparentemente, surgen súbitamente y luego permanecen constantes durante periodos de tiempo largos permitiendo cierta diversificación de organismos sin sobrepasar sus límites estructurales y, por otro, que la evolución parecía tener ciertas rutas definidas las cuales dependían de la estructura del organismo.³⁰ No obstante, aunque para muchos estos fenómenos eran hechos, resulta que éstos no encajaban con el punto de vista del darwinismo de una evolución gradual y con libertad fenotípica. De aquí es en donde nace el problema de los distintos “lenguajes” en las diferentes disciplinas, y en donde muchos enfatizaron que la microevolución y la macroevolución eran procesos diferentes con distintos modos de explicación. No obstante, alguien quien daría la llave para este entendimiento y quien hizo posible una “reconciliación” entre los fenómenos macroevolutivos con el darwinismo fue el paleontólogo George Gaylord Simpson en su libro *Tempo and Mode in Evolution* (1944).

De acuerdo con Simpson, todos los problemas de la macroevolución conciernen exclusivamente a los paleontólogos, ya que para un evolucionista

³⁰ Por ejemplo, véase la interpretación de Schindewolf en “Tempo y modo en la evolución según Schindewolf” en el capítulo anterior.

del laboratorio es imposible hacer un estudio adecuado del origen de una familia, orden, clase y mucho menos un filum. Al paleontólogo, por otro parte, le es imposible estudiar los procesos evolutivos a pequeña escala; en lugar de estudiar el proceso a nivel intraespecífico, ellos estudian la evolución de las familias, los géneros, y las especies. Sobre este punto, Simpson aconseja un cambio en los términos y propone una denominación exclusiva para los paleontólogos, es decir, mientras que el genetista o el neontólogo visualiza una división entre microevolución y macroevolución, el paleontólogo deberá considerar una categoría adicional, la megaevolución. La cuestión surge principalmente porque los estudiosos de la microevolución estudian sólo el nivel mínimo de discontinuidad, las subespecies, algo imperceptible para el paleontólogo, quien tiene una mirada más alejada del proceso de la evolución. Entonces, la denominación *microevolución* “involucra principalmente cambios dentro del potencial de las poblaciones continuas, y que no hay duda de que sus materiales se observan por la experimentación de la genética”. Mientras que el término *macroevolución* “involucra el origen y la divergencia de grupos discontinuos”, en otras palabras, “es aplicado al surgimiento de grupos taxonómicos que están en o cerca del nivel mínimo de discontinuidad genética”, por ejemplo, la especie y el género. Y finalmente, el nivel adicional, la *megaevolución*, “la escala más elevada de la evolución que es estudiada por los paleontólogos” la cual se encarga de las categorías arriba del nivel de género (Simpson, 1944, pp. 97-98).

¿De qué manera podemos interpretar esto?, es decir, ¿las discontinuidades en los procesos macro y megaevolutivos serán diferentes a los que observamos en la microevolución?: “La diferencia de opinión [...] es entre aquellos que creen que la discontinuidad surge por intensificación o combinación de los procesos de diferenciación completa dentro de [...] la población continua y aquellos científicos que mantienen que ahí están implicados algunos factores esencialmente diferentes”. De esta diferencia, Simpson encontró el punto clave, el punto débil de la teoría darwiniana, que si no era interpretado correctamente, invalidaría todos los estudios actuales del darwinismo para la comprensión de la evolución en general: “si se probara que estas dos [micro y macroevolución] fueran básicamente diferentes, muchos de los estudios de la microevolución resultarían prácticamente irrelevantes y

tendrían poco valor en el estudio de la evolución como un todo” (Simpson, 1944, p. 97). Precisamente por esa razón, el compromiso de Simpson era el más importante de todos y su objetivo fue interpretar lo observado en el registro fósil bajo la perspectiva de la genética experimental y poblacional.

La creencia de Simpson en el darwinismo es indiscutible, pero la interpretación del registro fósil ante los ojos del darwinismo nunca fue tan sencilla. Por ejemplo, Simpson señalaba que si contáramos con un buen material de estudio, y una adecuada interpretación de éste, veríamos que la discontinuidad que observamos en las especies, géneros y categorías elevadas sería una serie de conectividad continua. Los tipos nuevos o categorías taxonómicas elevadas deberían surgir gradualmente a los ritmos y a los modos de los cuales han sido señalados mediante la diferenciación intraespecífica e interespecífica, dicha continuidad debería ser perceptible en algunos ejemplos y luego se vería interrumpida por la falta de un registro geológico adecuado. Pero los hechos distan de tener las condiciones óptimas para el sustento de ésta hipótesis, y Simpson fue consciente de esto: “La verdad es que algunas especies y géneros, de hecho la mayoría, aparecen súbitamente en el registro [...] y esta aparición discontinua es más común en los niveles superiores, hasta posiblemente es universal al considerar los órdenes y todos los pasos más elevados en la jerarquía taxonómica” (Simpson, 1944, p. 99). Por otro lado, Simpson (1944, p. 119) indicó que en el registro se ven ciertas inconsistencias en los ritmos de la evolución, por ejemplo, la diferenciación morfológica que hubo entre el marsupial del Cretácico hasta el marsupial actual fue aproximadamente de 60 millones de años. Ahora bien, si utilizamos este mismo ritmo de cambio evolutivo al cambio que llevó del reptil al marsupial, tendríamos un tiempo estimado de 600 millones de años, es decir, una evolución que se puede trazar hasta el Precámbrico, o sea ¡antes del origen de todos los grupos de animales! Ahora si observamos el cambio de una estructura, como las alas de los murciélagos, observaremos que éstas no han tenido ningún cambio significativo desde mediados del Eoceno (50 a 40 millones de años); entonces si extrapolamos este ejemplo al origen de una mano común de mamífero, ¡nos remontaríamos antes del origen de la vida!

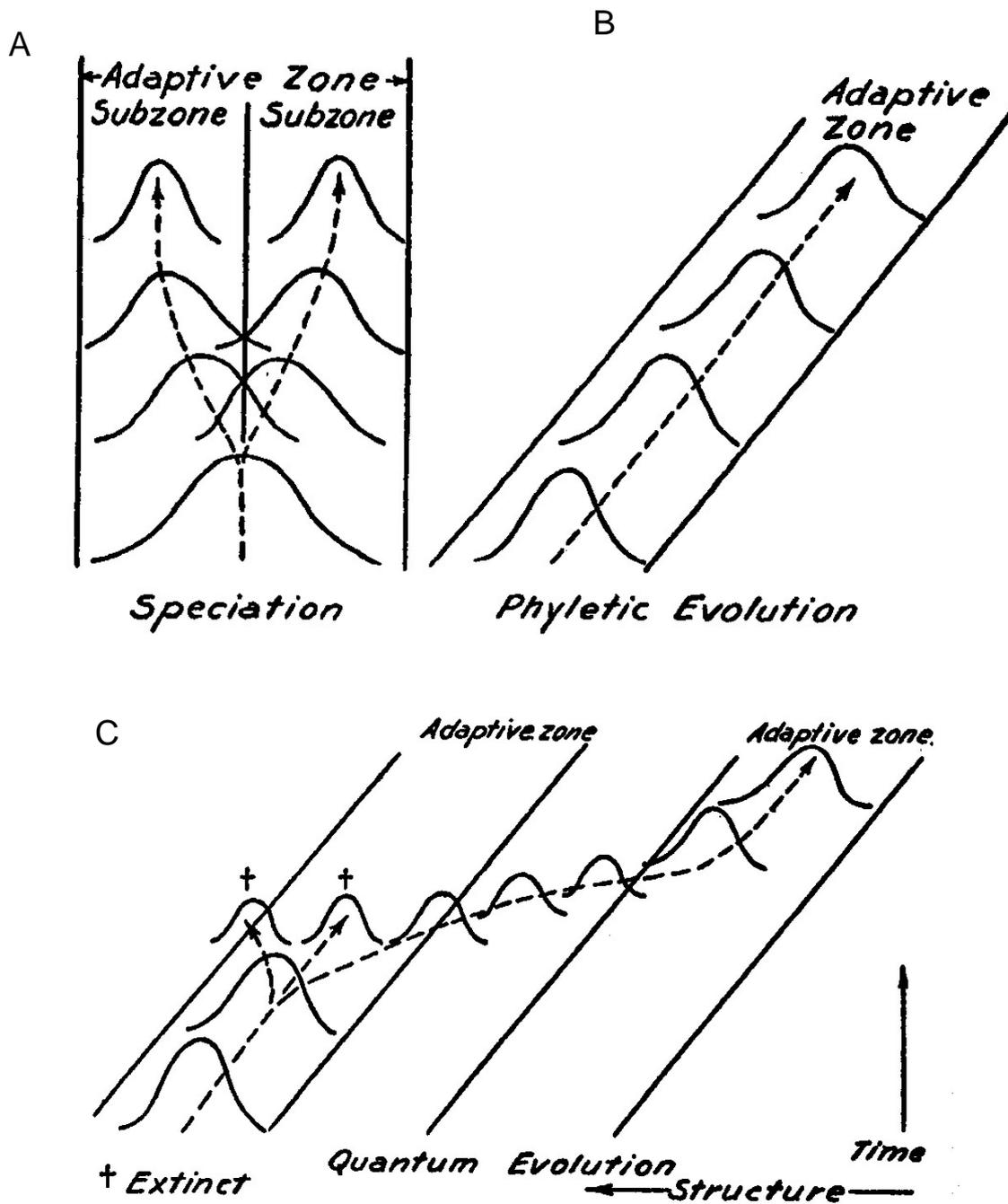


Figura 5.7. Los tres modos de la evolución, según Simpson. A. La especiación. B. La evolución filética. C. La evolución cuántica. Las líneas interrumpidas representan la filogenia, y las curvas de frecuencia representan las poblaciones en estados sucesivos (Tomado de Simpson, 1944).

Sobre estas anomalías en los datos de la paleontología, Simpson comentó que las categorías superiores requerían distintas explicaciones evolutivas, las cuales contaban con distintos ritmos y modos de evolución para cada nivel determinado. Por ejemplo, según Simpson, existen tres tipos de ritmos distintos: *horotélico*, *braditélico* y *taquitélico*. El primero es un ritmo de

evolución estándar, a diferencia del braditélico que es más lento y que es particular para géneros, mientras que el tercero es el ritmo de evolución más rápido y característico de niveles superiores como familias y órdenes. Con respecto a los modos de evolución, Simpson clasificó tres distintos: *la especiación*, *la evolución filética* y *la evolución cuántica*. La *especiación* es el modo más evidente en el proceso de la diferenciación intraespecífica e interespecífica, y se caracteriza por la división o diferenciación local de dos o más grupos a partir de una única población ampliamente distribuida. La *evolución filética* es aquel modo que muestra un movimiento continuo y direccional (no necesariamente rectilíneo) del promedio de los caracteres, es decir, que no existe una división de la población como tal, sino un cambio constante y perpetuo de toda la población. La *evolución cuántica* es el modo más importante y distintivo de los niveles más elevados, se caracteriza por presentar un movimiento relativamente rápido en una población que pasa de un estado de inestabilidad a un estado de equilibrio (Figura 5.7).

De todo esto, sólo hace falta agregar brevemente el concepto de *zona adaptativa* de Simpson, ya que el estudio de los modos de la evolución (cuyo fenómeno esencial es el cambio adaptativo) requiere ciertas consideraciones del ambiente, el cual se compone de una serie de zonas o áreas definidas. De acuerdo con Simpson (1944, pp. 188-191), un ambiente no sólo se entiende por aquellas condiciones físicas que rodean a los organismos, sino también por todos los elementos que intervienen en él, como la comida, los competidores, los enemigos, todos los tipos de vida que le afecta, incluso los individuos del mismo grupo, etcétera. Como se comentaba, el ambiente como un todo puede dividirse en zonas delimitadas, es decir, que una zona podría diferir de otra con respecto a los factores que afectan al organismo, esta serían las zonas ambientales. De aquí, Simpson hace una equivalencia de esas zonas ambientales con los tipos “adaptativos” (es decir, los caracteres taxonómicos elevados) y sobre eso surge el concepto de zona adaptativa, porque se infiere que los grupos evolucionan de acuerdo al ambiente que les rodea; y el cambio (que es adaptativo) en la estructura corresponderá con el cambio o movimiento que lleve a cabo un grupo dentro o fuera de esa zona ambiental, aunque también es válido pensar que el ambiente cambia y que los organismos siguen esa trayectoria. Si la población se mueve dentro de esa zona adaptativa,

entonces es un movimiento adaptativo intrazonal (siguiendo un pico adaptativo), o subzonal si el movimiento se lleva a cabo en la periferia (es decir, que las subzonas serían aquellos microambientes asociados a la morfología, que no salen de los límites de la zona adaptativa). Pero un movimiento que implique cambiar de una zona a otra puede resultar discontinuo y más problemático, porque cada grupo taxonómico ocupa diferentes zonas adaptativas (por ejemplo, los cánidos ocupan una zona diferente al grupo de los felinos); y no existen organismos intermedios entre uno y otro (por ejemplo, entre cánidos y felinos), porque éstos organismos fueron desapareciendo al no poder ocupar una zona adaptativa definida. Y esto último, de acuerdo con Simpson, es el meollo del asunto para la explicación del origen de las categorías taxonómicas elevadas.

Macroevolución.- ¿Qué observamos en el registro fósil con respecto a la evolución de las discontinuidades menores y cómo las debemos interpretar? Según Simpson, uno de los grandes problemas es que sólo contamos con un pequeño registro de todas las especies que han vivido en la Tierra, y los pocos fósiles que tenemos no pueden representar la diversidad que en realidad se intuye para un grupo dado. Sin embargo, cuando contamos con un registro bueno, lo que observamos comúnmente es un movimiento continuo en el origen de las categorías taxonómicas menores como las especies, los géneros, pero en muy raras ocasiones en los grupos más elevados. Esto no quiere decir, Simpson dice, que no existe una interrupción discontinua entre esas categorías menores, pero la conclusión más lógica, de estos hechos, es que la continuidad se ve obstaculizada por la falta del registro, y lo que se hace en el trabajo de campo es siempre tratar de encontrar esas series.

Por ejemplo, Simpson (1944, p. 103) indica que un estudio, del siglo XIX, sobre la evolución del caballo en Europa, revela un dato interesante acerca de nuestra interpretación del registro fósil. En ese estudio se trazó la evolución del caballo en la serie *Hyracotherium – Paleotherium – Anchitherium – Hypohippus – Hipparion – Equus*. Sobre esto se había señalado que no existía forma de transición entre *Paleotherium* y *Anchitherium*, sin embargo, Simpson señala que en Norte América, durante el siglo XX, se había estado descubriendo una serie continua y completa en el registro de la evolución del caballo, la cual

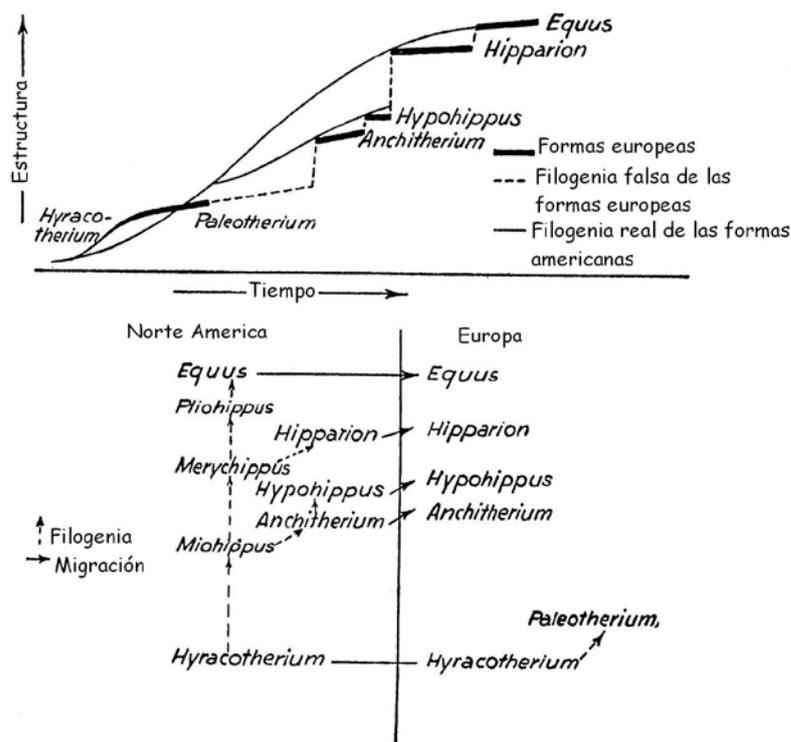


Figura 5.8. Una filogenia real de la familia Equidae, en donde se observa que la aparente discontinuidad entre los diferentes géneros, es más bien un problema de migración. Por tanto, Simpson asegura que la serie filogenética de la evolución del caballo es continua. Más en detalle véase el texto (Tomado de Simpson, 1944).

ayudó a revelar la verdadera filogenia. La conclusión a la que Simpson llegó fue que *Hyracotherium* era común en ambos continentes, en Europa este género dio origen al *Paleotherium*, pero hasta ahí se interrumpió la cadena, mientras que, en América, la serie evolucionó de manera continua hasta dar origen al género *Equus*. Ahora bien, los géneros americanos *Anchitherium*, *Hypohippus*, *Hiparion* y *Equus* cada uno fue migrando a Europa, por lo que se intuye que la discontinuidad entre las series se debe a la migración y no a la evolución (Figura 5.8). En cualquier caso, Simpson argumentó que de éste o de miles de ejemplos se podría abogar que existe una verdadera discontinuidad entre los organismos, y que nunca hubo organismos intermedios. Pero, de cualquier otra alternativa, debemos estar conscientes que hay ocasiones en que se encuentran esas formas de transición y, quizá más importante, es que no debemos aceptar la teoría del saltacionismo porque no hay en ella un apoyo del conocimiento de la genética que sea el adecuado: "se ha señalado lo poco probable, si no lo imposible, que tales saltos en mayor escala hayan ocurrido

de acuerdo a lo que sabemos actualmente sobre los mecanismos genéticos, [...] toda la evidencia, excepto las interrupciones en el registro, contradice esa teoría” (Simpson, 1944, p. 116). No hay otra explicación excepto la falta del registro fósil:

“La oportunidad de descubrir restos de un organismo extinto depende principalmente de la estructura del organismos (especialmente porque cuenta con partes duras), de sus costumbres, su abundancia, la duración del tiempo durante el cual se podría desenterrar, las condiciones fisiológicas de su ambiente, la historia subsiguiente y la exposición vigente del sedimento en el que está incrustado, y la búsqueda adecuada. En el caso de algunos de los grupos invertebrados, la ausencia de partes duras hace que la fosilización sea improbable, y esto con certeza explica en gran medida la imperfección del registro fósil” (Simpson, 1944, p. 116).

Además, Simpson reconoció que no toda la evolución del caballo presenta una secuencia estrictamente uniforme y, quizás la única evidencia de la continuidad es la del grupo Equidae, la cual es la mayor fuente para los estudios de la evolución, porque muestra un ritmo evolutivo del cual se intuye que es el común para todos los casos. Aun así, él pensó que esta irregularidad debía tener una explicación que va más allá de la simple consideración de extrapolar este ejemplo para todos los casos y, aunque supuso que ese tipo de evolución debía ser el ritmo más común, él aseguró que “representa poblaciones grandes que viven bajo condiciones ambientales y ecológicas estables. En esas poblaciones el ritmo de la evolución es moderado y probablemente no tendrá grandes fluctuaciones” (Simpson, 1944, p. 119).

De acuerdo con Simpson (1944, pp. 125-148), todos los grupos de animales tienen un ritmo evolutivo estándar, es decir, *horotélico*; aunque por lo regular éstos pueden caer fácilmente en un ritmo más lento (*braditélico*) o más rápido (*taquitélico*). Pero para lo que a nosotros nos incumbe, en poblaciones grandes y donde existe un libre flujo de genes, el ritmo es principalmente *braditélico* y se asocia con la evolución de los niveles taxonómicos intermedios (géneros). Pero ¿qué características presentan aquellas poblaciones? Como se

había señalado, según Simpson, estas poblaciones se presentan en ambientes invariables, por ello, sus estructuras presentan una adecuada adaptación al medio o zona que los circunda, y cualquier mutación que surja en la población, por lo regular, tendrá alguna desventaja sobre el grupo, por lo que desaparecerá (pero puede haber mutaciones favorables que servirán para que una parte de la población pueda ocupar otros ambientes disponibles, aun así, la población original permanece evolucionando). Por supuesto, el factor que controla y regula esta marcha evolutiva es la selección natural:

“La selección es un vector que proporciona intensidad y dirección. En poblaciones grandes cada ventaja selectiva diminuta puede ser efectiva en determinar la dirección de la evolución [...] Cuando las poblaciones están bien adaptadas, el aumento de la selección provoca un cambio evolutivo lento o una estabilidad de cambio, pero cuando las poblaciones no están tan bien adaptadas, la evolución es más rápida” (Simpson, 1944, p. 96).

Para Simpson (1944, pp. 197-206), los modos de cambios que presentan las poblaciones grandes (o relativamente grandes) son principalmente dos, *la especiación* y *la evolución filética*. La explicación del proceso de *especiación* es relativamente simple y consiste brevemente en lo siguiente (Figura 5.7A): Todo comienza a partir de una población inicial que se localiza en una zona adaptativa determinada; algunos miembros de esa población se propagan y se mueven por las subzonas (las cuales cuentan con ligeras variaciones ambientales), consecutivamente, estos grupos se dividen y se separan de la población inicial pues existe el aislamiento reproductivo (aunque a veces no es necesario) y, una vez aisladas, las poblaciones adquieren caracteres adaptativos hasta que se originan nuevas especies. Bajo este mismo proceso (con ayuda de otros) se puede llegar a categorías taxonómicas más elevadas. Sobre esta explicación, debemos tener en mente las siguientes características de la especiación. Primero, que este modo es característico de poblaciones relativamente grandes y se observa en grupos taxonómicos bajos, por ejemplo, en las subespecies. Segundo, este proceso ocurre dentro de una zona adaptativa cuyo movimiento es inestable, errático y

no lineal, dándose principalmente en la parte subzonal. Tercero, si hay una acumulación de caracteres adaptativos, fácilmente podemos pasar al siguiente modo evolutivo (la evolución filética), o bien si hay una acumulación de caracteres no adaptativos, la población se extingue o pasa al último modo evolutivo (evolución cuántica). Finalmente (y más importante para nuestra discusión posterior), que “esta primera categoría es casi el único modo accesible a los estudios de la biología experimental, la neozoología y la genética” (Simpson, 1944, 202).

La explicación de la *evolución filética* es aún más sencilla e implica el proceso siguiente (Figura 5.7B): Comienza con una población grande que se mantiene en una zona adaptativa estable y restringida; ésta evoluciona progresivamente en conjunto sin separarse o dividirse en dos poblaciones y así sucesivamente hasta alcanzar el origen de una categoría taxonómica superior al nivel de especie. De esto se infiere, que la población está muy bien adaptada por las condiciones que la rodean, ya que se mantienen en la zona adaptativa. Es importante enfatizar que los cambios ambientales siempre estarán ligados al cambio adaptativo de aquellas poblaciones; pero considerando esta dependencia entre la zona y el cambio adaptativo de la población, Simpson señala tres condiciones diferentes (véase figura 5.9): A) *Que la adecuación inicial (postadaptativa) en una población proporciona una ventaja al seguir un ambiente relativamente estable.*- Aquí la población puede durar sin cambios y seguirse progresivamente hasta un estado infinito. B) *Que la adaptación se incrementa hacia un estado lineal de intensificación.*- Las poblaciones se concentran en el pico adaptativo teniendo caracteres cada vez más especializados a las condiciones ambientales más restringidas, el problema de esto es que las poblaciones pueden llegar a extinguirse cuando hay un cambio ambiental rápido. C) *Que hay un movimiento adaptativo como respuesta a un cambio ambiental.*- Los organismos siempre seguirán el cambio ambiental y trataran de mantenerse en la zona adaptativa, aunque por lo general siempre quedan ligeramente en la periferia, nunca alcanzando las partes más elevadas del pico adaptativo, de aquí que esta condición puede llevar hacia el siguiente modo evolutivo (evolución cuántica). En cualquiera de los tres casos, para la especiación filética se debe tener en cuenta las siguientes características: Primero, que este modo es característico de poblaciones grandes y que lleva

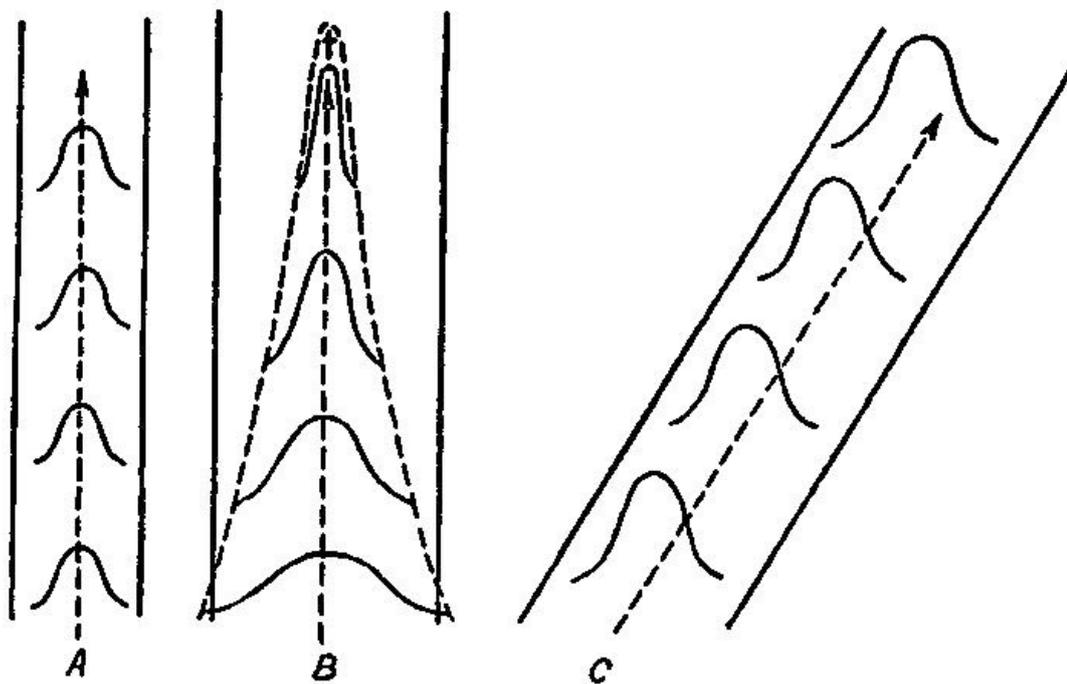


Figura 5.9. Tres patrones de la evolución filogenética, según Simpson. A. Una población inicial que está bien adaptada y que se encuentra en una zona ecológica estable. B. Una población que se vuelve cada vez más adaptativa, y entre más especializada, es más probable que se extinga. C. Una población con un ligero cambio en respuesta al cambio de la zona adaptativa (Tomado de Simpson, 1944).

hacia el origen de los géneros o categorías taxonómicas más elevadas. Segundo, muestra una evolución progresiva y continua dentro de ambientes estables, por lo que su movimiento es zonal. Tercero, estas poblaciones presentan una adaptación estricta a las condiciones que las rodean, es decir, se mantienen en un equilibrio adaptativo. Finalmente, la variabilidad, en esas poblaciones, se mantiene constante, por ello, los ritmos, en este modo de evolución, son generalmente bajos (horotélico y braditélico) y el factor dominante es la selección natural.

Megaevolución.- Hasta este momento, hemos visto la perspectiva de Simpson en cuanto al origen de las estructuras que se representan en las categorías taxonómicas inferiores (especie y el género). Pero, si miramos hacia la evolución o al origen de las estructuras que se representan por las categorías superiores (como las familias, los órdenes, las clases, etcétera), es ahí cuando nos encontramos con una gran dificultad para cualquier paleontólogo darwinista, pues “las secuencias de transición no solamente son

raras, sino están prácticamente ausentes, [...] su ausencia es casi universal que no puede ser atribuido completamente al azar, por ello, se requiere del intento de una explicación especial, así como lo han percibido muchos paleontólogos” (Simpson, 1944, pp. 105-106). Por ejemplo, se podría decir que *Hyracotherium* cumple con los requisitos para ser considerado el ancestro de los perisodáctilos, de esto, Simpson señala que, pese a que se conoce la secuencia continua que condujo hacia la evolución del caballo a partir de este grupo, desafortunadamente se desconocen las demás secuencias que llevaron hacia la evolución de las otras familias de perisodáctilos (como el tapir, rinoceronte, titanotérios, etcétera). De acuerdo con Simpson, los 32 órdenes de mamíferos presentan el mismo caso y en todos ellos se percibe una interrupción en el registro fósil, que incluso puede ser más pronunciado que en la evolución de los perisodáctilos. Además, “el miembro más antiguo que se conoce de cada orden, ya presentaba caracteres básicos ordinarios y, en todos estos casos se desconoce alguna secuencia continua de un orden a otro que se le aproxime” (Simpson, 1944, p. 106). Con toda esta evidencia ¿no será del todo cierto el argumento de la falta del registro fósil?

“Esta ausencia común de formas de transición no se limita tan sólo a los mamíferos, sino es casi un fenómeno universal, y ha sido percibido por los paleontólogos desde hace bastante tiempo [...] Esto se cumple para casi todos los órdenes de todas las clases de animales, tanto de vertebrados como invertebrados. Incluso, es casi cierto para las clases [...] y para la mayoría de phyla de animales, y aparentemente es casi verdad para categorías similares en plantas” (Simpson, 1944, p. 107).

Esto no podría ser pasado por alto, ni siquiera por el más estricto darwinista y por si fuera poco, la discontinuidad taxonómica coincidía con la discontinuidad geológica, como si los caracteres básicos surgieran en transformaciones súbitas: “La diferenciación básica de cada orden tomó un periodo de tiempo mucho más corto para su ajuste, su dispersión y su diversificación posterior” (Simpson, 1944, p. 121). Simpson pudo reconocer este hecho y, aunque enumeró una serie de explicaciones para la ausencia (p.

109-114), estuvo prácticamente obligado a desarrollar una teoría especial basada en un proceso no adaptativo.

La estrategia de Simpson fue buscar algún método conocido por la genética que pudiera explicar aquellos ritmos rápidos evolutivos (taquitéticos), por supuesto, la teoría del equilibrio movedizo de Wright le sirvió de inspiración, especialmente en lo que se refiere al factor evolutivo que está implicado en el tamaño poblacional y en los errores de muestreo:

“Genéticamente es improbable que tales cambios, a gran escala, hayan ocurrido en grupos grandes y exitosos, los cuales han evolucionado continuamente en una región determinada, más bien, es probable que ocurran en grupos pequeños con movimientos inconsistentes, y que estén sujetos a la inestabilidad ambiental [...] Las poblaciones pequeñas, aunque apenas un factor primario, contribuyen tanto a la evolución rápida como a la escasez del descubrimiento fósil” (Simpson, 1944, p. 121).

Pese a todo, Simpson recalca el hecho que esta explicación no subyace en una teoría del saltacionismo, más bien es una teoría enfocada en la genética de poblaciones que enfatiza el patrón de poblaciones pequeñas que sufren periodos de inestabilidad adaptativa, y que buscan urgentemente un reestablecimiento en una nueva zona ecológica disponible para alcanzar nuevamente el equilibrio. De aquí es cuando Simpson habla sobre su singular modo evolutivo, el cual es exclusivo para categorías taxonómicas superiores, la *evolución cuántica*: “es posible que sea el proceso dominante y más esencial en el origen de las unidades taxonómicas de un rango relativamente elevado, tales como familias, órdenes y clases. Es posible que incluya circunstancias que explique el misterio que sostiene el origen de tales grupos” (Simpson, 1944, p. 206).

La explicación del proceso de *la evolución cuántica* consiste principalmente en tres fases (Simpson, 1944, pp. 206-217): *Una fase no adaptativa, en el cual el grupo en cuestión pierde el equilibrio.*- Cuando una población se encuentra en el modo de evolución filética (o de especiación), algunos de sus miembros pueden desviarse de las partes más óptimas

adaptativas (el proceso también se puede dar por el cambio ambiental), es decir, las variaciones que presentan permiten que un grupo se aleje de la población original que se encuentra bien adaptada; en este punto, como la población tiene ligeras presiones de selección, por lo tanto, puede llegar a las partes más bajas del pico adaptativo (valles); de aquí la población tiene tres opciones, puede regresar a la zona ecológica de la cual provino, puede extinguirse, o bien, puede moverse hacia otra zona adaptativa aledaña. Lo importante, de esta fase, es que una vez que la población llega a las partes más bajas (periodo de inestabilidad), al tener un tamaño reducido y al estar aislada, es posible que algunos de sus caracteres se fijen por deriva genética, es decir, que el origen de tales caracteres sería meramente no adaptativo, sin embargo, la población se encuentra en una fase crítica porque se mantiene inestable, precisamente por la falta de caracteres adaptativos, y es muy probable que esta condición conduzca a la población a la extinción; pero si sobrevive, podremos pasar a la siguiente fase. *Una fase preadaptativa, en donde existe una gran presión selectiva, por lo que el grupo intenta alcanzar un nuevo equilibrio.*- Una vez que se fijan de manera aleatoria algunos caracteres de esa población, podemos constatar que los caracteres, que poseen, no son adaptativos, o bien, que no tienen ninguna utilidad para el ambiente en el que se originaron. No obstante, podrían tener alguna ventaja en una zona ecológica diferente (son “preadaptativos”), es decir, que podrían moverse hacia una zona que fuera adecuada para sobrevivir (aunque la disponibilidad de una zona depende si no existen grandes competidores que la habiten), y una vez que la encuentran, la población se establece, de aquí la siguiente fase. *Una fase adaptativa en donde se alcance el nuevo equilibrio.*- La presión selectiva se intensifica para empujar a los organismos hacia un nuevo pico, de tal manera que la tendencia sería conducirlos hacia las partes más óptimas de adaptación (las más elevadas), es decir, para que alcancen el nuevo equilibrio.

Es importante destacar que la teoría de Simpson, pese a que se basa en una perspectiva darwinista, parte principalmente de una explicación no adaptativa para el origen de la mayoría de las categorías taxonómicas superiores (megaevolución). De hecho, Simpson consideró que la *evolución cuántica* era precisamente uno de sus mayores logros de su investigación: “Quizá es el resultado más importante de esta investigación, pero también el

más controversial e hipotético” (Simpson, 1944, p. 206). Teniendo en cuenta que las poblaciones reducidas adquieren caracteres no adaptativos por deriva génica, y que luego éstas buscan nuevas zonas adaptativas para poder aprovechar esos caracteres “preadaptativos” ¿no es esto decir que la forma viene primero (por un proceso de fijación aleatoria) y luego viene la función (al encontrar una nueva zona ecológica disponible)? Evidentemente Simpson no es formalista, pero, en mi opinión, se encontraba en un callejón sin salida al momento de explicar la evidente ausencia de formas de transición en los caracteres taxonómicos elevados, de ahí el meollo sobre la incompatibilidad entre los procesos microevolutivos y macroevolutivos. Simpson estuvo más que obligado a dar una explicación bajo un punto de vista de la genética de poblaciones (aunque aquí aún defendiendo la prioridad del paleontólogo sobre los estudios macroevolutivos). Por supuesto, no pensó estrictamente que la preadaptación estuviera en contra del darwinismo: “El neodarwinismo y el principio de la preadaptación, aunque aparentemente opuestos, no son antagónicos, sino simultáneos” (Simpson, 1944, 184); sin embargo, su argumento se basó en el oportunismo, en el transcurso de fijación de caracteres que pasan por una etapa en la que se lleva a cabo un proceso no adaptativo (deriva génica), además dicho proceso sería exclusivo de la macroevolución.

Endurecimiento.- Como hemos comentado, Simpson, como un paleontólogo darwinista, estuvo acorralado y planteó una explicación no adaptativa para el origen de los caracteres taxonómicos superiores. Es evidente, también, que defendió la posición del paleontólogo como el único capaz de realizar estudios macroevolutivos y sacar conclusiones de ellas. Sin embargo, Gould (2004, pp. 558-561) señala que Simpson tuvo un cambio radical sobre estas perspectivas en sus obras posteriores, pues mientras que, en *Tempo and Mode in Evolution*, mostraba que la selección no dominaba en todos los niveles de la evolución (ya que la deriva genética era el factor primordial para el surgimiento de las categorías superiores), en *The Major Features of Evolution* (1953), daba prioridad a la selección como un factor involucrado en todos los procesos evolutivos, incluido el origen de las categorías taxonómicas superiores. Por ejemplo, al discutir sobre la existencia de caracteres no adaptativos en las distintas categorías, Simpson (1953, p.

137) escribió: “los caracteres adaptativos suelen ser mucho más numerosos y aquellos caracteres no adaptativos, en la medida en que aparecen, son más comunes en los niveles taxonómicos más bajos, en los que tienden a limitarse”; y más adelante señaló que: “La evidencia es que [...] hay al menos la ventaja que los cambios pueden seguirse con más frecuencia en una escala de tiempo más larga. La evidencia es casi la misma para las categorías superiores que para las categorías bajas [...] La evidencia indica de nuevo que los caracteres taxonómicos, por ejemplo en una unidad filogenética en su escala de tiempo, suelen ser adaptativos” (Simpson, 1953, p. 171).

De hecho, Gould (2004, p. 560) también indica que uno de los cambios más significativos de Simpson reside principalmente en la indiferencia del concepto que antes había considerado como el “más importante” de su investigación, *la evolución cuántica*. Esto es fácil de probar considerando los siguientes fundamentos. En primer lugar, porque ya no consideraba la deriva génica como un mecanismo dominante en la evolución de niveles superiores, o no existía, o bien, sólo se presentaba en las categorías bajas: “La deriva génica ciertamente no está involucrada en el origen de la mayoría o en todas las categorías taxonómicas, ni siquiera en las más elevadas como clases o phyla” (Simpson, 1953, p. 355); “seguramente no se da en todos los casos de evolución cuántica [...] pero cuando se presenta, es un mecanismo inicial [...] que en ocasiones sólo cumple con la transición hacia una nueva zona adaptativa y sólo es para las categorías bajas” (Simpson, 1953, p. 390). En segundo lugar, porque consideró que la evolución cuántica no era un modo evolutivo exclusivo, sino tan sólo una clase del modo de la evolución filética “ésta no es un tipo de evolución tan diferente de la filética, ni siquiera de un elemento que sea diferente del patrón filogenético total. Es un caso filogenético especial, más o menos extremo y limitado” (Simpson, 1953, p. 389). En tercer lugar, porque la evolución cuántica ya no se explicaba como un proceso que produce exclusivamente caracteres no adaptativos “el punto más controversial y oscuro es si los caracteres de la adaptación posterior, como prelude de la evolución cuántica, surgieron o no por la adaptación. Se concluye [...] que en ocasiones éstos se originaron por la adaptación, y esto parece ser cierto en aquellos ejemplos en el que la evolución cuántica se ha estudiado con detenimiento” (Simpson, 1953, p. 389).

Simpson adquirió una perspectiva más funcionalista, pues ahora negó que la macroevolución representaba un tipo diferente de estudio, y no tan sólo un grado que podía trazarse a partir de los estudios de la microevolución; en otras palabras, los caracteres superiores no serían otra cosa más que una acumulación de caracteres adaptativos adquiridos durante la especiación: “los caracteres distintivos de las categorías superiores son adaptativas y éstas son de la misma clase, aunque con frecuencia acumulativas por grados mayores, como rasgos adaptativos involucrados en la especiación” (Simpson, 1953, p. 347). Simpson aquí concluye que el problema de la paleontología definitivamente es y siempre será la falta del registro fósil, incluso dijo que cualquier hallazgo de algún tipo de transición podía parecer casi como un milagro, y con ese supuesto es con el que el paleontólogo debía trabajar:

“Casi todos los paleontólogos reconocen que el descubrimiento de una transición completa es improbable en cualquiera de los casos. Muchos de ellos saben que es ilógico [...] asumir que la aparición repentina de un nuevo grupo sistemático es evidencia de creación especial o de un salto, más bien simplemente saben que ahí ocurrió una secuencia de transición completa de las que más o menos se conoce y que simplemente no ha sido encontrada para esos casos” (Simpson, 1953, p. 360).

Bajo estos supuestos la paleontología queda subordinada ante los estudios de la microevolución, o por lo menos, Simpson, como líder de la paleontología evolutiva, creía que ésta servía sólo para confirmar la extrapolación mediante escasos recursos que resultan de una historia evolutiva totalmente fragmentada. Por supuesto, esto no fue intencional ya que no existía ningún otro mecanismo eficiente (darwinista) que pudiera explicar dichas discontinuidades, excepto la explicación por medio de la deriva génica que sustentó en su primer libro. En cualquier caso, concluye definitivamente que la macroevolución no era un tipo diferente a la microevolución: “No hay razón para creer que hay un factor diferente que aquellos vistos en las categorías bajas o en la microevolución. Por el contrario, esos factores son consistentes

con lo que conocemos con la evolución de categorías superiores” (Simpson, 1953, p. 376).

Una vez que tenemos en cuenta esta perspectiva general de Simpson, podemos decir que la *constricción por preservación del tipo* se explicaba mediante los tres modos de la evolución pero en diferentes niveles: especiación (especies y géneros), evolución filética (géneros y familias) y evolución cuántica (familias, ordenes, etcétera); por otro lado, la *constricción por canalización* quizá era una simple consecuencia del modo de evolución filética. De aquí, será necesario analizar con más detalle su concepción sobre estos fenómenos de constricción, especialmente enfocándonos sobre las definiciones de los conceptos de paralelismo y convergencia. Es interesante destacar que Simpson fue uno de los principales responsables de la divulgación de los términos de paralelismo y convergencia en su sentido moderno (especialmente porque éstos surgieron a partir de las teorías macroevolutivas). Pero quizá sea también importante señalar, por un lado, que Simpson utilizó el argumento de la convergencia para sustentar que los caracteres superiores eran básicamente adaptativos, por otro lado, que defendió el término de paralelismo en su forma original, es decir, bajo la definición de Scott y demás antidarwinistas. Teniendo en cuenta esas consideraciones podemos preguntarnos, ¿de qué manera el argumento de la convergencia se vincula con la explicación de estructuras taxonómicas superiores por adaptación?; si Simpson fue un funcionalista estricto ¿de qué manera pudo defender el concepto de paralelismo en su definición original?; y si el concepto de paralelismo estuvo arraigado a la teoría de la ortogénesis, ¿de qué manera pudo concebir el paralelismo sin recurrir a la teoría de canalización estructural?, ¿cuál fue el destino del término paralelismo? Estas preguntas serán contestadas a continuación.

La convergencia de Simpson

La definición del término moderno de convergencia surge principalmente de las fuentes de Simpson, y su establecimiento se desarrolla a partir de las discusiones basadas en los procesos macroevolutivos. Es necesario destacar que la concepción del término convergencia de Simpson posee una carga

teórica funcionalista que subyace esencialmente en el predominio de la selección natural como factor exclusivo del avance evolutivo. En cualquier caso, en sus *Principles of Animal Taxonomy* (1961), Simpson define el término de convergencia de la siguiente manera: “La convergencia es la evolución independiente de caracteres similares en dos o más linajes, la similitud no se debe al ancestro común sino a la adaptación al estado ecológico similar”; es decir, los caracteres “frecuentemente pueden originarse como adaptaciones independientes y *convergentes* debido a trayectorias similares de vida en taxas con ancestros muy diferentes” (Simpson, 1961, pp. 78-79; cursivas en el original); y más adelante enfatizó: “La convergencia, bajo una definición estricta, implica adaptación a las situaciones ecológicas similares en dos grupos con diferentes ancestros, de los cuales, por lo menos, uno no contaba con una adaptación común” (Simpson, 1961, p. 91). Dicha definición posee dos componentes esenciales, primero, que la adquisición de caracteres por independencia poco o nada tiene que ver con la herencia del ancestro, y segundo, que dicha adquisición se debe a la adaptación de ambientes (zonas ecológicas) similares. Teniendo en cuenta estos dos componentes, desarrollaremos históricamente la noción de convergencia de Simpson.

En *Tempo and Mode*, Simpson (1944, pp. 184-185) consideró dos relaciones o situaciones para las adaptaciones en un medio particular dado, la primera es la noción de las *funciones prospectivas del ambiente* que representa los ambientes listos para ser colonizados (por ejemplo, ambiente marino, ambiente terrestre, etcétera), la otra constituye las *funciones prospectivas del organismo*, ésta representa los grupos taxonómicos dados que cuentan con estructuras que pueden aprovechar para un ambiente dado (como los cetáceos, los elasmobranquios, etcétera). Una *función real* es cuando las funciones de los organismos se traslapan con las funciones disponibles por el ambiente. La divergencia comienza cuando se traslapan las funciones prospectivas de dos ambientes en las funciones prospectivas de un grupo taxonómico; y la convergencia ocurre cuando se traslapan las funciones prospectivas de dos diferentes grupos en las funciones prospectivas de un ambiente. Por ejemplo, el tiburón y la ballena llevan a cabo funciones similares al estar estrechamente vinculadas con el ambiente pelágico marino; la línea ancestral de las ballenas divergió de parientes terrestres, pero convergió con la

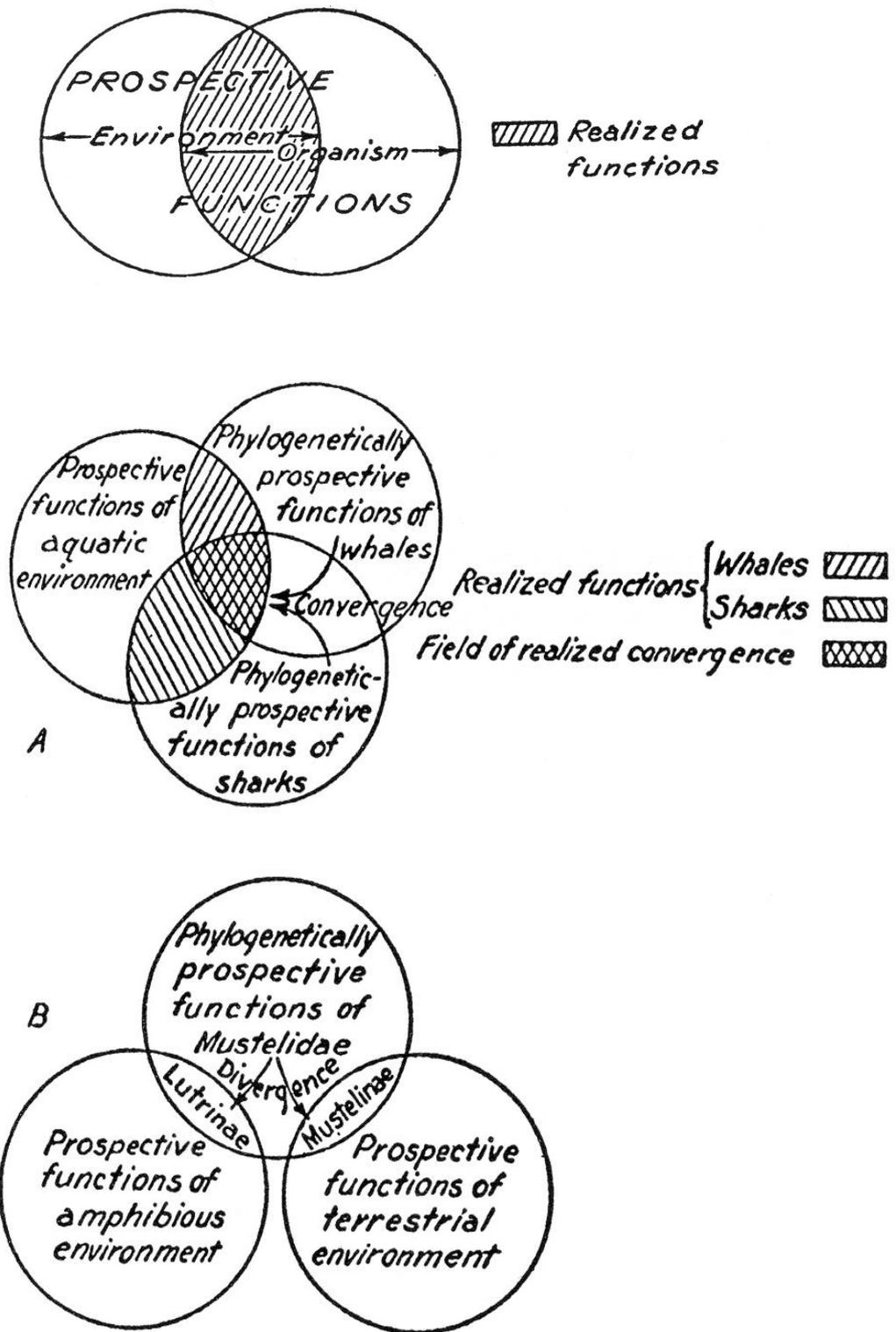


Figura 5.10. Esquema de la concepción de convergencia de Simpson en *Tempo and Mode in Evolution*. Arriba.- la intersección de las funciones prospectivas del ambiente y el organismo. Abajo.- Convergencia y divergencia de acuerdo a las funciones prospectivas. A. Convergencia. B. Divergencia (Tomado de Simpson, 1944).

línea evolutiva de los tiburones al estar expuestos a los mismos ambientes (Figura 5.10). De este ejemplo surge la idea principal de la convergencia, pues un ambiente similar puede producir estructuras parecidas en diferentes grupos, es decir, ambos “convergen” en un mismo punto de la estructura al haber comenzado con diferentes morfologías; y se dice que los grupos “divergen” cuando estos se separan de sus estructuras comunes para desarrollar adaptaciones diferentes; son dos situaciones diferentes, en donde siempre se considera la modificación por el efecto ambiental con respecto a una línea cronológica (obsérvese que la convergencia no se señala como un fenómeno antagónico del paralelismo o de la homología). Ahora el siguiente paso era observar la relación de la ascendencia y el ambiente, y de qué manera estas dos influyen en la similitud y en las diferencias entre los caracteres de los organismos.

Simpson puso mayor atención en el concepto de convergencia, en una monografía sobre la clasificación de los mamíferos para el Museo Americano en 1945. El papel de la convergencia, para él, subyacía en las dificultades que el taxónomo encontraba al momento de clasificar, por ejemplo, ¿cómo asegurar que la semejanza de dos grupos distintos se debe solamente a la ascendencia en común, si la exposición al mismo ambiente conducen también a un resultado independiente? Simpson muestra el ejemplo del lobo marsupial con el lobo placentario, quienes poseen estructuras muy semejantes pero cuentan con ancestros diferentes, lo mismo pasa si comparamos un canguro con el jerbo; si comparamos la estructura del canguro con la del lobo marsupial, veremos que son muy diferentes, pero podemos constatar que ellos sí comparten el mismo ancestro, y de la misma manera, si comparamos el jerbo con el lobo placentario, encontraremos resultados semejantes. De aquí, Simpson establece que la convergencia a veces podría resultar engañosa al tratar de saber qué caracteres son homólogos y cuáles no lo son, y éste ha sido el problema principal de cualquier estudio evolutivo de clasificación:

“Gran parte de las diferencias entre la clasificación filogenética y arquetípica se ha originado de la tarea complicada, y aún incompleta, de distinguir similitudes convergentes de las que no lo son, una tarea que va desde casos tan flagrantes y fáciles como la similitud del

tilacino y el lobo hasta los casos, en su mayoría, imperceptible y difíciles (quizás realmente sin solución), tales como [...] el tono del pelaje entre los roedores” (Simpson, 1945, p. 10).

Filogenéticamente, entre más separado esté un grupo con respecto a otro inicial, según Simpson, serán más evidentes las convergencias. Por ejemplo, él comenta que las convergencias presentan ciertos límites, es decir, que existe una línea bastante clara de qué caracteres son homólogos y cuáles son por adaptación ambiental (ambos tratados por igual). Esa línea se puede trazar a partir del tiempo de dispersión que experimentan algunos organismos que pertenecen a un grupo determinado y cuyas diferencias se van adquiriendo al encontrar diferentes ambientes (divergencia), y las similitudes, con respecto a otros grupos, se consiguen si ambos se establecen en el mismo ambiente (convergencia). En cualquier caso, es cierto que entre más alejado esté un grupo con respecto a otro, de acuerdo con su grado ascendencia, son más evidentes sus caracteres convergentes ya que a ese nivel es posible distinguir que las estructuras, que se originan en dos grupos separados, no son completamente iguales:

“En la práctica, el principio quiere dar a entender que ningún grado de convergencia ha producido identidad de estructura y que un grupo morfológico homogéneo no se origina a partir de dos o más grupos diferentes. En la mayoría de los ejemplos más destacados y conocidos de convergencia, los grupos aún parecen distinguirse, y los animales no están lo suficientemente modificados para que no parezca haber indicios de sus vastas afinidades” (Simpson, 1945, p. 11).

Una vez que tenemos en cuenta, que los organismos pueden coincidir convergentemente en sus estructuras por la ocupación de ambientes similares, y que éste tipo de similitud puede delimitarse por una línea que distingue, por un lado, la herencia y, por el otro, la acción ambiental, entonces el tercer paso será admitir que las estructuras se moldean totalmente por el ambiente, ya que en mismos ambientes, los grupos separados pueden llegar a las mismas conclusiones adaptativas en sus estructuras básicas taxonómicas, y esto

debido al trabajo de la selección natural (y muy ocasionalmente por algún otro proceso evolutivo). La evidencia, por supuesto, es a través del registro fósil.

En *The Major Features*, Simpson (1953, p. 172) comentó que la evolución divergente dentro de los phyla había conducido a la convergencia entre los diferentes grupos de categorías elevadas. Un grupo se establece dentro de una zona ecológica con un rango amplio de distribución durante una época determinada; lo que vemos a continuación es que cuando ese grupo se extingue, inmediatamente después un nuevo grupo (de diferente linaje) empieza a ocupar el mismo rango de distribución, y lo que vemos es que éstos desarrollan caracteres similares al grupo desaparecido (Figura 5. 11). Esto muestra que dos linajes sin parentesco, al estar evolucionando en los mismos ambientes, los descendientes, de ambos linajes por separado, llegan al mismo resultado adaptativo. Por ejemplo, según Simpson, los primeros artrópodos y los primeros cordados poseían caracteres adaptativos muy diferentes, pero al empezarse a diversificar, algunos llegaron por independencia al mismo esquema estructural. Como un grupo de los artrópodos, los euriptéridos, quien permaneció durante un largo tiempo ocupando ciertas zonas ecológicas, luego el grupo fue disminuyendo hasta que desapareció; pero tiempo después, los primeros peces ocuparon su lugar, desarrollaron una adaptación estructural comparable (el mismo tipo adaptativo) y se volvieron más abundantes al establecerse en esa zona ecológica ya desocupada.

Esta “incompatibilidad ecológica”, entre los grupos, según Simpson, ha sido muy común dentro de las categorías que están por debajo del nivel del phylum, como las clases Chondrichthyes (peces cartilagosos) y los Osteichthyes (peces óseos) con respecto a los antiguos Agnatha (peces sin mandíbulas) y los Placodermi (peces acorazados). O bien, los Perisodáctilos que eran muy abundantes en el pasado, pero disminuyeron rápidamente cuando los Artiodáctilos incrementaron. Entre los Carnívoros, los del suborden Creodonta fueron remplazados por los Fissipedia. Sobre la evidencia de estas convergencias, Simpson concluye que el origen de cada categoría taxonómica debe ser adaptativa, ya que la ocupación de un espacio ecológico, por un grupo determinado, no permite el desarrollo completo evolutivo de otro, en otras palabras, la constricción por preservación del tipo es una constricción ecológica y adaptativa: “La prueba, de que el factor es la diferenciación

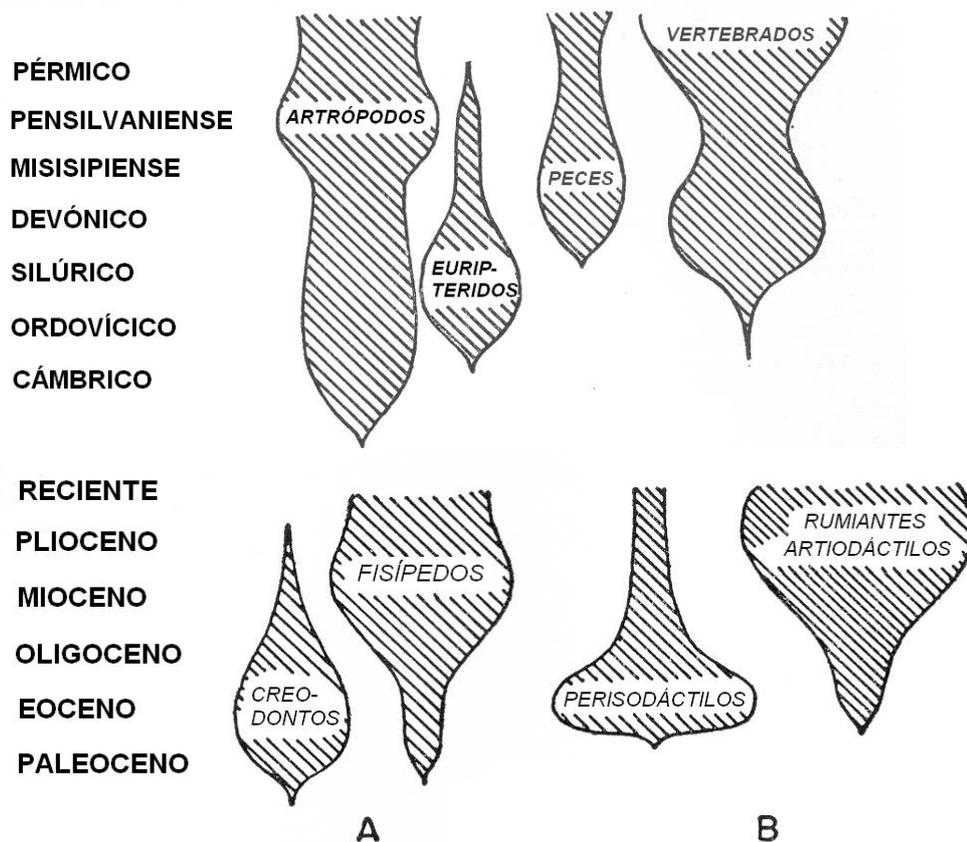


Figura 5.11. Reemplazo de los tipos adaptativos en los diferentes periodos geológicos, según Simpson. Arriba, los euriptéridos (artrópodos) y los peces primitivos cubren rangos adaptativos similares, pero una vez que los euriptéridos se extinguen, los peces primitivos toman su lugar. Abajo, la incompatibilidad ecológica en mamíferos. A. Los fisípedos reemplazan a los creadontos. B. Los artiodáctilos a los perisodáctilos (Tomado de Simpson, 1953).

adaptativa para las categorías involucradas, subyace en el hecho de que [...] en dos grupos que son simpátricos, la extinción de uno de ellos no siempre es completa. Y cuando no lo es, evidentemente esto se debe a que el grupo reducido sólo incluye categorías menores y no abarca el rango total de adaptación del otro grupo: las lampreas entre los Agnatha; los caballos, rinocerontes y tapires entre los perisodáctilos” (Simpson, 1953, pp. 173-174).

Simpson afirma que los caracteres que podemos reconocer para las categorías superiores siempre tienen un significado adaptativo porque están relacionadas a las circunstancias ecológicas en las cuales evolucionan, y mientras más alejada o superior sea la categoría, más evidente se hacen sus estructuras adaptativas. Sin embargo, él explica que la razón de dicha

adaptación en las categorías es debido a que ellos tuvieron un ancestro en común. Aunque aquí hace una distinción bastante interesante, puesto que, por un lado, dice que la adaptación no es heredable y, por otro, que ésta no está relacionada a las adaptaciones de los ancestros; entonces ¿dónde quedó la influencia de la ascendencia?

“De hecho, la diagnosis de las categorías superiores no es una descripción de cualquier ancestro o de un tipo de organización alguna vez idealizado, ya sea de algún organismo o de una población actual. Es una abstracción de caracteres presentes generalmente adaptativos, a menudo con variaciones entre los miembros de la categoría [...] El complejo general adaptativo de las categorías superiores se construye poco a poco en la medida que la categoría se desarrolla” (Simpson, 1953, p. 175).

Simpson asegura que las unidades de estructura básica o tipos, son “tipos adaptativos”, por ejemplo, la estructura básica de los *Cetáceos*, es en realidad una constitución fundamental de adaptaciones, como el cuerpo cilíndrico fusiforme, las aletas caudales transversales, la falta de pelo, miembros anteriores en forma de remo, en la parte anterior dorsal del cráneo se encuentra la nariz, etcétera; pero, según él, si pensamos en los caracteres que los agrupan en la clase de los mamíferos, veremos que estos caracteres también son adaptaciones que fueron heredadas por generaciones, como pulmones, sangre caliente, condición vivípara, las glándulas mamarias, la mandíbula de un solo hueso, los huesos auditivos, etcétera: “Estos caracteres son claramente adaptativos y son de ese modo tanto para la condición de ballena como para mamífero, con algunas aparentes excepciones” (Simpson, 1953, p. 175).

Bajo esta consideración, la herencia no es un juicio que sirva de mucho para entender la evolución de los organismos, y si algo debemos saber de ésta es solamente por los vestigios, o bien, que son simplemente restos de adaptaciones del nivel anterior. Con esto es obvio concluir que la homología, la cual se representa como una constricción por preservación del tipo, está totalmente subordinada para la concepción evolutiva de Simpson. El fenómeno

de convergencia resultó ser un elemento primordial para sustentar que las estructuras fundamentales constituían una base adaptativa, porque si se comprobaba que las homologías representaban estructuras constreñidas sin nada que ver con el tema adaptativo, entonces, la concepción de la selección natural, como mecanismo conductor de la morfología animal, quedaría subordinada. Por el contrario, Simpson creyó que la selección era quien conducía la transformación, quien guiaba a través del ambiente las estructuras de manera independiente: “En cada caso, y de manera independiente, se seleccionará cualquier variación en la dirección del cambio adaptativo. El último recurso es la mutación, la cual es aleatoria con respecto a la selección y nunca será homóloga en las distintas poblaciones [...] Bajo esta situación, cada variación favorable será seleccionada y [...] las variaciones pueden ser distintas en los diferentes grupos” (Simpson, 1953, p. 180).

En conclusión, la definición de convergencia de Simpson posee dos componentes esenciales: uno, que no hay ascendencia implicada en este proceso y, dos, que dichas modificaciones simultáneas se producen por estar expuestas a los mismos factores ambientales. La primera observación que podemos hacer de dicha definición recae en el componente geométrico, en donde dos puntos llegan al mismo lugar, en este caso, dos organismos llegan a las mismas conclusiones estructurales, y lo opuesto de este fenómeno sería la divergencia (que dos líneas divergen de un punto de origen). Pero quizá lo más destacado de esta definición es la carga teórica funcionalista que posee; porque para Simpson los fenotipos son sumamente moldeables por la acción ambiental, en otras palabras, las zonas ecológicas dictan la forma que pueden poseer cada grupo de organismos y que coinciden con las distintas estructuras de valor taxonómico, es por eso, que los organismos pueden llegar al mismo resultado estructural, porque son totalmente flexibles a los requerimientos del medio. Aquí, el concepto de constrictión por preservación de tipo se explica como una consecuencia funcional, porque la estructura de categorías elevadas, si de algún modo constriñe, es porque representa adaptaciones precisas del medio. Pero, ¿a qué límites podría presentarse el fenómeno de convergencia? (Figura 5.12).



Figura 5.12. Convergencia en organismos de diferente phylum. Izquierda, el colibrí de vertebrados. Derecha, el colibrí esfinge en artrópodos.

“La convergencia ocurre entre miembros de diferentes categorías superiores para los phyla (por ejemplo, el colibrí y la esfinge colibrí: *Trochilidae* en cordados, *Sphingidae* en artrópodos). La evidencia, de nuevo, es muy concluyente pues, una vez partiendo de sus divergencias relativas, los caracteres que distinguen cada uno de los grupos analizados (familias, en el ejemplo) son adaptativos” (Simpson, 1953, p. 176).

El paralelismo de Simpson

El término de paralelismo en su sentido original (paralelismo de Scott) se ha mantenido vigente hasta nuestros días gracias a la influencia de Simpson durante la síntesis. Simpson, en sus *Principles of Animal Taxonomy* (1961), definió el término de paralelismo de la siguiente manera: “El paralelismo es la evolución independiente de caracteres similares en dos o más linajes que comparten un ancestro en común y, que están basados en, o canalizados por,

características del ancestro”; es decir que los caracteres “pueden originarse en algunos o en todos los taxas descendientes como procesos canalizados *paralelos*, debido a características genéticas, u otras, del ancestro” (Simpson, 1961, p. 78; cursivas en el original); y más adelante enfatizó: “El paralelismo es la incidencia de cambios similares en grupos que provienen de un ancestro común y que se debe [precisamente] a que tuvieron un ancestro en común” (Simpson, 1961, p. 103). De lo anterior, podemos deducir que dicha definición posee un componente esencial: que la evolución independiente resulta de la influencia del ancestro, en otras palabras, que la estructura resulta de una “canalización” o de una constricción estructural de componentes del ancestro.

Sobre la definición de paralelismo de Simpson debemos analizar algunas cuestiones bastantes interesantes. Hemos expuesto a lo largo de esta tesis que el concepto de paralelismo está sustentado por el fenómeno de *constricción por canalización*, y que su origen, de hecho, estuvo basado en la teoría de la ortogénesis. También hemos visto que la alternativa del concepto de paralelismo, propuesta por los darwinistas, denotaba un sentido geométrico, es decir, no en una canalización de caracteres conducidos por la estructura del ancestro, sino un tipo de convergencia que mostraba que los mismos caracteres evolucionaban paralelamente, en espacio y tiempo, en dos linajes separados. Pero, si Simpson fue un estricto funcionalista, quien abogaba que el ambiente era el principal controlador de la morfología animal y que las estructuras a nivel taxonómico superior eran caracteres adaptativos, entonces, ¿por qué definió el paralelismo en su sentido original de la constricción canalizada y no en su sentido geométrico como lo definiría cualquier otro darwinista?, ¿dónde quedó el vínculo entre el paralelismo y la teoría de la ortogénesis?

Hasta este momento, no he discutido acerca de la ortogénesis de Simpson. La razón se debe a que, como hemos visto, la teoría de la ortogénesis y el concepto de paralelismo han ido siempre de la mano; históricamente incluso habían sonado como sinónimos, porque tratar la ortogénesis era tratar con el paralelismo. Ningún paleontólogo de la época podía dejar escapar el fenómeno de la ortogénesis y, por supuesto, Simpson trató el tema con sumo detalle (por ejemplo, casi en todos sus libros dedicó un capítulo completo sobre la ortogénesis). De hecho, Simpson fue uno de los

principales líderes de la paleontología quien intentó desacreditar la ortogénesis. Por tal motivo, antes de analizar el término de paralelismo, haremos una breve revisión del rechazo de la teoría de la ortogénesis por parte de Simpson, veremos de qué manera desligó el paralelismo de la ortogénesis y por qué mantuvo el término de paralelismo en su sentido original.

La historia de la opinión de Simpson sobre la ortogénesis comienza en su *Tempo and Mode*. En el capítulo cinco, titulado “Inercia, tendencia y momento”, comenta que la ortogénesis es un fenómeno en el que los organismos aparentemente evolucionan en cierta dirección continua, pese a que el resultado puede resultar en la extinción. Después, numera una serie de teorías que tratan de explicar dicho principio en las que se encuentran: (1) la interacción directa del organismo y el ambiente, es decir, la herencia de caracteres adquiridos, (2) el efecto de la selección natural sobre la distribución espontánea de las mutaciones, o bien, el darwinismo, y 3) las modificaciones con una dirección dirigida sin ninguna referencia a la acción ambiental, es decir, la ortogénesis propiamente dicha. Sobre esta última, comenta que ha habido un rango sumamente extenso de teorías que son contrarias a las anteriores, y que están basadas en una concepción metafísica que describe que la evolución avanza en línea recta:

“La mayor parte de las teorías de esta escuela, implican un elemento predestinado, un objetivo, un principio perfecto; ya sea un impulso vitalista, o de necesidad metafísica, o bien, una explicación teleológica de la evolución, ésta se sustenta bajo una guía divina o de otro modo espiritual” (Simpson, 1944, p. 152).

Bajo mi punto de vista, Simpson malinterpreta los argumentos que apoyan la ortogénesis, porque en vez de citar las teorías ortogenéticas de vanguardia (por ejemplo las de Goldschmidt y Schindewolf, que no poseen ninguna carga “metafísica”), él cita a personajes como Henry Fairfield Osborn, Louis Vialleton, Teilhard de Chardin y Robert Broom, aunque no todos ellos mantuvieron dicha noción metafísica o vitalista.³¹

³¹ Por ejemplo, Osborn y Vialleton se apoyaron en una perspectiva mecanicista de la evolución; sobre Osborn véase el capítulo 2, en cuanto Vialleton, véase Pérez de Laborda, 2001, p. 145.

De cualquier forma, aunque Simpson rechazó la ortogénesis, pues sus causas permanecían desconocidas, claramente vemos que reconoció el fenómeno de la ortogénesis como un hecho, es decir, sólo en un sentido descriptivo, sin explicación de su ocurrencia: “No hay duda que existe una especie de dirección rectilínea común en la evolución [...] y la mayor parte del registro fósil presenta líneas que evolucionan en una sola dirección sobre largos periodos de tiempo” (Simpson, 1944, p. 152); “la evolución rectilínea u ortogénesis, en un sentido descriptivo, es un fenómeno común” (Simpson, 1944, p. 177). Para Simpson, la ortogénesis podía entenderse sobre el modo evolutivo de la *evolución filética*, es decir, en poblaciones grandes con un ritmo moderado (horotélico) presentado en niveles inferiores dentro de la constancia evolutiva de la zona adaptativa. Esto por supuesto evidenciaba que la ortogénesis no era exclusiva para todos los niveles evolutivos, sino sólo para aquellos niveles que mostraban la evolución continua en tiempos de estabilidad ambiental:

“Probablemente, la tendencia hacia la dirección rectilínea no es característica de la evolución como un todo, sino tan sólo de ciertos niveles de cambio bajo ciertas condiciones comunes, [...] éste es en sí mismo un fuerte argumento que contradice la tercera escuela de la ortogénesis, la cual implica un proceso de dirección innata, o bien, un principio perfecto metafísico” (Simpson, 1944, p. 153).

¿Qué mecanismos podrían explicar la ortogénesis? Según Simpson hay por lo menos dos factores genéticos que podían explicar este fenómeno, en primer lugar, que la herencia es principalmente conservativa: “en grupos que muestran dirección rectilínea [...] cada animal es muy similar a sus ancestros en miles de caracteres, y en tanto que pueden diferir en tan sólo pocos caracteres”; y en segundo lugar, que las mutaciones no son del todo tan aleatorias “no es sólo improbable sino inconcebible que las mutaciones tengan todas las direcciones imaginables ocurriendo con la misma frecuencia”

Teilhard de Chardin tuvo una teoría que dista mucho sobre la discusión de la ortogénesis, para una revisión de su pensamiento, véase Perez de Laborda, 2001. Y finalmente, Bowler (2003, p. 250) señala que Robert Broom reconoció abiertamente el plan divino.

(Simpson, 1944, p. 154). Teniendo en cuenta estas consideraciones, es fácil percatarnos de que existían ciertas constricciones estructurales y genéticas al momento de analizar las tendencias evolutivas de los organismos; sobre esto, no sería tan ilógico pensar que para Simpson, en su libro de 1944, la descripción de la ortogénesis poseía también una carga teórica parecida al desarrollo de la ortogénesis y del paralelismo característico de los formalistas (como Schindewolf): “Los factores de conservación de la herencia limitan enormemente las posibles avenidas de la evolución para cualquier tipo de organismo dado. Si un animal es parecido a su ancestro en casi todo, las diferencias necesariamente deben tener cierta relación y armonía con los elementos hereditarios más vastos y complejos de la estructura” (Simpson, 1944, p. 154).

Pero de cualquier manera, para Simpson, la conservación de la herencia y las limitaciones mutacionales no fueron los únicos factores de restricción, también la selección natural sería un factor que limitaría el cambio en rutas que dependen esencialmente de un ambiente constante: “El hecho es que las especies no se construyen *de novo*, sino sobre la base en genotipos ya existentes que limitan enormemente las posibles avenidas de cambio, además las posibilidades aún se limitan por la selección natural, [...] en más de una ocasión las modificaciones disponibles serían definitivamente desventajosas y [...] sólo una tendría un valor selectivo” (Simpson, 1944, p. 154). Ahora bien, ¿cuál de estas dos fuerzas (ambiente versus control interno) sería la predominante para restringir el cambio evolutivo en una tendencia definida? Simpson propone el hecho que las mutaciones, aunque restringidas, siguen siendo aleatorias, y cualquier avance que hubiera en éstas, seguramente sería en una tendencia no adaptativa, y si la trayectoria fuera frecuente en una sola dirección, probablemente éstas proporcionarían un desarrollo degenerativo (y no progresivo), por lo tanto, el ambiente, a través de la selección natural, tendría la decisión final de cualquier avance evolutivo y la ortogénesis sería explicada más bien como una especie de ortoselección: “Estrictamente hablando, la teoría de la ortogénesis, por la acción directa ambiental, es consistente con algunos datos observados [...] La ortoselección ofrece una explicación aceptable para esas limitaciones y la ortogénesis debida a la influencia directa del ambiente no la ofrece” (Simpson, 1944, p. 157).

La siguiente estrategia de Simpson fue rebatir la evidencia paleontológica de que la evolución avanzaba en rutas estrictamente definidas; el primer caso que trató fue la evolución del caballo, ya que para su criterio, éste había sido uno de los ejemplos más recurridos para explicar la ortogénesis. De acuerdo con Simpson, algunos de los caracteres del caballo (de los cuales se han descrito como progresivos durante su evolución, como el tamaño del cuerpo, la proporción del cráneo, el cerebro, la proporción de sus miembros, el mecanismo del pie, la reducción del pie y las cúspides dentales) tuvieron algún valor selectivo durante su evolución; por ejemplo, la inteligencia estuvo relacionada con el tamaño del cerebro, la eficiencia y rapidez en la locomoción se vincula con la evolución de los miembros y la habilidad en la masticación con la modificación de las cúspides molares.

Mientras tanto, en su libro *The Meaning of Evolution* (1949), Simpson analizaba los casos más citados para la evolución dirigida en los cuales se encontraban: el crecimiento de los dientes del tigre dientes de sable, los cuernos del alce irlandés, el enrollamiento de *Gryphaea*, y el cuerno de los *Titanoterios*. Sobre los dientes de sable, dijo que el tamaño de sus dientes era muy variable para los diferentes grupos, y que los tamaños adecuados tenían una finalidad estrictamente adaptativa para cada una de las especies, por lo que no se debía interpretar simplemente como un crecimiento sin valor adaptativo causado por las constricciones; además de que el crecimiento de los dientes no mostraba ninguna tendencia evolutiva, más bien esto se había propagado como un mito de la paleontología sustentado por una mala interpretación de los datos. Para el caso del alce irlandés sucedía exactamente lo mismo, pues el crecimiento de sus cuernos no se debía interpretar como un desarrollo desproporcionado que los llevó inevitablemente a la extinción, sino que éstos se presentaban de ese tamaño ya que estaban acorde con la proporción de su cuerpo, además de que tenían un valor adaptativo (por ejemplo para el combate o la defensa). Sobre el enrollamiento de *Gryphaea*, Simpson enfatizó que esta peculiaridad era una ventaja para que estos organismos pudieran depositarse en el suave fango del suelo marino: “Realmente no hay ninguna buena razón para creer que el cambio se condujo a un grado de tendencia no adaptativa” (Simpson, 1949, p. 149). Con respecto al cuerno de los *Titanoterios*, Simpson se preguntaba si su estado incipiente

había tenido un valor adaptativo. En su *Tempo and Mode*, Simpson (1944, p.157) había reconocido que la evolución de los cuernos era la única evidencia a favor de la ortogénesis, pero después dijo que ligeras variaciones podían haber impulsado su crecimiento por selección; un argumento que profundizó en sus libros posteriores.³²

Por último es importante señalar que durante el proceso de *endurecimiento*, Simpson tuvo un cambio fundamental en cuanto a la concepción de la ortogénesis, porque ahora la explicación de las tendencias estaba más inclinada hacia la perspectiva de la adaptación, por ejemplo, en *The Meaning of Evolution*, escribió: “la adaptación es el factor de orientación en las tendencias evolutivas. La adaptación tiene un mecanismo conocido: la selección natural actuando en la genética de las poblaciones [...] En la búsqueda del factor de orientación en la evolución, hemos visto que algunos casos deben [...] ser adaptativos, e incluso todo, hasta el caso más dudoso podría ser adaptativo” (Simpson, 1949, p. 159). Pero, ¿qué sucedió con los factores de la estructura hereditaria y la genética del organismo? En *The Major Feature of Evolution*, vemos que Simpson (1953, p. 272) abandona completamente el postulado de que la ortogénesis involucra la conservación hereditaria; ahora su argumento se limita a la perspectiva de la dirección mutacional, y en que la población posee un rango limitado para expresar su variación, es decir, que la selección se encuentra restringida a trabajar sólo con la variación que esta disponible. No obstante, aún el argumento se basa en un sentido estrictamente adaptativo, porque las mutaciones restringen, pero no dirigen el cambio, quien da dirección al cambio evolutivo, por supuesto, es la selección natural. De hecho Simpson, como habíamos visto antes, utiliza el argumento de la convergencia para sustentar este hecho, y muestra que el cuerno del rinoceronte se desarrollo independientemente al pasar entre distintas zonas adaptativas, por ejemplo, dos cuernos transversalmente pareados (*Diceratherium*), un cuerno nasal (*Rhinoceros*), un cuerno frontal (*Elasmotherium*), y dos cuernos en tándem (*Dicerorhinus*, *Ceratotherium*, *Diceros*).

³² véase, Simpson, 1949, p. 155 y; Simpson, 1953, pp. 270-271.

Tomando en cuenta estos casos de convergencia, Simpson se convence que “la dirección de la evolución está determinada por la orientación adaptativa, la selección actúa en el material adaptativo que no tiene orientación [la mutación], el cual limita las posibles avenidas del cambio” (Simpson, 1953, p. 273). Muchos rinocerontes primitivos podían poseer cuernos, pero estos cuernos podrían no haber tenido ningún valor adaptativo en el ambiente; otros que no poseen cuernos, podrían haberles servido uno para el ambiente en el que viven, pero la mutación que les proporciona tal ventaja nunca se desarrolló; en cualquier caso, la mutación es una limitación, sólo porque sin ella, los rinocerontes no hubieran sido poseedores del cuerno, y no porque ésta tuviera una dirección establecida por sí misma para que diera pauta al origen del cuerno:

“Parece que la presión mutacional, por sí sola, no podría orientar la evolución, a menos que las mutaciones fueran vigorosamente dirigidas y que estuvieran ocurriendo en una alta frecuencia así como para vencer a la selección siempre omnipresente, [...] esto es un argumento que va en contra de la orientación mutacional de la evolución, [...] de hecho, la evolución es principalmente adaptativa e implica casi exclusivamente cambio gradual en las poblaciones más que saltacional [...] Si la dirección de la mutación y la de la selección, de alguna manera, y en algún momento, coincidieran, incuestionablemente se aceleraría el cambio. Si ocurriera que la mutación fuera más constante que la selección, probablemente el cambio sería no adaptativo, y presumiblemente causaría la extinción” (Simpson, 1953, p. 273).

Me resulta interesante el hecho que hoy en día podamos contar este capítulo de la historia de la teoría de la evolución bajo el título: “Y fue así como Simpson acabó con toda aquella consideración de la teoría de la ortogénesis en la paleontología”, puesto que ningún factor genético podía explicar las trayectorias evolutivas dirigidas, excepto la selección natural trabajando con variaciones “restringidas”. Aun así, como vimos en el comienzo, Simpson consideró la ortogénesis como un hecho, es decir, que nunca aceptó las

explicaciones de la ortogénesis del siglo XIX (puesto que sus refutaciones iban directamente hacia los trabajos de Osborn y Scott), pero intentó darle una explicación causal con lo conocido de la herencia de mediados del siglo XX y es en este hecho que su explicación no debía ser tan diferente como la ortogénesis de Schindewolf (véase tabla 3). Aunque perdió el hilo del significado real de la ortogénesis, pues se limitó a refutarla considerando que ésta sólo implicaba dirección establecida por las mutaciones, y no porque la dirección fuera restringida por la estructura ancestral; y éste fue el hecho de romper la relación entre ortogénesis y paralelismo. Para analizar esto, debemos tener en cuenta que la explicación anterior es diferente al fenómeno de la constricción por canalización, un fenómeno que dio como resultado la teoría de la ortogénesis y el término de paralelismo. De ahí subyace la respuesta del porqué Simpson consideró el paralelismo en su forma original, y no en su sentido geométrico (el cual había sido abogado por los demás darwinistas), porque reconoció el fenómeno de constricción por canalización en el registro fósil; más bien, el problema ahora descansaba en su explicación.

Gould (2004, pp. 1114-1115) menciona que en los primeros años de la síntesis, los darwinistas pusieron poca atención a la construcción canalizada porque sentían que era un proceso contrario a la selección natural, y no como un proceso adjunto evolutivo. El único personaje de la síntesis que había defendido la importancia del concepto de paralelismo en su sentido original (es decir, como un término que implicaba la constricción, que posee un sentido de homología) había sido Simpson, aunque tuvo cierta frustración al no poder dar una explicación adecuada de su ocurrencia, porque en su generación hubo una ausencia del conocimiento genético que ahora podría sustentarlo. Tomando esta consideración de Gould, ahora entendemos que la indiferencia hacia el paralelismo por parte de los darwinistas se debe a una mala interpretación del término pues también se había difundido en un sentido geométrico que significaba un tipo de convergencia (por medio de Willey). Además de que el término, en su sentido original, estuvo ligado a la teoría antidarwinista de la ortogénesis. Pero lo más importante es que casi todos los darwinistas estuvieron enfocados en los procesos de la microevolución. Así podemos entender que Simpson fue el único capaz de ponerle atención al fenómeno, ya que la ortogénesis se debe fundamentalmente a la discusión macroevolutiva.

Por supuesto era un proceso imposible de ignorar bajo los fenómenos de la paleontología (así como fue imposible negar la discontinuidad en el registro fósil). De cualquier forma, Simpson se encontraba en un callejón sin salida, por un lado, porque el paralelismo era un proceso difícil de pasar por alto por los hechos de la paleontología, y por el otro, porque siempre tuvo preferencia a las explicaciones funcionalistas de la evolución, entonces ¿de qué manera Simpson pudo mediar la constrictión interna (como hecho) con el darwinismo (como teoría)? En mi opinión, Simpson tuvo que escoger forzosamente la explicación funcional, lo único que tuvo que hacer fue acomodar el término de paralelismo bajo una perspectiva adaptativa, aunque se enfrentó a una serie de contradicciones como veremos a continuación.

En su monografía de la clasificación de mamíferos de 1945, Simpson tuvo su primer enfrentamiento con el concepto de paralelismo, ahí reconoció (como lo hizo al principio pensando en la ortogénesis) que dicho término está planteado como un hecho observado durante la evolución pero que posee dificultades explicativas, las cuales se extienden al tratar de diferenciarlo del fenómeno de la convergencia. Puesto que si la homología representa la afinidad por la ascendencia, y la convergencia por origen independiente, entonces el paralelismo se presentaba como un término adicional que contiene algo de homología y al mismo tiempo algo de convergencia, en cualquier caso, el paralelismo estaría sustentado por un fenómeno que tiene mucho que ver con la ascendencia en común:

“El problema se complica por un tercer tipo de proceso que también produce similitud: el paralelismo. El término es descriptivo más que explicativo, y se refiere al hecho de que grupos distintos, con un origen en común, frecuentemente evolucionan en la misma dirección después de que se haya producido una discontinuidad entre ellos, por lo que en un estado posterior, los linajes pueden tener caracteres en común que no estaban presentes en el ancestro común, no obstante, éstos tienden a estar más o menos en proporción a la cercanía de la ascendencia. Esta tendencia proporcional distingue el paralelismo de la convergencia, pero la distinción está lejos de ser total. Los dos

fenómenos se intercalan continuamente y son a menudo indistinguibles en la práctica” (Simpson, 1945, p. 9).

Más adelante, Simpson trata de explicar el paralelismo bajo tres situaciones diferentes: 1) *Los genes homólogos tienden a mutar en la misma dirección.*- Una vez que los dos linajes se separan de su ancestro en común, éstos cuentan con genes homólogos que producen las mismas mutaciones, “tales grupos muy probablemente podrían desarrollar la misma característica, que no se encuentra en sus ancestros, o bien, que no fue directamente heredada por ellos” (Simpson, 1945, p. 9), sino lo que heredan es esa potencialidad.³³ 2) *El tamaño de la estructura es el resultado de ritmos de crecimiento relativo con un control genético.*- Una vez que dos linajes se separan de su ancestro común, ellos tienden a evolucionar, por ejemplo, hacia un gran tamaño, ya que heredaron factores genéticos que determinan ese crecimiento: “ellos podrían haber desarrollado los mismos caracteres de proporción y que son muy diferentes del ancestro; sin embargo, [los factores de crecimiento] fueron heredados por la ascendencia” (Simpson, 1945, p. 10). 3) *Los grupos cercanos, que heredan caracteres homólogos, se desenvuelven en hábitos similares y en ambientes similares.*- Los linajes que comparten un ancestro común, contarán con estructuras similares que estarán expuestas a las mismas situaciones ambientales, por tanto, la evolución probablemente tomará el mismo camino: “la convergencia, que es estrictamente como tal y que no es atribuible a los factores genéticos ancestrales, probablemente está incidiendo en éstas, y si eso ocurre, ésta actúa en la misma dirección como elemento conservador de homología” (Simpson, 1945, p. 10).

Hasta este momento, cualquiera que hubiese sido la teoría que explique el término del paralelismo, es cierto que como fenómeno, Simpson luchó por mantenerlo en su descripción original. Aquí llegamos a la parte que nos explica el destino final del término paralelismo, y quizás con esto podemos entender

³³ Resulta interesante notar que esta explicación es la misma que la que desarrollan Goldschmidt y Schindewolf, véase el capítulo anterior.

por qué en la actualidad nos es difícil definir con precisión dicho concepto, y aún más, *el por qué de la ambigüedad del concepto de homología*.³⁴

En 1946, Otto Haas y Simpson escribieron uno de los mejores trabajos históricos sobre los conceptos más empleados en la taxonomía: homología, analogía, homoplasia, paralelismo, convergencia y divergencia. Además de la exhaustiva investigación histórica que llevaron a cabo, ellos propusieron una nueva definición para cada uno de los conceptos analizados (Figura 5.13). Sobre esto, es necesario aclarar que Haas fue quien llevó a cabo la mayor parte del trabajo y, bajo su petición, incluyó a Simpson como el responsable de las conclusiones alcanzadas. Ellos hacen esa aclaración puesto que ambos tendrían ciertas diferencias durante las discusiones y definiciones de los términos. Lo importante de este trabajo fue justamente que las conclusiones a las que llegarían marcarían el destino de los términos, y es aquí en donde vemos el destino del concepto de paralelismo para la posteridad.

Siguiendo a Willey (1911), Haas enfatizó la importancia del sentido geométrico del paralelismo y creía que ese concepto era el original y correcto para las descripciones filogenéticas. En cambio Simpson defendía el sentido original, es decir, a la manera de cómo lo había propuesto Scott y la mayoría de los antidarwinistas; pero lo hacía con una explicación causal diferente: “Uno de nosotros (Simpson, 1945, pp. 9-10) ha enfatizado que hay por lo menos dos procesos genéticos conocidos que conducen a estos resultados, sin recurrir a tales ideas vagas y metafísicas como ‘predeterminación’ filogenética o caracteres ‘latentes’ [...] Por lo tanto, hay algo de verdad en la idea del paralelismo en el sentido de Scott y de aquellos quienes han seguido su definición, aunque la base de su validez generalmente ha sido ignorada” (Haas y Simpson, 1946, p. 336). Según ellos, la dificultad para aceptar este fenómeno ha sido entender de qué manera influye el criterio de cercanía o distanciamiento de la afinidad, así como también hasta qué punto podemos separar el paralelismo de la convergencia. Pero, más adelante, Simpson (en Haas y Simpson) recalcó:

³⁴ Porque la homología ha mantenido dos componentes que no han sido adecuadamente separados, la constricción del tipo por preservación, y la constricción por canalización. La homología estricta es la descripción de la constricción del tipo, mientras que el paralelismo es la constricción por canalización. De ahí surge la ambigüedad del término de homología.

**ANALYSIS OF SOME PHYLOGENETIC TERMS,
WITH ATTEMPTS AT REDEFINITION**

OTTO HAAS AND GEORGE GAYLORD SIMPSON

The American Museum of Natural History and Columbia University

CONTENTS

	PAGE
Abstract	319
Introduction	319
Homology (homogeny), analogy, homoplasy	320
Origin and history	320
(a) Homology, as conceived by Owen	320
(b) Analogy	321
(c) Homogeny, homoplasy	321
(d) The modern meaning of homology	322
Definitions and distinctions	323
(a) Homology	323
(b) Analogy vs. homoplasy	324
(c) Analogy	325
(d) Homoplasy	325
(e) Homology vs. homoplasy	326
Synonyms and related terms	328
(a) Homology	328
(b) Homoplasy	328
Divergence, parallelism, convergence	330
Origin and History	330
(a) Divergence	330
(b) Parallelism	330
(c) Convergence	331
Definitions and distinctions	332
(a) General statement	332
(b) Divergence	333
(c) Parallelism and convergence	333
Some examples of parallelism and convergence	338
Homeomorphy	339
Origin, previous definitions	339
Redefinition	339
Homeomorphy vs. mimicry	340
Synonym; phonetically similar terms	341
Heterochronous and isochronous modifications	341
Isochronous convergence (or homeomorphy) and poly- phyletic origin	341
Time signatures	342
Homeomorphic recurrence, iteration	343
Summary	344
References	345
Index of phylogenetic terms used	348

ABSTRACT

The terms homology (homogeny), analogy, homoplasy, divergence, parallelism, convergence, homeomorphy, time signatures, homeomorphic recurrence, and iteration are traced back to their origins and critically analyzed.

PROCEEDINGS OF THE AMERICAN PHILOSOPHICAL SOCIETY, VOL. 90, NO. 5, DECEMBER, 1946

The following conclusions are arrived at:

Owen's (special) homology should be restricted to similarities between parts, organs, or structures of different organisms attributable to common ancestry; homogeny (Lankester) then becomes a synonym of homology.

Homoplasy (Lankester) brings about similarities between organisms or their parts, organs or structures, due not to common ancestry, but to independent acquisition of the similar characters. Even where this independent acquisition may be attributed to some latent or potential predisposition inherited by both or all lines concerned from a common ancestor (Osborn's latent or potential homology), the similarities should be considered homoplastic but not homologous. Heterology (Cope), homomorphy (Palmen), isomorphism or isomorphy (Parker, Fürbringer), homeogenesis (Eimer), and morphological equivalents (Hyatt) are considered synonyms, analogous variations (Darwin) and independent homologies (Hubb) are considered special cases of homoplasy.

Other special cases of homoplasy are convergence and parallelism, distinction between which should be based on whether or not similarity increases with evolution rather than on degree of relationship between the lines involved.

Convergence may lead to homeomorphy. The latter term ought to be restricted to similarities affecting the whole outer appearance of the homeomorphs and reaching such a degree that the one may be mistaken for the other even by a trained naturalist, unless certain internal or obscure characters are examined. Homeomorphy is not equivalent to, nor does it include mimicry, but the two concepts overlap.

Neither homoplasy, nor parallelism, nor convergence and homeomorphy imply anything as to contemporaneity of the similar changes; all these phenomena may be either heterochronous or isochronous.

Isochronous convergence and homeomorphy may, taxonomically, lead to polyphyletic morphological genera and even higher units.

Dacqué's terms "Zeitformenbildung" and "Zeitbaustile" are rejected, his "Zeitsignaturen" (time signatures) are admitted as a descriptive, not explanatory, term to designate certain cases of isochronous parallelism or convergence.

Recurrence of morphologic types may be merely homeomorphic recurrence or attributable to Koken's "iterative Artenbildung" (iterative formation of species = Beurlen's iteration).

In addition to the terms mentioned above, many others are discussed or mentioned. All phylogenetic terms used are indexed.

INTRODUCTION

THIS paper has grown out of a study undertaken a few years ago by one of its authors

Figura 5.13. Primera página del artículo de Haas y Simpson (1946).

“La pretendida distinción habría sido válida si desde el principio se hubiera explicado esto en términos genéticos. Una nueva definición en tales términos, el paralelismo sería similitud en estructura debida a una base genética común (y por ello es que se parece a la homología) pero en donde la expresión morfológica no se alcanza sino hasta después de la separación de dos o más líneas implicadas (y en esto es en lo que difiere de la homología). Este parece ser realmente el concepto en el cual los primeros investigadores estuvieron trabajando ciegamente teniendo en cuenta dos propuestas diferentes al no contar con un conocimiento claro de la genética: cuando hablaban del paralelismo en el sentido de Scott como similitud originada en líneas estrechamente relacionadas (por ejemplo, con una base genética común considerable), y cuando hablaban de homología potencial o latente y cosas parecidas (por ejemplo, de una base genética común para caracteres morfológicos que no habían surgido aún sino hasta un estado posterior en la filogenia)” (Haas y Simpson, 1946, p. 336).

De acuerdo con esto, el fenómeno podía ser reconocido como un caso especial de homoplasia (similitud independiente) que alcanzaba cierto nivel de homología y, si esto fuera así, entonces sería una tercera alternativa de cómo interpretar las similitudes. Como podemos ver, Simpson trató de rescatar el término de paralelismo original de Scott, y no sólo lo hizo para colocarlo como una alternativa al concepto de similitud de caracteres por evolución independiente (homoplasia), sino también abogó por darle una prioridad fundamental así como lo habían hecho los ortogenetistas. La cuestión descansaba si era adecuado proporcionarle la palabra paralelismo para la descripción del fenómeno: “Es posible tomar la diversidad de expresiones e ideas del pasado y relacionarlas a una reafirmación moderna del principio filogenético. Sin embargo, todavía estamos por decidir si es conveniente definir o volver a definir el paralelismo como el término aplicable a este principio. En cuestiones históricas, sería justo y quizá preferible [dejar la palabra paralelismo] porque ésta definición genética es muy cercana al uso de Scott y de la mayoría de autores posteriores, y no de la definición estrictamente geométrica” (Haas y Simpson, 1946, p. 337).

Pero, reiterando, el principal problema había sido decidir si esta clase de paralelismo no era una especie de convergencia actuando en diferentes grados con respecto a la ascendencia. De aquí Simpson se enfrentó a una de las mayores responsabilidades para las consecuencias del destino final del término de paralelismo, optar por un término que implicaba la constricción de la forma y que contaba con pocos recursos teóricos para ser explicada de una manera adecuada (porque el paralelismo seguía teniendo sólo ese sentido descriptivo y cuya explicación recaía en una solución de la genética proporcionada por Simpson o podría ser un tipo más de convergencia como sustentaba Haas); o bien, optar por el sentido geométrico que podría ser más útil para una adecuada descripción de la filogenia. Pese a todos los esfuerzos, Simpson terminó por dejarse vencer:

“A causa de lo inconveniente que hay en el término [paralelismo], hemos decidido estar en contra de tal propuesta [del sentido de Scott] (aunque de muy mala gana por uno de nosotros [Simpson]). El paralelismo tiene su propia lengua, al menos en un sentido no filogenético, que es aplicable a los fenómenos en cuestión sólo en un sentido descriptivo; mientras que, lo fundamental de la definición genética sería suplir una teoría o una opinión como la causa sobre la que subyace la situación descriptiva. [Pero] este principio genético no es el único que puede producir una secuencia descriptiva paralela. Por lo tanto, el resultado de este factor genético no es necesariamente el paralelismo en un sentido descriptivo. De hecho, puede ser convergencia en este sentido, aunque la convergencia siempre había sido considerada como esencialmente distinta del paralelismo; una de las razones de esta perspectiva y probablemente una decisiva, es que la convergencia podría encontrarse entre grupos más distantes de cada uno del sistema zoológico” (Haas y Simpson, 1946, p. 337).

Entonces, debido a que el paralelismo era descriptivo y no podía ser definido adecuadamente porque no existía una teoría (funcionalista) que fuera contundente para explicar dicho fenómeno, la decisión del trabajo de Haas y Simpson subordinó el término y fue por eso precisamente que la mayoría de los

darwinistas no pusieron mucha atención al paralelismo (sea teórico o descriptivo), puesto que lo consideraron como una especie más de un fenómeno general llamado homoplasia, concepto cuyo origen se remonta hasta finales del siglo XIX, con Edwin Ray Lankester.³⁵ Pero quizás la consecuencia mayor fue abandonar todas esas consideraciones de la forma que llevaron más de 60 años de intensa investigación científica, ¿esto significa que debemos regresar desde el principio, a la homoplasia de Lankester?:

“La homoplasia [...] comprende todos los procesos evolutivos que conciernen la similitud entre los organismos o entre sus partes, órganos o estructuras, que no se deben a la ascendencia en común, sino a la adquisición independiente de caracteres similares [...] Por lo tanto, la homoplasia incluye ambos conceptos, paralelismo y convergencia. [...] Podría plantearse la cuestión si el término homoplasia podría ser considerado como uno solo, [pero] los otros dos [paralelismo y convergencia] siguen estando bien establecidos e incluso son más conocidos y, como parece, al menos en este momento son más usados que la homoplasia. Sin embargo, parece aconsejable mantener el último término [homoplasia] como el más completo de todos, en tanto que los límites del paralelismo y la convergencia no están bien definidos y con frecuencia es difícil decidir de qué manera podemos aplicar estos términos especiales” (Haas y Simpson, 1946, p. 325).

Pese a estas conclusiones, en 1961, en su *Principles of Animal Taxonomy*, Simpson siguió manteniendo su fe en el término de paralelismo como un término distinguible de la convergencia, el cual tiene mucho más que ver con la afinidad ancestral, y no con el sentido geométrico como habían establecido la mayoría de los darwinistas. Simpson dio su opinión sobre el término de paralelismo en el sentido geométrico: “Algunos investigadores (Haas; en Haas y Simpson, 1946) han preferido una definición más descriptiva, especialmente por medio del modelo geométrico de líneas paralelas [...]

³⁵ Sobre el origen del término homoplasia, véase la “homoplasia de Lankester” en el capítulo uno.

Yéndonos a un extremo que es lógico pero que podría ser rechazado por los proponentes de la definición, el paralelismo podría decirse que ocurre entre un linaje de ostras y otro de mamíferos, ambos volviéndose más grandes sin ninguna otra mención en cuanto al cambio. Esto no tiene ninguna utilidad conceptual taxonómica” (Simpson, 1961, p. 103). Después menciona que el paralelismo (en su sentido original) ha sido considerado por muchos taxónomos como útil cuando se considera la ascendencia en común, aunque el problema de la práctica sigue siendo distinguir entre homología y convergencia; sin embargo, enfatiza que “la distinción entre el paralelismo y la convergencia es vital”.

Teniendo en cuenta la continua defensa de Simpson por el término original del paralelismo (como un término que surgió por una teoría antidarwinista que enfatiza en la constricción por canalización), inevitablemente nos conduce hacia una pregunta fundamental, ¿acaso Simpson abogó por la constricción de la forma contrario a su postulado de la convergencia en el cual evidenciaba que el dominio principal de la estructura orgánica era conducida por la acción ambiental? La respuesta es no, ya que Simpson nunca consideró que la homología fuera una especie de constricción, por ejemplo escribió: “Los caracteres homólogos se originan, como regla, y probablemente con una que otra excepción, por medio de adaptación en la ascendencia, los cuales son retenidos en los descendientes, de aquí se hacen homólogos porque continúan siendo adaptativos para ellos” (Simpson 1961, p. 91), y bajo este concepto, pese a que el paralelismo podía implicar limitaciones de la forma, la continua preservación y mantenimiento de la forma y sus más restringidas modificaciones son todas consecuencias del ambiente:

“El paralelismo tiene varias bases teóricas que ayudan a entenderlo y también a reconocerlo. La estructura de un grupo ancestral inevitablemente restringe las líneas de cualquier cambio evolutivo posible. Este simple hecho incrementa enormemente la probabilidad de que varios o todos los linajes de descendientes sigan una misma línea. Esta probabilidad será reforzada por la selección natural en un grupo que se expande geográficamente y en especiación activa si la ecología de los distintos linajes permanece similar con respecto a la

adaptación implicada en el paralelismo. El grado de la dependencia de ambientes ecológicos similares es parecido a la convergencia, pero la retención de caracteres homólogos a partir de la relativa cercanía del ancestro común suele distinguir el paralelismo [téngase presente el comentario antes mencionado sobre su definición de homología]. Por otro lado, los linajes paralelos (a diferencia de los que sólo son convergentes) parten con sistemas genéticos coadaptados estrechamente similares, y es muy probable que los cambios similares mantengan los sistemas adecuadamente coadaptados” (Simpson, 1961, p. 106).

Concluyendo todo lo referente a la perspectiva evolutiva de George Gaylord Simpson: en su primer escrito, *Tempo and Mode* de 1944, había señalado que el origen de los caracteres taxonómicos superiores se debían principalmente a un proceso no adaptativo de fijación de caracteres por deriva génica. Casi diez años después, en *The Major Features of Evolution* (1953), cambió de parecer ahora mostrando que la deriva génica poco tenía que ver en el origen de dichos caracteres, y que estos surgían, en su mayoría, por adaptación. ¿Por qué Simpson cambió de perspectiva? Como he señalado anteriormente, Simpson desde el principio mostró una preferencia hacia el funcionalismo, el problema fue que las evidencias de su disciplina no encajaban con la teoría darwiniana; de alguna manera estuvo acorralado para inferir que existía un proceso que pudiera explicar la discontinuidad (tan evidente en el registro de las categorías superiores), y terminó por aceptar que esos caracteres no tenían un origen adaptativo (aunque éstos fueran adaptativos una vez que ocupaban un ambiente determinado). Sin embargo, más adelante se dio cuenta que había un fenómeno que evidenciaba que las estructuras de niveles superiores podrían surgir por adaptación; dicho fenómeno estaba sustentado por la convergencia. Las convergencias, según Simpson, se definían por dos aspectos principales, uno, que las similitudes no se llevan a cabo por la ascendencia en común, y dos, que éstas se debían, más bien, a que los organismos estaban expuestos a las mismas condiciones ambientales. La conclusión sería que la restricción por preservación del tipo es una limitación de la estructura debida a factores ambientales, estructuras

preservadas por la adaptación o que se mantienen debido a que ocupan una zona adaptativa restringida, en otras palabras, la selección natural guía la forma animal hasta preservarla.

El otro aspecto macroevolutivo que atendió Simpson fue el problema de la ortogénesis, que al igual que el fenómeno de discontinuidad se presentaba de manera evidente bajo la evidencia del registro fósil. Indudablemente, nunca negó la ortogénesis como un hecho, sin embargo, criticó a los personajes que sustentaban la teoría, porque no basaban sus explicaciones en la genética de poblaciones y en la selección natural. Un hecho interesante es que Simpson se enfocó en rechazar cualquier consideración metafísica de la ortogénesis, especialmente atacando la perspectiva de finales del siglo XIX de Scott y Osborn, olvidándose de las interpretaciones de Goldschmidt y Schindewolf, aunque resulta interesante que ni Scott, ni Osborn se apoyaron en una explicación “espiritual” de las tendencias. Esto hace notar que el rechazo de la ortogénesis, por parte de Simpson, también fue retórico, porque mientras que, en *Tempo and Mode in Evolution*, abogaba en la explicación causal subyacía en la conservación de caracteres por ascendencia y porque al compartir un ancestro, los grupos podían sufrir las mismas mutaciones; en *The Major*, Simpson sólo se concentró en decir que las mutaciones no podían dirigir el cambio evolutivo. De esta manera vemos que Simpson desliga la ortogénesis del paralelismo, pero olvidó por completo que el paralelismo era un concepto que describía aquellas tendencias evolutivas, las cuales se relacionaban con la cercanía del parentesco.

Volviendo al argumento anterior, Simpson fue el único en poder defender el término de paralelismo en su sentido original, ya que como paleontólogo, podía estar conciente del fenómeno de la constricción por canalización; y se enfrentó a defender ese problema al tratar el término del paralelismo. Sin embargo, también se encontró con la ambigüedad de su explicación, ya que paralelismo, al ser tan sólo una descripción de un fenómeno, podía abarcar la misma explicación que involucraba la convergencia; aun así, prevaleció por defender ese sentido de constricción (y no el geométrico característico de los darwinistas) y al final definió el paralelismo como constricciones basadas en la relaciones ancestrales, pero sólo porque los ancestros habían tenido sistemas genéticos adaptados a las condiciones ambientales.

Hemos visto, a lo largo de este capítulo, las ideas principales de los llamados “arquitectos de la síntesis”. Asimismo, vimos que el darwinismo del siglo XX fue un funcionalismo basado en la creencia de la selección natural como la principal fuerza del cambio evolutivo en todos los niveles de organización: Las variaciones favorables que surgen en una población estarían siendo seleccionadas de manera continua, hasta que aparecen factores de aislamiento que las dividen, entonces se originan nuevas especies y, así sucesivamente, hasta dar con el origen de categorías taxonómicas superiores. ¿Cómo explicaron los sintéticos los fenómenos de la constricción?

Los sintéticos explicaron la constricción por preservación del tipo como adaptaciones estructurales a nivel general: Dobzhansky incluyó, por ejemplo, el modelo del paisaje adaptativo de Wright para decir que cada categoría taxonómica había llegado a la cumbre de un pico adaptativo por la mera adaptación; Simpson pensó que esas categorías tenían un valor adaptativo porque eso evidenciaba el reemplazo entre los grupos fósiles por la ocupación de una misma zona ambiental. Incluso Mayr fue más lejos, pensando que muchas de las categorías superiores eran grupos artificiales, pues linajes separados llegaban independientemente a la misma modificación.

Con respecto a la constricción por canalización, por lo menos, Mayr y Simpson fueron más considerados. Mayr por ejemplo aceptó que la ontogenia podía restringir el potencial del cambio; mientras que Simpson defendió la perspectiva del concepto original del paralelismo aceptando que la estructura de los ancestros limitaba el cambio hacia pocos canales de transformación. Aun así, Mayr sólo se limitó a considerar este caso al tratar con el término de paralelismo y propuso que la estructura ancestral restringía, pero no dirigía el cambio evolutivo. Simpson puso mayor atención a esta constricción, pero su explicación final tuvo un sentido funcional al argumentar que dichas transformaciones partían de estructuras preservadas por adaptación.

Considerando todos estos puntos, podemos concluir que los fenómenos de constricción estuvieron descuidados por los sintéticos al tratar de explicar la evolución exclusivamente por causas funcionales. Y esto tuvo consecuencias al tratar de explicar las dos descripciones de los fenómenos de constricción: la homología y el paralelismo. Quizá esto no dé alguna pista del por qué en la actualidad seguimos teniendo problemas para definir estos términos, ya que

históricamente sabemos que fueron los escritos de Dobzhansky, Mayr y Simpson los que nos llevaron hacia la aceptación universal del darwinismo, pero ¿qué fue lo que permitió esa aceptación general?

-Capítulo 6-

El eclipse del antidarwinismo

En *The Evolution: The Modern Synthesis*, Julian Huxley mostraba sus esperanzas para que todas las disciplinas del conocimiento biológico formaran en conjunto una teoría de la evolución rígida y coherente; pero viéndolo bajo una perspectiva más general, el unificar dos escuelas que se basan en concepciones evolutivas diferentes (formalismo y el funcionalismo), parecía una tarea difícil. Quizá la idea de una sola “síntesis” fue en realidad una simple ambición, pues Huxley, al compartir simpatía por dos corrientes antagónicas, supuso que debía existir una solución unificadora. En el prólogo escribió:

“Los libros tan importantes y tan distintivos de Dobzhansky, Waddington y Goldschmidt, no aparecieron sino hasta mucho después de encontrarse en revisión el presente volumen, pero he intentado tener de éstos el mayor provecho posible [...] De igual forma, quiero mostrar mi gratitud a la escuela de Morgan y a la de Goldschmidt, pero claramente esto podría darse a cualquier libro moderno que se ocupe de la evolución [...] La genética, *la fisiología del desarrollo*, la ecología, la sistemática, la paleontología, la citología, el análisis matemático, todos en conjunto han proporcionado nuevos hechos o nuevas herramientas de investigación; la necesidad actual es para un emprendimiento asociado y una síntesis. Si este libro contribuye a tal punto de vista sintético, podré darme por contento” (Huxley, 1942, p. XI; cursivas mías).

Lo que quiero mostrar de la pasada cita es que Huxley ambicionaba una síntesis entre todas las diferentes disciplinas (la genética, la fisiología del desarrollo, la paleontología, la sistemática), entre todos los investigadores (Dobzhansky, Waddington, Goldschmidt) y en todos los laboratorios (de Morgan, de Goldschmidt). Considerando esto, ¿por qué en la actualidad no mencionamos a Waddington o Goldschmidt como personajes de la síntesis?, ¿por qué no se menciona la biología del desarrollo (fisiología del desarrollo) como una disciplina que perteneció a dicha síntesis? Quizá la subordinación de las disciplinas como la biología del desarrollo y el rechazo de personajes como Goldschmidt y Schindewolf subyacen en un mismo problema.

Como vimos anteriormente, Richard Goldschmidt fue un formalista de mediados del siglo XIX que presentó un argumento consistente de la biogeografía y de la genética que fue contraria o alterna a la perspectiva ortodoxa expuesta por Mayr y Dobzhansky. Al inicio de la síntesis, el trabajo de Goldschmidt era muy bien aceptado, y presentaba uno de los mayores obstáculos para la aceptación total del darwinismo. Pero, mientras fue surgiendo el proceso de endurecimiento y en los años posteriores de la síntesis ya consolidada, el trabajo de Goldschmidt fue rechazado, abandonado, incluso hasta el punto de ser ridiculizado.

Gould (2004, p. 480) relata su primera experiencia con el nombre de Goldschmidt durante sus cursos de universitario en los sesenta: “Nunca había oído hablar de Richard Goldschmidt, pero su nombre salía relucir casi en cada curso (nunca acompañado de una explicación de sus ideas, sino sólo como referencia fugaz y sarcástica a algo llamado ‘monstruo esperanzado’). Los estudiantes respondían con un burlón signo de complicidad (como nuestros profesores parecían esperar a modo de indicativo de pertenencia a algún círculo íntimo)”. El caso de Gould no fue el único, una experiencia similar, en otra universidad, es relatada por Frazzetta (1975, p. 85): “Nadie se detenía a considerar si había algo digno de tomar en cuenta en las propuestas acometedoras de Goldschmidt. No había tiempo para aquella consideración, ya que había demasiado trabajo que hacer. En mis clases universitarias, el nombre de ‘Goldschmidt’ siempre se introducía como un tipo ‘de broma’ biológica, y todos los estudiantes nos reíamos y nos burlábamos obedientemente para probar que no éramos culpables de nuestra ignorancia y

herejía”. La historia de Guy Bush (1982, p. 463-464) no es muy diferente a las anteriores, él relata: “Mi conocimiento de las disparatadas ideas heréticas de Goldschmidt de la macroevolución y la especiación comienzan en mis tiempos de estudiante de graduado, cuando tomé parte de un curso de evolución ofrecida conjuntamente por Ernst Mayr y George G. Simpson. Aunque era muy raro que mencionaran a Goldschmidt, una vez que se lo nombraba, era inevitablemente en el contexto de los ‘monstruos esperanzados’ y se mostraba el acompañamiento de risas sencillas y reverencias de complicidad. No tardé en aprender que Richard Goldschmidt era alguien a quien no se lo podía tomar en serio como evolucionista”.

Sobre la reputación de Goldschmidt, Gould apunta (1982b, p. XV): “Antes que nada (y esto debe ser un principio general para cualquier intento de burla), él no podía haber sido un pensador de poca importancia o de segunda categoría [...] Nadie gastaría su tiempo en un don nadie. Goldschmidt fue uno de los primeros genetistas de nuestro siglo [XX], uno de los favoritos en la lista de los nadie en el top ten”. Gould (1982b) enfatiza el hecho de que Goldschmidt era un científico de alto nivel pues tenía un gran conocimiento en las diversas áreas de la biología, como la anatomía comparada, la histología, la genética, pero también llevó a cabo el papel de naturalista de campo, pues hizo uno de los estudios más exhaustivos de la variación geográfica de la mariposa nocturna *Lymantria dispar*; además es importante resaltar que Goldschmidt nunca fue un ignorante del conocimiento darwiniano, de hecho, en sus primeros días como investigador, trabajó bajo ese paradigma. Él mismo relata en su autobiografía: “Como un darwinista convencido, creía que las razas geográficas eran especies incipientes, yo esperaba probar la corrección de esa idea mediante un análisis. Estaba completamente familiarizado con lo que veinte años después llamarían ‘la nueva sistemática’ y mis convicciones, así como las expresé en 1920 y 1923, fueron prácticamente las mismas que aquellas de los neodarwinistas modernos” (Goldschmidt, 1960, p. 318).

Está claro que el rechazo de las ideas y la reputación de Goldschmidt se debe a cuestiones retóricas, sociales e historiográficas, más que a la falta de evidencias experimentales o a la inconsistencia de la teoría científica. Muchos estudios de la historia de la ciencia nos han mostrado que la subordinación de una teoría a veces se debe al rechazo de un grupo humano que contiene ideas

contrarias; incluso, una comunidad científica establecida se puede encargar de establecer los medios necesarios para la aceptación o el rechazo de las teorías rivales. No obstante, lo interesante de esto es que a mediados del siglo XX, podemos ver una contienda bastante avanzada (y de cierta manera equilibrada) entre funcionalistas (darwinistas) y formalistas (saltacionistas y ortogenetistas); lo que siguió después, podría explicarse como un resultado de la actividad social.

Goldschmidt, en *The Material Basis of Evolution*, siempre tuvo una severa crítica hacia los darwinistas, por ejemplo, sobre el sustento matemático escribió: “No quiero dar la impresión de que no tengo en cuenta los estudios matemáticos para el problema de la selección [...] De hecho, yo había intentado resolver un caso especial de selección [...] no con una suficiente preparación matemática, antes de que Haldane suministrara la ecuación correcta y, por lo tanto, estoy muy consciente de la importancia de esa rama de la investigación evolutiva que está ahora de moda. Pero es necesario recordar una vieja observación de Johannsen al hacer una crítica de la biometría galtoniana, que la biología debe ser estudiada con ayuda de las matemáticas más no como las matemáticas” (Goldschmidt, 1940, p. 137). Y una vez que salió a la luz su libro, los darwinistas se abalanzaron indiscriminadamente sobre él, Goldschmidt (1960, p. 324) hace mención de este evento: “Había golpeado un nido de avispas. Los neodarwinistas reaccionaron salvajemente. Ya no se me consideraba sólo un loco, sino casi un criminal”.

Ernst Mayr, por ejemplo, confesó haber empezado a escribir su libro *Systematics*, en respuesta al libro de Goldschmidt, Mayr (1980b, p. 420) nos cuenta: “Aunque en lo personal me llevaba muy bien con Goldschmidt, estaba muy enojado con su libro, y casi todo del primer borrador de *Systematics and the Origin of Species* fue escrito como respuesta furiosa hacia la total negligencia de Goldschmidt de aquellas incontenibles y convincentes evidencias”. Como vimos anteriormente, en su *Systematics*, Mayr había lidiado contra los argumentos de la biogeografía de Goldschmidt e incluso había ido más allá de una simple refutación de los hechos, pues había propuesto que su noción evolutiva estaba más cerca de la fijeza de las especies que de la evolución misma (véase más adelante). Pero en general, lo que podemos observar en sus escritos, es que Mayr tiene una actitud sumamente crítica

hacia las investigaciones de Goldschmidt; en *Animal Species*, por ejemplo, al dar una opinión sobre el estudio de las mutaciones homeóticas en *Drosophila*, escribió: “son tan evidentes rarezas, que esos monstruos sólo pueden calificarse por su falta de esperanza” (Mayr, 1963, p. 438).

Por otro lado, Theodosius Dobzhansky, en la revisión de *The Material Basis*, había dicho que el libro de Goldschmidt era el final de una época de mala racha para el darwinismo; no obstante, mencionó que la teoría de Darwin había tenido cambios positivos con la genética y, aunque Goldschmidt también hablaba de una investigación de la genética, ésta no era equivalente a la comúnmente aceptada por la mayoría. En todo caso, Dobzhansky utilizó el discurso que provocaría el rechazo del trabajo de los estructuralistas, pues, según él, ellos se basaban en ideas antiguas equivalentes a las del esencialismo, creacionismo y ¡hasta el catastrofismo!: “Goldschmidt no sólo relega la selección natural a un papel secundario, sino que de hecho rechaza la evolución más allá de sus confines estrechos, así como había sido admitida por Linneo y muchos creacionistas. Su teoría pertenece al reino del catastrofismo, no del evolucionismo”, y pese a que reconoció que provenía de la escuela del formalismo, ésta no pertenecía a la ciencia actual de la evolución: “su rompimiento con el darwinismo es casi entera, y sus ideas están más relacionadas con las de G. St. Hilaire que con las de los evolucionistas modernos” (Dobzhansky, 1940, pp. 356-357). Al final, Dobzhansky concluye por dar un veredicto negativo como revisor de su obra: “en la opinión de este revisor, la simplicidad de la teoría de Goldschmidt es la de la creencia en los milagros”; pero reconoce la fuerza de los argumentos del contrincante “debemos reconocer, de modo penetrante, que el análisis crítico de Goldschmidt ha enfatizado las debilidades y deficiencias de la concepción evolutiva del neodarwinismo, que son muchas, como cualquier partidario debe tener el coraje de admitir. Parece que este hecho, en sí mismo, obliga a cualquiera interesado en el pensamiento evolutivo a leer el libro de Goldschmidt” (Dobzhansky, 1940, p. 358). Pero Goldschmidt no se había quedado con los brazos cruzados y, en su *Theoretical Genetics*, respondió a la crítica de Dobzhansky: “Es lamentable que Dobzhansky haya llamado a este punto de vista una teoría del catastrofismo [...] No hay nada de catastrofismo en un proceso tal [...] que sólo requiere del conocimiento de los procesos

básicos del comportamiento cromosómico y genético. Si hubiera un catastrofismo en esta teoría, sería el catastrofismo del neodarwinismo ortodoxo y extremo” (Goldschmidt, 1955, p. 491).

En cuanto a la rivalidad de los paleontólogos, Schindewolf siempre se mostró pasivo y respetuoso con sus adversarios, y su crítica hacia el darwinismo fue siempre general. No obstante, en su libro *Cuestiones básicas de la paleontología*, citó a su principal contrincante para fortalecer su argumento de la canalización: “George Gaylord Simpson, [...] quien defiende el punto de vista de un sistema basado en la filogenia, también aprobó este punto de vista. Simpson [...] considera que es probable que el género de caballo *Merychippus* se originara a partir de más de una especie de *Parahippus* [...] De igual forma, como Simpson ideó, la totalidad de mamíferos no se originaron de una simple especie, género, o incluso quizá no de una simple familia de reptiles” (Schindewolf, 1993, p. 425). En tanto, Simpson, igualmente considerado, mostró en sus escritos admiración e inspiración de sus contrincantes: “Dos libros que indudablemente influyeron sobre mí, pero que, bajo mi opinión, resultarían con ideas totalmente equivocadas, son *Paläontologie, entwicklungs lehre und genetik* de Schindewolf y *The Material Basis of Evolution* de Goldschmidt [...] Admiré a estos dos hombres y a la mayoría de sus trabajos, aunque sostengo que sus perspectivas teóricas fueron insostenibles” (Simpson, citado en Mayr, 1980c, p. 457). De hecho, Simpson siempre expresó el mayor respeto a su principal oponente: “Schindewolf es entre los pocos paleontólogos (como aquellos hombres quedan pocos para cualquier ciencia) quien realmente tienen una gran intuición y sutileza para el ejercicio teórico. Él ha puesto más atención que la mayoría a los problemas teóricos más importantes de su ciencia. En este caso, sus perspectivas están basadas en pruebas reales y, por lo tanto, deben tomarse en serio” (Simpson, 1953, p. 237). Pero, como el peor enemigo de un paleontólogo es otro paleontólogo, Simpson atacó rígidamente la teoría del tipostrofismo de Schindewolf, argumentando que era una mala interpretación de los datos paleontológicos: “toda la teoría de los ciclos raciales es una generalización excesiva y es una interpretación inválida de algunos fenómenos reales (reforzada por algunos que no lo son), pero que en realidad no tienen el argumento vinculado a la evolución como un todo” (Simpson, 1953, p. 233).

Lo anterior muestra que hubo una fuerte contienda en los diferentes personajes, quienes compartían la misma disciplina; de aquí es cuando enfatizo que el sueño de Huxley, sobre un acuerdo entre genéticos, naturalistas y paleontólogos se hace sumamente difícil; y la principal barrera que promovió esta división, no fue del todo las diferencias entre tradiciones de las distintas disciplinas como ha mencionado Mayr y Provine (1980), sino fue principalmente el debate de la preferencia entre la forma y la función, porque incluso había una diferencia de opinión entre las mismas disciplinas (como la biogeografía de Goldschmidt contrastando con la de Mayr, o la paleontología de Schindewolf con la de Simpson). Aunque también es cierto que existen disciplinas que no concuerdan dentro de una u otra visión (como la biología del desarrollo y la morfología para los funcionalistas; o la genética de poblaciones para los formalistas). Teniendo en cuenta esta distinción, debemos preguntarnos, ¿realmente la síntesis moderna fue una síntesis de diversas disciplinas o fue más bien un acuerdo entre funcionalistas para rechazar la perspectiva del formalismo? No quiero decir que realmente hubo una conspiración en contra de las ideas formalistas, porque el rechazo y la interpretación de la contienda pudieron haber sido inconscientes, pero los hechos que nos encaminan hacia esta respuesta subyacen en los orígenes mismos de la síntesis moderna.

Un hecho interesante que podemos observar en la historiografía de la síntesis es que la historia comúnmente contada sobre los eventos que sucedieron entre los años treinta a los cincuenta del siglo XIX, ha sido desarrollada principalmente por los mismos arquitectos de la síntesis. Este hecho historiográfico ha desencadenado una negligencia en la consideración de los trabajos de los científicos de otros países que pudieron haber contribuido a la teoría de la evolución, y una falta de apreciación de lo que realmente ocurrió durante el periodo antes mencionado, ya que la síntesis parece haber sido tan sólo un acuerdo entre pocos científicos (especialmente estadounidenses) y no una revolución científica como ha sido comúnmente propagada (véase, Reif, Junker y Hoßfeld, 2000). Y en consideración de lo observado por Cain (2009) que durante los años veinte y treinta del siglo XX hubo una gran variedad de estudios y logros que no han sido contados, puesto que la historiografía común está enfocada solamente en describir los logros de la síntesis.

Amundson (2005), en su intento de responder a la pregunta del por qué hubo una negligencia en la biología del desarrollo en la síntesis, ha encontrado algunas de las anomalías de esa historiografía convencional, la cual se puede localizar a partir de la concepción de la herencia durante el siglo XX. De acuerdo con Amundson, antes de la consolidación de la síntesis, la selección natural no se consideraba como un factor primario evolutivo puesto que había fenómenos de la herencia basados en el desarrollo embrionario que eran inconsistentes con ella. Pero en 1915 los trabajos de Morgan separaron la concepción de la herencia de los fenómenos del desarrollo, es decir, que los genes heredados producían caracteres de adultos, pero no se detenían a explicar de qué manera se originaban esos caracteres durante el desarrollo embrionario. Esta era una genética de transmisión, pues los genetistas se especializaban en identificar los genes, no por su secuencia, sino por la observación de los fenotipos a través de las generaciones mediante experimentos de cruza. Esta es una concepción de la herencia de manera lineal, porque no se recurría a la función del gen en la ontogenia, sino sólo se relacionaba el gen con el carácter fenotípico del adulto, y los cambios de un gen deberían producir un cambio en el fenotipo: “la herencia se pensó como cambios en los genes y no cambios en el desarrollo”.

Debido a esto, según Amundson, muchos embriólogos rechazaron la idea del gen de Morgan, precisamente porque pasaba por alto los procesos del desarrollo. La genética de poblaciones apoyó la idea de la transmisión del gen de Morgan, ya que ellos estaban interesados en la medición cuantitativa de cada carácter. Esto inmediatamente provocó también la aceptación del darwinismo porque ambas teorías fueron consistentes con la acción de la selección natural. Ésta era la primera vez en que la herencia no se mostraba como antagónica de la adaptación,³⁶ ahora era concebida como un conjunto de características que podían transmitirse a las siguientes generaciones por una serie de parámetros evolutivos (selección, deriva, migración, mutación). Bajo esta perspectiva el formalismo sólo podía abarcar los fenómenos de deriva y

³⁶ Porque históricamente la herencia ha sido considerada como una fuerza interna identificada con la constricción, a diferencia de la adaptación que representó el producto de una fuerza externa. Esta dicotómica ha reflejado el debate de la forma y función en todos los tiempos (unidad de tipo versus condiciones de existencia con Geoffroy y Cuvier; fuerza polarizante general versus fuerza adaptativa en la visión de Owen; ancestro común versus selección natural en la perspectiva de Darwin; constricción versus adaptación en la actualidad).

mutación; de aquí podemos percatarnos que todo lo visto sobre las constricciones de la forma pasaba por desapercibido.

Por supuesto, de todo esto es preciso reconocer que aún aceptando la visión de la herencia de la genética de poblaciones, no existía una exclusividad en el mecanismo de la selección natural, lo que hizo resaltar ese proceso fue lo ocurrido entre los años cuarenta y cincuenta del siglo XX, en lo que Gould (2004) y Provine (1986) han llamado como “endurecimiento”. De aquí podemos establecer una pregunta fundamental, ¿por qué hubo una preferencia en las explicaciones adaptativas? Gould (2004, p. 571) argumenta que los datos empíricos de los evolucionistas podrían haber incrementado su creencia en la adaptación, pero el solo resultado empírico no puede ser la única causa. Smocovitis (1996) señala, por ejemplo, que los modelos adaptacionistas fueron motivados por los biólogos puesto que veían en este programa una alternativa optimista para sacar adelante el progreso de la humanidad; porque un proceso como la “deriva”, de carácter estocástico, seguramente no iba a favorecer a un público afectado por la guerra, precisamente cuando ellos se inclinaban más por una búsqueda del progreso. Por otro lado, De Renzi (1999, p. 119) comenta que la síntesis nació en un área protestante; ellos podrían haber conservado esa noción finalista en donde la acción divina se reemplaza por la selección natural como también creadora.

Así pues, lo cierto es que la síntesis moderna tuvo una fuerte tendencia hacia el adaptacionismo y esta idea fue propagada de manera universal. Pero, ¿por qué la síntesis funcionalista tuvo tanto alcance?, ¿de qué manera se erradicaron las teorías estructuralistas? La respuesta a la primera pregunta subyace en un hecho social, en primer lugar hay que tener presente que la síntesis se desarrolla principalmente en los Estados Unidos, es decir, en un país en donde se populariza la ciencia y en donde hay un gran apoyo para ella. Además los escritos de la síntesis están en inglés, un idioma que era más accesible a los científicos de todo el mundo. También habría que pensar en los estragos que ocasionó la guerra, el apoyo de la ciencia en occidente debió de ser más escaso. Por ejemplo, Smocovitis (1996, p. 207) comenta que después de la Segunda Guerra Mundial, Estados Unidos se volvió uno de los grandes centros para la investigación científica, lugar donde llegaron muchos científicos extranjeros que huían de la guerra, en donde se llevaban a cabo las reuniones

de la *Society for the Study of Evolution* y en donde surgió la revista internacional *Evolution* (cuyo primer editor fue Mayr). En segundo lugar, Cain (1993) comenta que la síntesis fue más bien una actividad cooperativa de varias instituciones las cuales llevaban a cabo programas de investigación comunes, por ejemplo, el círculo de biólogos de la ciudad de Nueva York, Dobzhansky, Mayr y Simpson, quienes organizaron las actividades para los estudios evolutivos durante ese periodo. A finales de los cuarenta, los arquitectos creían haber ganado la contienda, y empezaron a propagar sus ideas en toda la comunidad científica. Mayr y Simpson controlaban muchas de las publicaciones y participaban en diversas organizaciones científicas, ellos hicieron una gran campaña para popularizar sus ideas de la evolución.

Por otro lado, Smocovitis (1996) ha hecho hincapié en que el estudio de la síntesis nos conduce a la comprensión de que parte del desarrollo de la ciencia es producto de una actividad discursiva, en otras palabras, es la narrativa, el desarrollo cultural humano lo que ha llevado hacia la construcción de una ciencia. De acuerdo con Smocovitis, la síntesis fue un movimiento global de científicos que deseaban lograr un mismo objetivo, producir una teoría unificadora de las ciencias de la vida. Qué mejor retórica podía haber, si la meta alcanzada era construir la biología, una ciencia autónoma comparable a la física y a la química. Otro hecho importante ha sido señalado por Amundson (2005, pp. 199-201), y es sobre la importancia del papel que llevó a cabo Ernst Mayr como principal propagador de la síntesis. Una vez que la síntesis se consolidó, los grandes descubrimientos moleculares empezaron a aparecer; esto provocó que muchos de los estudios biológicos estuvieran concentrados en la experimentación y la biología molecular. Mayr reconoció que la molecularización de la biología representaba un serio problema para la tradición de los naturalistas. Según Amundson, Mayr estaba dispuesto a utilizar los logros de los trabajos de los naturalistas en la síntesis para defender su propio campo. La oportunidad la encontró en la celebración del centenario de la publicación del *Origen de las especies* de Darwin que se realizó en la Universidad de Chicago. Dicho evento serviría para vincular a Darwin con los logros de la síntesis, y de esta manera, transmitiría al público acerca de la teoría sintética moderna y al mismo tiempo sobre la importancia que tienen los naturalistas (en contra parte de los biólogos moleculares) en la evolución. Así

pues, la conferencia fue ideal para celebrar la unificación de la teoría evolutiva y para “reinventar [a Darwin] como el fundador de su disciplina” (Smocovitis, 1996, p. 279). Amundson (2005, p. 201) señala que la historia de Darwin, como patrono de la biología evolutiva, había inspirado a Ernst Mayr para estudiar las raíces históricas y filosóficas de la biología evolutiva. De aquí, el papel que cumple Mayr como historiador y filósofo de la biología sería muy importante ya que él fue el responsable de interpretar y conceptualizar las corrientes evolutivas de la época. Ésta sería una de las razones principales del rechazo del saltacionismo y de la ortogénesis y de su mala reputación a través de la historia.

Mayr (1980a, pp. 3-5), en su descripción del significado de la síntesis, mencionó que una de las consecuencias de la síntesis fue el rechazo de las teorías que rivalizaban con el “neodarwinismo”. Es interesante observar que Mayr hace una clasificación bastante particular; él clasifica a los científicos que son “esencialistas” (pensamiento tipológico) y los separa de aquellos que creían en la singularidad de los individuos (pensamiento poblacional). Además agrega una variable, la “herencia suave” (si el material genético es flexible o moldeable por las condiciones climáticas o por otra influencia externa) y la “herencia dura” (si el material genético cambia sólo por factores internos). Según Mayr, podemos hacer distintas combinaciones entre el pensamiento tipológico y el pensamiento poblacional con respecto a las creencias de la herencia dura y la herencia suave. Por ejemplo, las teorías basadas en el esencialismo: la ortogénesis y el “geoffroyismo” corresponderían a la herencia suave, mientras que el saltacionismo pertenecería a la herencia dura. En cambio las teorías basadas en el poblacionismo: el darwinismo (teoría original de Darwin) apoyaría la herencia suave, y el neodarwinismo o la teoría sintética mantendrían una concepción de la herencia dura (véase tabla 2).

De acuerdo a la clasificación de Mayr, el geoffroyismo sería aquella corriente que permite cambios evolutivos por influencia del ambiente (la cual llamaríamos también lamarckismo). La ortogénesis significaría que los organismos poseen una tendencia hacia el progreso y a la perfección; sobre ésta, enfatiza que la ortogénesis se ha apoyado en la teoría de Lamarck y que ha sido adoptada no sólo por biólogos sino por sociólogos, antropólogos y filósofos; por ejemplo, la aristogénesis de H. F Osborn y las ideas de Teilhard

Basado en:	También permite la herencia suave	Exclusivamente la herencia dura
Esencialismo	Ortogénesis Geoffroyismo	Saltacionismo
Poblacionismo	Darwinismo	Neodarwinismo Teoría Sintética

Tabla 2. Cuadro de los criterios de clasificación de las teorías evolutivas, según Ernst Mayr (Tomado de Mayr y Provine, 1980).

de Chardin.³⁷ El saltacionismo postularía que el origen de los tipos se produce por la variación discontinua, “creer en tal proceso se puede trazar hasta los griegos, y tuvo su mejor auge especialmente en los siglos XVII y XIX”. El darwinismo de Darwin tuvo algo de uso y desuso y, finalmente, el neodarwinismo, que es diferente al darwinismo, excluye toda la posibilidad de herencia suave o de caracteres adquiridos. Tomando estas consideraciones, el sistema de clasificación de Mayr parece bastante coherente y coloca a la síntesis como una teoría mejorada de la evolución:

“La constricción de una teoría unificada y comprensiva de la evolución durante las primeras tres décadas del siglo [XX] fue imposible. Los naturalistas tuvieron ideas equivocadas de la naturaleza de la herencia y la variación; la genética experimental estuvo dominada por el pensamiento tipológico que resultaba en la desconfianza de la selección natural [...] Tanto naturalistas como genetistas tuvieron algunos errores con respecto a la naturaleza de la variación. Al menos desconocían la excelente literatura taxonómica que trataba temas sobre la especie y la especiación, de igual modo los naturalistas desconocían la literatura de la genética” (Mayr, 1980a, p. 13).

La visión de Mayr sobre la síntesis, por tanto, no sólo corresponde al acuerdo entre las distintas disciplinas, sino también al rechazo de las teorías dominantes dentro de esas disciplinas: “Muchos paleontólogos eran

³⁷ Aunque Osborn había abandonado el lamarckismo desde principios del siglo XX, y su aristogénesis dista mucho del pensamiento lamarckiano. Véase capítulo 2.

saltacionistas y ortogenetistas [...] Los genetistas empezaron con el mutacionismo de De Vries, pero conservaron conceptos tipológicos y ciertas interpretaciones de la genética [...] que hacían difícil la comunicación con los naturalistas. Los naturalistas por su parte estuvieron fuera de todo entendimiento de los mecanismos de la herencia y de los enormes avances de la teoría genética” (Mayr, 1980a, p. 28). Pero tal entendimiento sólo fue posible “hasta que el pensamiento poblacional pudo desplazar el pensamiento tipológico”.

La dicotomía pensamiento tipológico versus pensamiento poblacional es un desarrollo conceptual creado por Mayr, el cual podemos encontrar en todos sus escritos de evolución y de la historia y la filosofía de la biología. De acuerdo con esta interpretación, el pensamiento tipológico tiene sus raíces en el *eidos* de Platón, la concepción de la fijeza de las especies de Linneo, hasta que se establece en el saltacionismo; en contra parte, tenemos el pensamiento poblacional que se origina a partir de las ideas de Charles Darwin hasta la genética de poblaciones y la síntesis. El pensamiento tipológico representa una corriente antigua cuyo origen se basa en la fijeza de las especies y en concepciones metafísicas de la herencia; mientras que el pensamiento poblacional pertenece a una nueva forma de pensar, la cual podemos representar mediante la matemática estadística y con los avances de la genética experimental (Chung, 2003). En un artículo del centenario del Origen de las especies de Charles Darwin, Mayr hizo la primera descripción de esta diferencia:

“Sin duda alguna, el pensamiento tipológico tuvo sus orígenes en los primeros esfuerzos del hombre primitivo para clasificar la perturbada diversidad de la naturaleza dentro de categorías. El *eidos* de Platón es la codificación filosófica oficial de esta forma de pensamiento. De acuerdo a esto, hay un limitado número de ideas fijas inmutables que subyacen en la variabilidad que observamos [...] La mayoría de los grandes filósofos de los siglos XVII, XVIII y XIX estuvieron influidos por la filosofía de Platón, y el pensamiento de esta escuela dominó el periodo. Desde entonces, se pensó que no había gradualismo entre los tipos, la evolución gradual fue básicamente imposible para los

tipologistas. La evolución, si ésta ocurre, debía mostrarse en saltos o pasos [...] Los argumentos del pensamiento poblacional son diametralmente contrarios a los tipológicos [...] Todos los organismos y el fenómeno orgánico está compuesto de caracteres únicos y pueden ser descritos colectivamente sólo en términos estadísticos [...] Las conclusiones a las que llegan los que defienden el pensamiento poblacional son precisamente opuestas a los que defienden el tipológico. Para los tipologistas, el tipo (eidos) es real y la variación es una ilusión, mientras que para los poblacionistas el tipo (la media) es una abstracción y sólo la variación es real” (Mayr, 1959, p. 2).

Claramente podemos observar que la tipológica de Mayr está estrechamente vinculada con el formalismo; aunque quizás éste es un formalismo sumamente distorsionado que enmascara la constancia de las especies. Pero ¿qué tan correcta es esta interpretación? Winsor (2003) señala, por ejemplo, que la historia del esencialismo en la taxonomía predarwiniana no coincide con los registros históricos estudiados, de ahí concluye que la historia del esencialismo podría ser tan sólo un mito. Chung (2003), por otro lado, menciona que en la presentación del pensamiento tipológico, Mayr exagera en el argumento de la invariabilidad de la especie, y enfatiza mucho en que ese pensamiento no le daba tanta importancia a la variación; incluso da a entender que la tipología representa un movimiento antievolucionista que dominó la taxonomía antes de la publicación de *El Origen de las especies* de Darwin. Chung también comenta que el origen de la dicotomía se debe a la preponderancia de Mayr sobre su concepto de especie biológica y sus propias teorías de la especiación, así como también de su campaña por presentar la “nueva sistemática”. Por su parte, Amundson (2005) ha señalado que el “esencialismo” y la “tipología” ni han sido corrientes que defiendan el fijismo de las especies, ni tampoco involucran métodos antiguos de clasificación sistemática, ya que la morfología era considerada como una ciencia autónoma. Además, comenta que Mayr apoyaba sus estudios históricos en los escritos de Louis Agassiz, quién creía que los taxones debían ser ideas creadas en la mente de Dios: “La historia del esencialismo no corresponde con ningún autor predarwiniano más que con Agassiz. De hecho, las primeras versiones

tipológicas de la historia del esencialismo fueron concebidas en el contexto de Goldschmidt y Schindewolf, no con Agassiz” (Amundson, 2005, p. 208).

Desafortunadamente, los arquitectos de la síntesis creyeron haber experimentado una historia repetitiva a la lucha inventada que llevó a cabo Darwin ante sus adversarios fijistas; y de esta manera ellos pensaron haber tenido una victoria comparable a la de Darwin, al vincular el saltacionismo con el fijismo. Además, como vimos en la sección pasada, Mayr consideró el saltacionismo casi como un sinónimo de creacionismo, mientras que la ortogénesis la consideró como una teoría del progreso. Simpson por otra parte, rechazó la ortogénesis al considerarla como una teoría metafísica apoyada por personajes como Teilhard de Chardin y Robert Broom (pese a que él fue partícipe de reconocer el hecho de la ortogénesis como vimos en el capítulo anterior, defendiendo de igual forma el concepto de paralelismo en su sentido original). De aquí que paleontólogos como Osborn y Scott fueran malinterpretados, porque eran ortogenetistas; además los sintéticos difundieron que muchos de los ortogenetistas apoyaban la más que enterrada teoría de la herencia de caracteres adquiridos, esto incrementaría su mala reputación.

Sin embargo, los datos históricos cuentan una versión diferente de lo que comúnmente se ha relatado. Por ejemplo, tomemos como cita la definición de la ortogénesis uno de los historiadores más reconocidos en el campo del pensamiento evolutivo de finales del siglo XIX y principios del XX. De acuerdo con Peter Bowler (1983, p. 7), el término ortogénesis “se usaba comúnmente para describir que la evolución seguía un único camino consistente y dirigido debido a fuerzas que se originaban dentro del organismo. Esta tendencia involuntaria se desarrollaba sin hacer referencia a las demandas del ambiente y que podría conducir a la extinción”. Aquí, Bowler correctamente menciona que la ortogénesis era un término que se “usaba comúnmente para describir” un fenómeno determinado. De ahí el meollo del asunto, puesto que la mayoría de los evolucionistas que utilizaba el término de ortogénesis, lo usaba en un término descriptivo, es decir, era un fenómeno el cual demandaba cierta explicación.

Muchos han asumido (desde las definiciones de los libros de texto, hasta comunicación personal) que la ortogénesis es una teoría teleológica (es decir, que la idea principal de la ortogénesis era conducir la estructura hacia un cierto

fin determinado por medio de una fuerza desconocida). No obstante, lo que hemos visto a lo largo de este trabajo, los ortogenetistas hacían mención a las limitaciones de la estructura, las cuales imposibilitaban el cambio hacia ciertas rutas, por ello, la estructura se encargaba de proporcionar la dirección evolutiva, porque el cambio estaba canalizado al tener pocas alternativas (una explicación que dista de ser teleológica). Y, como vimos en el capítulo dos, aunque se pueda decir que Osborn mantuvo una visión de la ortogénesis más estricta, él admitió que utilizaba la expresión más en un sentido descriptivo, pues desconocía el mecanismo exacto de la ortogénesis (por ejemplo, el auge de la teoría de Morgan lo obligó a buscar esas causas en las células germinales). Por supuesto, los ortogenetistas mostraban que el factor interno era el principal medio del cambio canalizado, pero también reconocían que podía acelerarse el cambio por mecanismos externos (por ejemplo, en la tabla 8, obsérvese la similitud de la explicación del paralelismo de Scott y la convergencia de Schindewolf). Hay que admitir que muchos de los ortogenetistas creían que las tendencias en los linajes podían conducir a la extinción, como Alpheus Hyatt (1838-1902). Sin embargo, estos eran ortogenetistas de finales del siglo XIX, que creían, del mismo modo, en la teoría de la recapitulación. Para los ortogenetistas de mediados del siglo XX, como Schindewolf, aunque no dudaban en pensar esta posibilidad, el medio principal de la extinción era la extremada especialización a un medio determinado (véase el argumento de la tipólisis de Schindewolf en capítulo 4).

De cualquier manera, aquí podemos defender la ortogénesis como una teoría descriptiva, y que intentaba explicar el fenómeno mediante factores internos. Si tenemos en cuenta lo anterior, veremos que Simpson también estuvo involucrado en la ortogénesis. En el capítulo cinco, observamos que Simpson aceptó la ortogénesis como un término descriptivo. Tiempo después, abandonó la ortogénesis al describirla como mutaciones dirigidas, argumentando su imposibilidad. Pero si analizamos el libro de *Tempo and Mode in Evolution* de 1944, nos daremos cuenta que la explicación que ahí da de la ortogénesis es la misma explicación que mantiene para el término de paralelismo hasta 1961. Y del mismo modo, cabe destacar que las explicaciones son muy parecidas a las que proporciona Schindewolf para la ortogénesis (véase tabla 3). Por supuesto, el fenómeno que describían como

	Explicación 1	Explicación 2	Explicación 3
Ortogénesis de Simpson (1944)	Los factores de conservación de la herencia limitan las posibles avenidas de la evolución	Las mutaciones no son del todo aleatorias: no existen todas las rutas imaginables.	Selección Natural es una limitante y conduce los cambios en una misma dirección.
Paralelismo de Simpson (1945)	Los linajes, que comparten un ancestro en común, contarán con estructuras similares que están expuestas a las mismas situaciones ambientales.	Genes homólogos tienden a mutar en la misma dirección: los organismos que se separan de su ancestro en común cuentan con genes homólogos que producen las mismas mutaciones.	La Selección Natural trabaja sobre las estructuras compartidas del ancestro.
Paralelismo de Simpson (1961)	La estructura de un grupo ancestral inevitablemente restringe las líneas de cualquier cambio posible. Este simple hecho incrementa la probabilidad de que los linajes descendientes sigan una misma línea.		La probabilidad de que sigan una misma línea será reforzada por la Selección Natural. El grado de dependencia de ambientes ecológicos similares es parecido a la convergencia.
Ortogénesis de Schindewolf (1950)	Cada último descendiente del tipo trae un potencial morfológico limitado. Los organismos, de un linaje, poseen un juego de genotipos vinculados los cuales permiten tan sólo un número limitado de trayectorias posibles.	Las mutaciones con trayectorias predeterminadas tendrían mayores posibilidades de ser retenidas.	

Tabla 3. Relación entre la explicación de la ortogénesis de Simpson de 1944, las explicaciones del paralelismo de Simpson de 1945 y 1961, y la explicación de la ortogénesis de Schindewolf de 1950. La explicación uno radica en que la estructura limita el cambio evolutivo hacia ciertas líneas. La explicación dos es que las mutaciones surgen en la misma dirección. Y la explicación tres implica dirección del cambio por selección natural. Obsérvese la gran similitud que hay entre las explicaciones. La explicación uno y la explicación dos podrían incluso basarse en una dirección por factores internos. Excepto quizá su explicación uno del paralelismo de 1945, que tiene un ligera influencia del ambiente.

la ortogénesis es la constricción por canalización. De esta manera podemos decir que Mayr reconoce la ortogénesis cuando explica que las estructuras poseen una predisposición para evolucionar (véase tabla 5).

Con esto quiero mostrar que el rechazo de las teorías formalistas se debió más bien a la retórica y al discurso de los arquitectos de la síntesis, es decir, a la distorsión histórica que el formalismo adquirió una vez que se popularizó como “pensamiento tipológico”, una especie de antievolucionismo envuelto en concepciones metafísicas. Los sintéticos contaron la historia del saltacionismo (De Vries) y la ortogénesis (Osborn) en su versión antigua, y no la vanguardia que surgía de esas teorías (Goldschmidt y Schindewolf).

Pero las consecuencias no sólo recayeron en una vaga interpretación de la historia de las teorías formalistas, sino fueron precisamente las disciplinas que respaldaban esas teorías las que también quedaron subordinadas y desplazadas. Así, por ejemplo, Alberch (1995, p. 335) comenta que la enseñanza de la biología del desarrollo y su relación con la evolución, en los años posteriores de la síntesis, estaba abandonada: “Podría ser difícil de creer que para los estudiantes de posgrado ingresados, antes de 1977 así como después de 1980, en la mayoría de las Universidades de Estados Unidos (y probablemente del resto del mundo), básicamente no se les enseñaba el vínculo entre el desarrollo y la evolución”. Hamburger (1980) fue uno de los primeros que observó este hecho, que la síntesis omitió los trabajos de la biología del desarrollo: “Así como fue formulada en su tiempo, la síntesis moderna estuvo incompleta, sin ningún capítulo que concordara con los efectos de la selección de genes controladores de la variabilidad de procesos del desarrollo”. De hecho, personajes como Ivan I. Schmalhausen y Waddington intentaron integrar la embriología dentro de la síntesis, pero fallaron. Como hemos señalado anteriormente, Amundson (2005) ha estudiado en detalle el caso para la biología del desarrollo y una de las conclusiones a las que ha llegado es que la genética aceptada por los arquitectos de la síntesis ha tenido un modo y una historia muy diferente a la que involucra los procesos del desarrollo embrionario; este evento provocó un descuido en la embriología, ya que las teorías que sustentaban el desarrollo con la evolución eran básicamente formalistas. En acuerdo con esto, De Renzi (1999, p. 119) indica: “Quizá la clave del rechazo de estos aspectos [del desarrollo] está, inicialmente, en que en todo este tipo de explicaciones, la selección natural no se erige en fuerza principal y tiene que conformarse con aquello que está permitido como compatible con [...] el componente interno”.

Por otro lado, Love (2007) explica que las innovaciones de las investigaciones macroevolutivas estaban arraigadas a los estudios de la morfología y la paleontología, el problema fue que este nivel evolutivo no tuvo mucha atención de los arquitectos de la síntesis porque ellos asumían que la macroevolución contaba con los mismos procesos que la microevolución por extrapolación; y como la biología del desarrollo abarcaba la parte microevolutiva, por tanto, esta materia quedó también como un ejercicio

complementario. Así pues, Gould (1980, p. 170) comenta el hecho que Simpson tuvo que sacrificar mucho de la paleontología al someterla al argumento de la extrapolación: “La síntesis de Simpson unificó la paleontología con la teoría de la evolución [darwiniana], pero de hecho pagó un precio bastante alto que fue el admitir que ninguna teoría fundamental podría proponerse al estudio de los eventos y patrones mayores en la historia de la vida”. Porque si la macroevolución es tan sólo una extensión de los procesos microevolutivos, poco tendría la paleontología que colaborar en la teoría de la evolución (mecanismos), sólo sería una materia que se usa a la descripción de la vida en el pasado.

Para el caso de la morfología, podemos observar que tanto Coleman (1980) como Ghiselin (1980) reconocen que esta materia intervino poco dentro del movimiento de la síntesis, sin embargo, su explicación de tal exclusión es diferente. Por ejemplo, Ghiselin atribuye esto a que la morfología tenía poco que ver con los procesos evolutivos puesto que es una ciencia meramente descriptiva: “la morfología tiende a ser una disciplina que recibe más que proporcionar para el desarrollo de la teoría de la evolución [...] En general, el papel de la morfología en los estudios evolutivos ha sido para confirmar e interpretar los descubrimientos de otras ramas de la biología”. En cambio, Coleman reconoce que los morfólogos del siglo XX se dedicaron tan sólo a la recreación de la historia de la vida sin ninguna mención de mecanismos evolutivos, mientras que otros continuaron con sus investigaciones sin hacer caso a la síntesis; el problema fundamental es que ellos no podían ligar sus trabajos a la genética establecida, “la genética fue simplemente irrelevante para la morfología”. Los experimentalistas, por su lado, adquirieron mucho poder y criticaron los objetivos tradicionales de los morfólogos, diciendo que la tarea fundamental de la morfología no era el estudio de los procesos evolutivos, sino tan sólo recrear la historia de la vida. Sobre esto Coleman (1980, p. 181) concluye que la razón principal del rechazo de la morfología hacia la síntesis (durante los años veinte y treinta del siglo XX) se debió principalmente a que ellos se enfocaban en el estudio de la forma, sin prestar importancia a la diversidad dentro de la población.

Pero Coleman (1980) señala al mismo tiempo un hecho bastante interesante, pues personajes como Alfred S. Romer y Edwin S. Goodrich

enfaticaban la importancia del concepto de homología en sus investigaciones y algo que los caracterizaba era la subordinación de la adaptación. Permítanme utilizar un ejemplo histórico señalado por Coleman (1980, pp. 175-176), el cual nos ayudará a concluir la discusión que tenemos aquí. Uno de los mayores morfólogos y embriólogos del siglo XX, Gavin de Beer, en su libro de 1928, *Vertebrate Zoology*, hacía hincapié en que el estudio de la comparación podría conducirnos hacia dos programas, el primero era el estudio de las homologías, (el cual es considerado como la esencia de la morfología), y el segundo era el estudio de las convergencias. En cuanto al programa de las homologías, la comparación entre estructuras de diferentes organismos permite establecer la singularidad de un grupo; la explicación del origen de la forma podría utilizarse sin ninguna referencia a la función; en otras palabras, la función no tendría un papel significativo en el estudio de las homologías. Sin embargo, Julian Huxley, quien colaboraba en la introducción de su libro, aconsejaba mantener una actitud más abierta con respecto a este programa, porque la morfología parecía estar aislada de las otras disciplinas, sugiriendo intentar unificar la morfología a las otras ramas de la biología: “La Morfología, como disciplina autónoma, tuvo tales méritos que sus intentos de vinculación [con otras disciplinas] no se han hecho aún. Debería mencionar aquí algunas de las formas en las que se podría excluir a la morfología si es que permanece separada, pero ésta puede llegar a tener nuevas perspectivas una vez admitiendo la ayuda de sus disciplinas hermanas” (Huxley, citado en De Beer, 1928, pp. XI-XII).

En cuanto al estudio de las convergencias, De Beer mencionaba que existían similitudes estructurales que resultaban de la adaptación; pero aquí el interés de la adaptación era secundario porque sólo era el producto que se observaba de estructuras ya establecidas. Por ejemplo, considérese que el estudio de De Beer estaba enfocado en la estructura primordial de los vertebrados, al hablar de las convergencias, sólo se refiere a éstas como subproductos de un nivel menos generalizado de adaptación.: “Tres grupos separados e independientes de vertebrados se adaptaron a la vida en el aire al modificar sus miembros anteriores en alas. Estos son los extinguidos Pterosaurios (reptiles voladores), los pájaros y los murciélagos [...] Los tres tipos de alas justo describen el ejemplo [...] de la evolución convergente de partes de animales sin relación de parentesco” (De Beer, 1928, p. 321). Es

decir, que las modificaciones adaptativas, aunque surgen de tres grupos sin relación de parentesco, éstas parten de una estructura homóloga que es el miembro anterior característico de todos los tetrápodos.

De aquí volvemos a la intervención de Huxley y al problema fundamental que concierne esta sección, pues Huxley bien reconoció la estrecha relación de la evolución independiente con un segundo tipo de homología, y al mencionar este hecho, aprovechó para mostrar la posibilidad de una síntesis entre la morfología y la genética experimental: “La concepción central de la Morfología, la homología, está siendo modificada por la Genética. Se han registrado mutaciones similares pero de genes independientes en diferentes especies de *Drosophila*, esto muestra que la concepción del ancestro común ya no se fundamenta por la idea original de homología. Aquí obviamente nos acercamos a la ortogénesis” (Huxley, citado en De Beer, 1928, p. XII).

Así pues, si tenemos en cuenta el esquema de De Beer, que la homología corresponde a la similitud presentada por un esquema en común, que la convergencia es el producto de adaptación a diferentes ambientes, y en respuesta de Huxley, que la homología también presenta casos de independencia en común (paralelismo), todo esto aunado a la insistencia de Huxley por una síntesis entre la Morfología y la Genética; entonces entenderemos la confusión de nuestros términos de homología, paralelismo y convergencia. La primera deducción que debemos tener en cuenta es que no hay una única clase de homología, sino en realidad son dos conceptos, que si fueran descritos adecuadamente los fenómenos en los que se basan, será fácil separarlos y diferenciarlos, es decir, la homología separada del paralelismo. De hecho, los dos conceptos de constrictión que hemos definido anteriormente pueden ayudarnos a entender perfectamente con esta diferencia fundamental.

En primer lugar, la “idea original de homología” reconocida por los morfológicos y paleontólogos corresponde a nuestro concepto de *constrictión por preservación del tipo*, el cual estuvo apoyado por la teoría del saltacionismo y su origen estuvo determinado para un nivel macroevolutivo. En segundo lugar, tenemos la segunda clase de homología, el paralelismo, que fue reconocido por embriólogos y paleontólogos, y que corresponde a nuestro concepto de *constrictión por canalización*; asimismo, este modo evolutivo estuvo apoyado por la teoría de la ortogénesis y es observado en todos los

niveles evolutivos. Quizá la diferencia, entre ambos modos e constricción, radica en que las homologías pueden surgir y costreñir un armazón completo de estructuras relacionadas, mientras que el paralelismo solo puede modificar gradualmente aquellas estructuras que conforman el armazón completo. Las nuevas homologías son el origen de nuevos caracteres, mientras que el paralelismo es la modificación similar de caracteres ya existentes.

La segunda deducción que debemos tener en cuenta es con respecto al papel de las convergencias. Éstas corresponden al asunto de la adaptación y, dentro de la morfología y la paleontología podemos observar que representan modificaciones similares a las condiciones de vida semejantes de organismos de ancestros distantes, sin ningún tipo de constreñimiento. La tercera deducción que debemos ubicar es que la morfología se apoyaba más en la genética de la biología del desarrollo que en la genética tradicional, puesto que esta última sólo se concentraba en la transformación del gen y no en la función del gen durante el desarrollo. Y de esto último nace nuestra confusión en la terminología.

Ahora bien, una vez que la síntesis rechazó las teorías formalistas, como el saltacionismo y la ortogénesis, al considerarlas metafísicas y con connotaciones antievolucionistas y, al mismo tiempo, una vez que subordinó el papel de las disciplinas como la biología del desarrollo, paleontología y la morfología porque éstas apenas y encajaban con la teoría darwinista; entonces, los fenómenos de constricción pasaron desapercibidos y hubo un problema de traducción entre el lenguaje de la morfología y el de la genética clásica. ¿Qué consecuencias hubo? La homología en el siglo XX tuvo un sin fin de conceptos que llevaron a la confusión, por ejemplo, ésta adquirió un sentido molecular creando una ilusión de persistencia de los genes como producto de la adaptación (después se dieron cuenta de esta incertidumbre porque los genes homólogos no necesariamente tienen relación con las estructuras homólogas en diferentes organismos); y por otro lado, al no poder reconocer el significado del paralelismo (ya que este término persistió con su sentido geométrico, o bien, porque estuvo escondido dentro del concepto de homoplasia que también incluía el concepto de convergencia),³⁸ muchos

³⁸ Véase “el paralelismo de Simpson” en el capítulo anterior.

científicos tuvieron problemas al tratar de separar la homología de la analogía; y esto también representó un problema metodológico en la sistemática porque sólo se asumieron dos factores, homología y homoplasia, y no tres (homología, paralelismo y convergencia). Con esto podemos concluir que en realidad la síntesis moderna no fue una síntesis tan completa, porque abandonó la contribución de otras disciplinas que eran fundamentales para la teoría de la evolución; precisamente de aquellas que empezaban a integrarse para enfatizar la importancia de los factores internos y que subordinaban el papel de la selección natural.

Pero, ¿cuál sería la solución a este problema?, ¿seguiremos sosteniendo el argumento de la extrapolación?, ¿continuaremos omitiendo el papel de la biología del desarrollo, la morfología y la paleontología para la teoría de la evolución?, ¿será necesario desarrollar una nueva teoría de la evolución unificada? Aunque parezca extraño, desde los años setenta y ochenta del siglo XX, muchos teóricos evolutivos han estado criticando la ortodoxia de la síntesis. Por ejemplo, en 1980, en un famoso artículo titulado *Is a New and General Theory of Evolution Emerging?* Stephen Jay Gould, rechazando la visión ortodoxa de la síntesis, abogaba por el reconocimiento de tres niveles evolutivos dentro de la teoría de la evolución, la población local, la especiación y los patrones macroevolutivos. Para el primer nivel, Gould mencionaba que los procesos evolutivos mostrados por los sintéticos se ubicaban sólo para este nivel; aun así, él citaba sus dudas de si la selección natural mantenía el control exclusivo de esos cambios genéticos a este nivel. En el segundo nivel, llamado “ruptura de Goldschmidt”, Gould mostraba que la especiación no era del todo un cambio adaptativo, porque incluso el mismo modelo de aislamiento implicaba un proceso no adaptativo, agregando que la especiación simpátrica podría ser un evento más común de lo asumido. Finalmente el tercer nivel, llamado “ruptura de Wright”, implicaba un proceso más elevado de selección, mostrando que la especiación es aleatoria con respecto a la dirección de la tendencia macroevolutiva. De todo lo anterior, Gould argumentaba que el darwinismo, proporcionado por la síntesis moderna, se venía desplomando, por lo tanto, era necesaria una nueva teoría de la evolución. Esta teoría debía fundamentarse en una visión jerárquica, la cual

trabajaría con las mismas causas conocidas en los distintos niveles, pero actuando de manera diferente.³⁹

En tanto, Niles Eldredge, en su libro *Unfinished Synthesis* (1985), abogaba del mismo modo por una perspectiva jerárquica evolutiva, pues aseguraba que el argumento de la extrapolación no congeniaba con los hechos observados en la paleontología. El problema fundamental, aseguraba Eldredge, era que los procesos evolutivos han estado considerados únicamente bajo la perspectiva de la genética de poblaciones; pero si mantenemos esa perspectiva tendremos una teoría evolutiva distorsionada que excluye procesos importantes de la naturaleza que no pueden ser explicadas únicamente por lo que se ha visto en las poblaciones de los laboratorios, “ningún teórico evolutivo podría decir que la síntesis moderna es sólo la genética de poblaciones”. De hecho, uno de los efectos que ocasionó la síntesis fue excluir la investigación de muchas de las disciplinas (como la paleontología y el desarrollo) para dar cuenta con los procesos evolutivos:

“El modelo de la extrapolación de la macroevolución, el cual se basa en un simple paradigma de procesos neodarwinistas, no puede revelar una descripción precisa y verdadera de la naturaleza. Una teoría jerárquica basada en una ontología pura de entidades biológicas de escala mayor posee un enfoque más realista de la macroevolución” (Eldredge, 1985, p. 10). “El mecanismo de la evolución ya no se verá confinado a los procesos que estudiamos en las poblaciones encerradas de *Drosophila* [...] hay procesos intrínsecos para cada nivel que no son reducibles a aquellos de niveles menos elevados o que se incluyan en los niveles más elevados” (Eldredge, 1985, p. 214).

³⁹ Aunque es importante señalar que Gould cambia de parecer en escritos posteriores. Por ejemplo, Cachón (2008, p. 101) menciona que dos años después de escribir ese artículo, Gould publicó otro artículo titulado “Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory”, ahí él ya no buscaba sustituir la síntesis moderna por una teoría general de la evolución, sino sus objetivos se enfocaron en tan sólo ampliar y corregir la teoría. Pese a esto, Cachón (2008, p. 104) señala que Gould rescató el papel de la selección natural pero sólo para explicarla en una categoría jerárquica a nivel superior y que la expansión de la síntesis es del mismo modo una teoría profundamente transformada. Así pues, es evidente que mientras en su artículo de 1980, Gould mostró una posición bastante escéptica hacia la teoría de la evolución darwinista, en *La estructura de la teoría de la evolución* pensó que la teoría sólo necesita modificaciones sin alterar su cimiento original.

Pero en los años noventa hubo un crecimiento sorprendente en las investigaciones de la biología del desarrollo, especialmente en los descubrimientos de los complejos Hox o genes de control maestro.⁴⁰ De hecho, esto propició el surgimiento de una nueva disciplina que muchos han reconocido como Biología Evolutiva del Desarrollo o Evo-Devo. Pero, ¿exactamente qué consecuencia tuvo la nueva genética del desarrollo para la teoría evolutiva? Scott Gilbert, uno de los embriólogos más reconocidos de la actualidad, en colaboración de John Opitz y Rudolf Raff, han reclamado la negligencia de la síntesis en los estudios de la evolución, incluso ellos también identificaron la existencia de una síntesis alterna a la ortodoxa: “si hubo una síntesis moderna entre la genética [convencional] y la evolución; por tanto, pudo haber habido alguna otra síntesis no moderna que pudo haberla reemplazado. Esta síntesis no moderna tuvo la noción de que la evolución era causada por cambios en el desarrollo” (Gilbert, et. al., 1996, p. 358). Con base en esto, Gilbert, Opitz y Raff anuncian el surgimiento de una nueva teoría de la evolución sintética, una concentrada en los estudios de la biología del desarrollo, en los estudios de la morfología (que resalta la importancia del papel de las homologías) y en los estudios de la paleontología (que rescata la tan anunciada exclusividad de los procesos macroevolutivos):

“Una nueva síntesis evolutiva más robusta ha estado surgiendo, la cual intenta explicar tanto los eventos macroevolutivos como los microevolutivos. Esta nueva síntesis enfatiza en las tres áreas morfológicas de la biología que habían sido marginadas por la síntesis moderna de la evolución: la embriología, la macroevolución y la homología. Los establecimientos para esta nueva síntesis ha sido proveída por los nuevos descubrimientos de la genética del desarrollo y de la reinterpretación del registro fósil” (Gilbert, et al., 1996, p. 357).

Pero si consideramos el surgimiento de una nueva síntesis formalista y enfatizamos la importancia de las disciplinas como la biología del desarrollo, la

⁴⁰ Es curioso notar que el nombre de “Hox” proviene de la palabra Homeosis de William Bateson, la cual utilizaba para describir aquellas mutaciones que referían al cambio de una parte del individuo, por otra de diferente localización. Esas mutaciones homeóticas eran también aquellas que Goldschmidt utilizaba para sus investigaciones.

morfología y la paleontología ¿podríamos rescatar las viejas teorías formalistas como el saltacionismo y la ortogénesis? Por supuesto, hoy en día atrevernos a hablar de saltacionismo y ortogénesis es equivalente a tener concepciones metafísicas de la evolución; sin embargo, creo que uno de los propósitos de este trabajo ha sido rescatar su significado histórico y real, al enseñar que estas teorías mostraban los fenómenos de constricción, pese a que sus causas genéticas estuvieron siempre escondidas. En la actualidad, podríamos decir que los nuevos descubrimientos de la genética del desarrollo podrían estar resucitando esas viejas teorías de la forma, por ejemplo, Amundson (2005, p. 251) dice que los hallazgos de la duplicación de los complejos Hox en los diferentes organismos parecen implorar por una explicación saltacionista: “Es irresistible pensar que la evolución de estos grados elevados de complejidad, y posiblemente los taxones superiores, se debió a la duplicación Hox”.

Por otro lado, Gould (2004) señala que el descubrimiento del gen homólogo para la formación de ojos en diferentes grupos de animales, el Pax 6, es un gran ejemplo de cómo los genes permiten pocas trayectorias dentro de un panorama total de posibilidades fenotípicas: “las acciones de Pax6 son lo bastante especiales y precisas para establecer un canal definido entre alternativas concebibles”. Esto claramente justificaría una base genética para lo que se ha establecido dentro de término original de paralelismo, la constricción canalizada: “la homología genética en una ruta ontogénica tan primaria y crucial requiere una reinterpretación total de esta convergencia clásica [la evolución de los ojos en diferentes grupos de animales] como un caso de paralelismo puro basado en una constricción subyacente” (Gould, 2004, p. 1156).

Entonces, si en la actualidad podemos dar cuenta de los mecanismos genéticos de la constricción, creo que sería justificado referirnos al saltacionismo y la ortogénesis pero en una versión mejorada. A mi parecer, después de la síntesis autores como Stephen J. Gould, Niles Eldredge, Steven Stanley y Elisabeth Vrba siguieron hablando de evolución rápida y constreñida dentro de teorías como la selección de grupo o el equilibrio puntuado, mientras tanto, Pere Alberch habló de la “potencialidad” de estructuras durante el desarrollo. Tal vez las palabras saltacionismo y ortogénesis estuvieron ausentes por el motivo de la reputación; pero para evitar la confusión histórica,

creo que lo mejor sería referirnos a ellas como fenómenos de *constricción de tipos* y *constricción canalizada* respectivamente, las cuales se incluirían en una nueva síntesis evolutiva que podríamos llamar: la “teoría de la evolución estructuralista” o “teoría sintética estructuralista”. Y bien, si consideramos rescatar el formalismo dentro de una nueva síntesis, ¿qué papel tendría la selección natural dentro de la teoría evolutiva?, ¿es necesario seguir conservando el darwinismo o sólo mantendremos un ligero formalismo?

El problema de la consideración de la herencia y el desarrollo reside en el asunto de la permanencia de concebir la relación lineal entre genotipo y fenotipo, porque el desarrollo, como punto intermedio, abarca una infinidad de factores como la función e interacción de distintos tipos de genes (reguladores, estructurales), la conformación de acuerdo al reacomodo estructural durante la formación del embrión, los productos de interacciones físicas de los cuerpos, el ambiente externo que lo rodea, etcétera. Bajo este esquema, la genética resulta más complicada de lo que se creía, difícilmente podríamos aceptar la aplicación de la genética de poblaciones, porque ésta sólo considera esa relación de linealidad. Al tener presente lo anterior, embriólogos como Gilbert, Opitz y Raff, empezaron a admitir su escepticismo:

“La acción de las homologías dentro de los campos morfogénéticos proveen algunas de las mejores evidencias de la evolución [...] Por lo tanto, las pruebas evolutivas son mejor que antes. Sin embargo, parece que el papel de la selección natural en la evolución juega un papel menos importante. Ésta es tan sólo un filtro de morfologías no exitosas generadas durante el desarrollo. La genética de poblaciones esta destinada a cambiar, si no es que llegará a ser irrelevante para la evolución como el mecanismo newtoniano lo es para la física moderna. La genética de poblaciones de genes reguladores y sus posibles combinaciones dentro de los campos deberá ser el nuevo programa de investigación principal [...] La biología del desarrollo está reclamando su apropiado lugar en la teoría evolutiva” (Gilbert, et. al., 1996, p. 368).

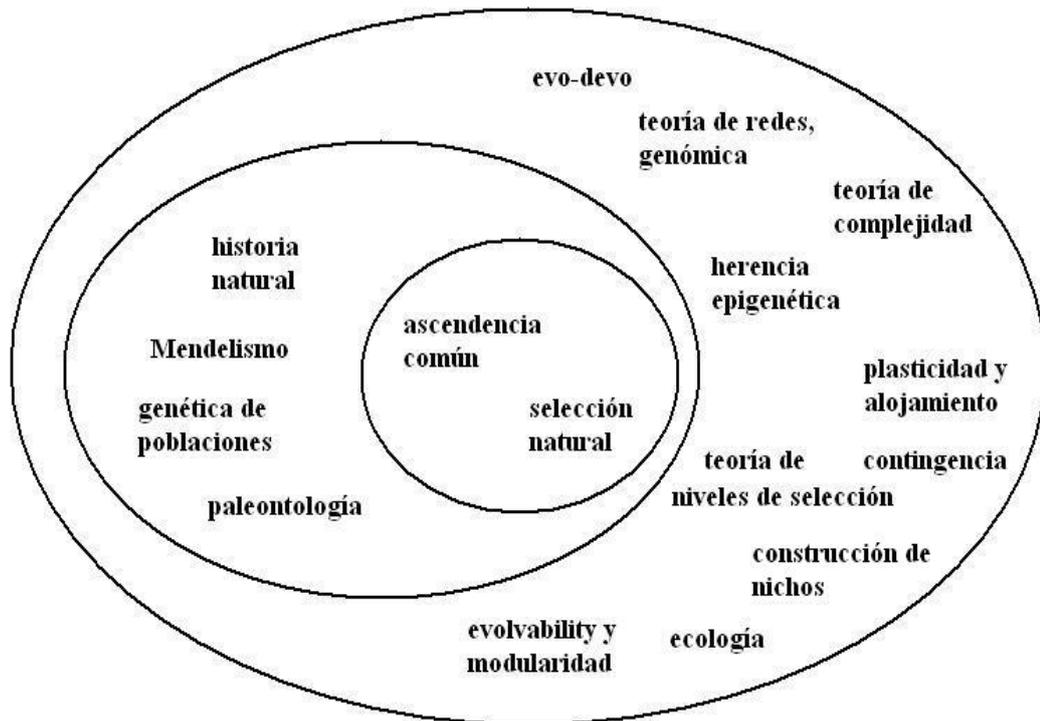


Figura 6.1. Representación conceptual de la ampliación de la teoría evolutiva moderna, en términos de ideas, fenómenos y disciplinas, según Pigliucci. La elipse más pequeña representa la teoría original de Darwin, la elipse intermedia representa la Síntesis Moderna, y la elipse más grande la ES (extensión de la síntesis), es decir, la nueva síntesis moderna (Tomado de Pigliucci, 2009).

Todo lo anterior muestra que estamos regresando a la vieja discusión entre formalistas y funcionalistas. Pero ¿podremos forzar una síntesis de estas dos visiones? Una de las perspectivas más recientes sobre esta cuestión ha sido señalada por Pigliucci y Müller (2010) al considerar tres restricciones básicas de la síntesis que son: el gradualismo, el funcionalismo extremo y el gen como único agente que produce variación. En su libro como editores, ellos pretenden mostrar que los avances de las disciplinas biológicas como la genética molecular y la biología del desarrollo, permiten considerar las restricciones de la síntesis mencionadas con anterioridad. Pigliucci (2007 y 2009), en particular, ha visualizado una nueva teoría evolutiva que no pretende reemplazar lo dictaminado en la teoría sintética de la evolución, sino lo que busca es extender la síntesis al abordar los nuevos avances epigenéticos incluyendo los modelos de la macroevolución (Figura 6.1).

Sin embargo, podría haber cierta dificultad en establecer una síntesis general, porque como bien ha señalado Amundson (2005, pp. 252-256), el programa de los estructuralistas siempre ha sido diferente al de los funcionalistas. Por tanto, el punto de esa incompatibilidad subyace en el hecho de la forma y la función, puesto que para el darwinista, el desarrollo es innecesario una vez asumiendo que la guía de la especiación es la mera adaptación; mientras que para el antidarwista (en vista de la genética del desarrollo), la genética poblacional es irrelevante una vez que abandonamos la relación lineal entre genotipo y fenotipo y consideramos los hechos de la constricción interna. Una posibilidad podría ser que la genética de poblaciones explique la microevolución, mientras que la genética del desarrollo y la paleontología expliquen la macroevolución; sin embargo, Amundson enfatiza que el problema es más grande que tan sólo asumir que cada una de las disciplinas trabaja en distintos niveles evolutivos: “hablar de diferentes niveles tan sólo disfrazo el problema”, y “para que sea posible una síntesis, debe rechazarse una u otra (o las dos) [perspectivas]”. ¿Es la forma o es la función la que domina el reacomodo de la estructura orgánica? En lo personal, teniendo en cuenta todos estos hechos históricos, propongo que renunciemos a los dogmas establecidos en nuestras instituciones, es momento de abandonar el darwinismo, porque esa es la única alternativa para concordar con una síntesis y, sólo así, la ambición de Huxley se podrá hacer realidad.

-DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES-

Discusión

Llegamos así a la discusión final de este trabajo, lo primero que debemos tener en cuenta es la relación que hay entre los fenómenos, los modos explicativos de esos fenómenos y los factores sociales que permiten sostener esos modos explicativos. De acuerdo a este modelo, toda esa relación empírica, epistemológica y social es lo que permite el desarrollo y la aceptación de los conceptos utilizados en una disciplina o en una ciencia en particular. Pero empecemos directamente con los fenómenos.

Fenómenos.- A lo largo de este trabajo he propuesto el reconocimiento de dos fenómenos de constricción o limitación de la forma en los seres vivos: la constricción por preservación del tipo y la constricción por canalización. El primer tipo de constricción describe la existencia de estructuras invariables a través del tiempo, las cuales podemos reconocer como caracteres que tienen un valor taxonómico (géneros, órdenes, familias, etcétera). Este fenómeno estaría representado por el conjunto "A" y sería la descripción de las homologías. El segundo tipo de constricción describe la evolución independiente de los caracteres, debido a las limitaciones impuestas por la estructura, la cual sólo permite ciertas rutas para la transformación. Aquí es necesario recalcar que los cambios evolutivos pueden ser conducidos por la misma restricción de la estructura o pueden requerir la ayuda de un factor externo que acelere el cambio evolutivo en un canal determinado. Este fenómeno estaría representado por " $A \cap B$ " y sería principalmente la descripción del paralelismo. Habría un fenómeno extra que estaría representado por las convergencias, y podríamos describirlo como parte de un proceso estrictamente funcional, o bien, dentro del conjunto "B" (véase tabla 4). Pero, ¿la constricción por canalización es una clase de la constricción por preservación del tipo? La respuesta es no, puesto que la constricción por tipo representa estructuras bastantes limitadas, el cambio evolutivo puede establecerse con el cambio discontinuo de toda o parte de la morfología básica;

mientras que la constricción por canalización es un cambio positivo y continuo que permite pocas rutas de transformación, además trabaja en caracteres ya existentes, ayudando sólo en la modificación gradual de esos caracteres. Aunque, ambos tipos de constricción podrían interactuar mutuamente durante el proceso de la evolución.

Ahora bien, ¿de qué manera reconocían los evolucionistas las constricciones descritas con anterioridad? Por ejemplo, con respecto a la constricción del tipo, Lankester la describía como el reconocimiento de verdaderas homologías u homogenia. Para Goldschmidt significó el equilibrio constante y la inalteración de los procesos del desarrollo; en cambio para Dobzhansky y Mayr era la representación de la discontinuidad a través de la sistemática o la taxonomía. Y para los paleontólogos como Schindewolf y Simpson, ésta era la constancia y preservación de estructuras básicas de los grupos taxonómicos a través del tiempo geológico. Con respecto a la constricción por canalización, para Lankester, ésta era parte del problema de la evolución independiente de estructuras semejantes y parte fundamental para el reconocimiento de verdaderas homologías. Willey la ubicó como estructuras parecidas que evolucionaban a partir de órganos semejantes. En tanto, Goldschmidt reconoció que durante el desarrollo embrionario había una posibilidad de alternativas libres que permitían el cambio en los sistemas complejos del desarrollo. Mayr y Simpson observaron que la estructura tendría que restringir el cambio evolutivo. Y para todos los paleontólogos, ésta se presentaba como tendencias evolutivas de las estructuras, a través del tiempo, que se conducían hacia rutas bien establecidas (véase tabla 5). Pero, ¿cómo los evolucionistas explicaron estos dos fenómenos?

Teoría.- En la historia del pensamiento evolutivo han surgido tres teorías fundamentales: la teoría de la selección natural, la teoría de la herencia de caracteres adquiridos, la teoría del saltacionismo y la teoría de la ortogénesis. La teoría de la selección natural surgió después de las publicaciones de Charles Darwin; pero, a finales del siglo XIX y principios del XX, no tuvo la fuerza suficiente para mantenerse como una teoría aceptable pues existían discrepancias con los fenómenos descritos con anterioridad, los cuales podían ser aceptados mediante otra explicación. De esta manera, la constancia de la estructura y la aparente dirección predeterminada de las adaptaciones de los

organismos fósiles encajaban perfectamente en la teoría del lamarckismo de Scott. De hecho, la relación entre la teoría de la selección natural y la herencia de caracteres adquiridos se debe a que ambas explican la producción de adaptaciones, la diferencia radica en la frecuencia de las causas y los modos de adquisición de esas adaptaciones. Porque, aunque Charles Darwin pensaba que la selección natural era la causa principal del cambio evolutivo, también aceptó la causa de los caracteres adquiridos y, del mismo modo, Osborn y Scott, aceptaron la causa de la selección natural, pero no como un factor dominante en la evolución. De cualquier modo, la teoría de la selección natural y el lamarckismo deben considerarse teorías funcionalistas porque los factores, que causan la modificación de la forma, son ambientales y funcionales (en el sentido fisiológico).

La diferencia entre el saltacionismo y la ortogénesis se debe a que ambos estaban centrados en los diferentes fenómenos de constrictión. Los saltacionistas argumentaban que la única alternativa para salir de las estructuras bien establecidas era mediante un salto discontinuo o la modificación completa de los sistemas embriológicos bien coordinados, eso explicaría la conservación de las estructuras a través del tiempo y su consecuente modificación. Sin embargo, la dirección continua y restringida de las estructuras (constricción por canalización) no fue de mayor interés para los primeros saltacionistas. Así pues, los ortogenetistas se concentraron en el segundo tipo de constrictión (la canalización), pues los factores internos (y no los externos) debían ser los responsables de dirigir el rumbo de la evolución. Entonces la similitud entre estas dos teorías se debe a la preferencia de utilizar las explicaciones de la estructura como medios principales de la evolución, tomando como explicación secundaria la parte del ambiente, por ello, debemos decir que son teorías estructuralistas. Está claro que en cualquiera de las dos teorías no se negaba a la selección natural como causa; sin embargo, también ésta se relegaba a un papel secundario. Por ejemplo, en el saltacionismo, la selección no era una fuerza creativa (en el sentido de esculpir las estructuras mediante pequeñas variaciones adaptativas), sino un mecanismo que escogía, en el último momento y en un solo instante, las estructuras con un buen funcionamiento embriológico. Después, la selección podía actuar a un nivel inferior (macroevolución) al proporcionar adaptaciones al armazón primordial.

En la ortogénesis, tampoco se negaba la intervención de la selección natural; no obstante, los ortogenetistas argumentaban que muchos de los cambios o las modificaciones de la forma, se debían a procesos internos y, por tanto, no podrían ser adaptativos. Incluso, la teoría de la selección natural tampoco desacreditaba los factores internos como causas, pues creían que el origen de las especies podría darse, aunque con menor frecuencia, por un salto discontinuo (principalmente en plantas), y que había limitaciones de la estructura que influían en el rumbo de la evolución, aunque aquí la diferencia es que los darwinistas argumentaban en que la mayoría del cambio era conducido por la selección. Con base en todo esto, podemos decir que las diferencias entre todas estas teorías se deben a la frecuencia o a la preferencia de las causas desarrolladas en una época determinada.

Si nos concentramos en las causas que explicaron los fenómenos de constricción por preservación del tipo o por canalización, veremos las diferentes perspectivas con respecto a la preferencia de esas causas en los personajes tratados durante este trabajo. Con respecto a la constricción del tipo, en la tabla 5, indicó con negritas que las explicaciones de Willey, Dobzhansky, Mayr y Simpson alteran el sentido estructural de la descripción de este tipo de constricción, es decir, que la formación de las estructuras fundamentales se deben, más bien, a un proceso continuo de adaptaciones generadas por selección natural. De este modo, para Willey la constricción por tipo pueden ser tanto homologías como convergencia. Para Dobzhansky y Mayr la estructura es consecuencia de un conjunto de genes compartidos que se han conservado por la función, o bien, que han convergido independientemente hacia la misma dirección y hacia la misma forma. Por otro lado, Simpson interpreta las estructuras fundamentales como tipos adaptativos, que surgen y ocupan una zona ecológica estable. Tomando en cuenta esto, podemos notar que en todos estos evolucionistas, las explicaciones de la forma subyacen en la adaptación y en la función. Este hecho muestra, que en nuestro esquema de descripción de semejanzas (véase tabla 4), los funcionalistas invaden, con explicaciones funcionales, los fenómenos de la forma. Por ejemplo véase que Willey incluso considera casos de convergencia en el conjunto "A".

En el caso contrario tenemos a Scott, Osborn, Goldschmidt y Schindewolf que interpretaban la constricción por preservación del tipo como parte de un factor exclusivamente interno. Por ejemplo, aunque Goldschmidt argumentó que la selección podía actuar al permitir nuevos complejos del desarrollo, el factor interno es quien permite el establecimiento de esas nuevas estructuras, y no la selección como estabilizadora. Además estaría actuando en un segundo nivel, es decir, no en la formación continua de la estructura animal, sino en la decisión final de estructuras no necesariamente con un valor adaptativo.

Ahora bien, con respecto a la constricción por canalización, en la tabla 5, podemos observar que Lankester, Willey y Dobzhansky mantienen que la dirección del cambio evolutivo es exclusivamente debido a la selección natural. Algo interesante vemos en Lankester y Willey, pues ambos comparten el punto de vista acerca de la constricción, pero en un sentido en el que la semejanza de las estructuras, que evolucionaron posteriormente, corresponde con la similitud de las estructuras de inicio (ya sean homólogos o no). Por tanto, el órgano homólogo con el que comenzamos sólo ayudaría a incrementar la probabilidad del desarrollo de órganos, que podríamos considerar homólogos, pero la guía sigue siendo exclusivamente la selección natural (véase tabla 5).

Una posición contraria estaría establecida por Scott, Osborn, Goldschmidt y Schindewolf, pues la característica que todos ellos comparten es que los factores internos también pueden conducir el cambio evolutivo en ese nivel. Osborn quizá es el más extremista de todos, pues pensaba que incluso las adaptaciones podían originarse por medio de factores hereditarios. Luego tenemos a Goldschmidt y Schindewolf, quienes pensaban que una genética restringida por el sistema de la ontogenia y las constricciones del desarrollo eran suficientes para explicar esas tendencias evolutivas, sin adjudicar algún mérito al ambiente o a la función. Pero Scott y Schindewolf también explicaban que dichas tendencias podían ser ayudadas por factores externos (por ejemplo, véase la explicación del paralelismo de Scott y la convergencia de Schindewolf en la tabla 8). Finalmente tenemos dos términos intermedios en la canalización: Mayr y Simpson reconocían que las constricciones del desarrollo (o la estructura misma) podían restringir y limitar las alternativas de la selección natural. No obstante, pensaban que el proceso era tan sólo una restricción,

puesto que los factores internos no pueden dirigir el cambio de la estructura (aunque algunos argumentos de Simpson pueden resultar controversiales, véase su explicación de paralelismo en la tabla 3 y 8).

Teniendo en cuenta todos estos hechos, podemos argumentar que Scott, Osborn, Goldschmidt y Schindewolf se colocarían en la categoría de estructuralistas, porque mantienen prioridad a los factores internos como medios para explicar los fenómenos antes mencionados. Y por otro lado, podemos agrupar a Lankester, Willey, Dobzhansky, Mayr y Simpson como funcionalistas, pues su explicación principal residió en la selección natural como factor externo.

Factor social.- Evidentemente, a través de la historia, ha habido una fuerte contienda entre estructuralistas y funcionalistas. Durante finales del siglo XIX y principios del XX, la mayoría de los debates se centraron en las causas que producen el cambio evolutivo, que como he mostrado, algunos se inclinaban más en el factor interno, mientras que otros en el factor externo. Con respecto al debate que hemos estado tratando, lo que vemos es que las descripciones de los conceptos de homología, homoplasia, paralelismo y convergencia han estado cambiando debido a esas diferencias de opiniones. Así podemos ver en la tabla 6 que para Lankester y Willey el factor externo es el que domina en su explicación de la homoplasia, en cambio para Osborn el factor más importante de la homoplasia es el interno. Por otro lado, en la tabla 6 vemos que la comparación entre el paralelismo de Osborn y Willey sucede algo semejante, pues el factor interno para Osborn es su causa principal. Además de que el paralelismo cambió de significado, pues originalmente, Scott había definido el paralelismo en la zona " $A \cap B$ ", que equivale a la homoplasia de Osborn y Willey.

Otro asunto importante para la discusión del debate entre la forma y la función y su relación con los términos de paralelismo y convergencia fue lo acontecido entre los años de 1930 a 1960. Durante esos años, el debate de la evolución se encontraba dividida entre estructuralistas (que abogaban el saltacionismo y la ortogénesis) y funcionalistas (que defendían el mecanismo de la selección natural como el más importante). Lo importante de aquí es que muchas disciplinas se especializaron en el debate, de ese modo, muchos de los estudios de la biogeografía, la morfología, la genética experimental, la

biología del desarrollo y la paleontología apoyaba un punto de vista estructuralista. Por otro lado, existían otras disciplinas que sustentaban un punto de vista funcionalista como la biogeografía, la genética de poblaciones, la genética experimental, la paleontología. De aquí mi propuesta de una síntesis formalista, puesto que si la síntesis moderna se describe como el acuerdo entre diferentes disciplinas para sustentar que la causa primordial del cambio evolutivo es la selección natural, también pudo haber otra propuesta equivalente para sustentar que las constricciones dominan y dirigen los cambios más importantes de la evolución.

Bajo esta perspectiva me concentré en las diferencias de las explicaciones evolutivas para entender el desarrollo que tendrían posteriormente los conceptos de homología, paralelismo y convergencia. De hecho, analicé en detalle los conceptos de paralelismo y convergencia de Simpson y Schindewolf, ya que ellos aplicaron esos términos dentro de la paleontología (una disciplina fundamental para las investigaciones macroevolutivas). Además, cabe resaltar que Simpson fue un personaje fundamental para el desarrollo de los conceptos modernos de paralelismo y convergencia.

Seguendo la tabla 6, lo que se encontró fue que el paralelismo de Schindewolf difiere del paralelismo de Schindewolf al considerar que sólo el factor interno es la causa de esta descripción. En cambio, el paralelismo de Simpson es una mezcla entre el factor interno y el factor externo. Esto implica que Simpson consideró la constricción del tipo como una causa que impide el cambio, en la visión de Schindewolf las constricciones lo dirigen. Con respecto a la convergencia, Simpson consideró que el factor externo era el único responsable de las similitudes adaptativas, por el otro lado, Schindewolf argumentó que las convergencias también implican el factor interno. De esto cabe señalar que la convergencia de Schindewolf se encuentra en la zona "A \cap B", pues los casos más controversiales de convergencia en realidad están canalizados a partir de una estructura fundamental. Para Schindewolf, las analogías o la zona "B", sólo incluyen casos de similitud de la función (como las alas de la mariposa a comparación de las del murciélago), nunca de la forma. Ahora bien, ¿qué tipo de visión de los conceptos heredamos?

En el capítulo 6 analizamos algunos problemas de carácter histórico y social relacionados al proceso denominado “síntesis moderna”. Lo que destacamos fue que el rechazo del estructuralismo se debió a la retórica y al manejo de la historia por parte de los darwinistas. Por ejemplo, Mayr nos presentó un esquema en el que los logros de la síntesis se habían llevado a cabo debido a la refutación de las teorías que tenían una comprensión inadecuada de la herencia (saltacionismo, ortogénesis y lamarckismo), además porque se habían eliminado las barreras que impedían la comunicación entre las distintas disciplinas (como la paleontología con la genética). De hecho, su clasificación de la historia del pensamiento evolutivo (pensamiento poblacional versus pensamiento tipológico) no concuerda ni con los modos de pensamiento de la época, ni con los relatos de la historiografía actual. Mayr presentaba el saltacionismo como una teoría más apegada al creacionismo que a la evolución, y la ortogénesis era una teoría del progreso evolutivo. Simpson, del mismo modo, representó la ortogénesis como una teoría relacionada a la herencia de caracteres adquiridos y cuyas causas se debían a fuerzas místicas y de carácter divino, por lo que consideraba que fueran inmediatamente abandonadas debido a los nuevos descubrimientos de la genética.

Ahora bien, si el formalismo estaba representado por la teoría del saltacionismo y la teoría de la ortogénesis, y si estas teorías se concibieron en términos metafísicos y divinos, por lo tanto, el estructuralismo dentro del debate de la evolución desapareció, tanto en la historiografía así como en su trascendencia de investigación. Y del mismo modo, muchas disciplinas estuvieron subordinadas, precisamente de aquellas disciplinas que se fundamentaban en una visión estructuralista de la evolución. De ahí quizá subyace la explicación del por qué se perdió de vista el reconocimiento de los fenómenos de constricción como entidades exclusivas de la estructura y, por tanto, perdimos también la ubicación exacta de los términos de homología, paralelismo y convergencia. Porque como he mostrado, la perspectiva funcionalista, al inclinarse hacia la izquierda de nuestro esquema (tabla 4), provoca una confusión de los términos, pues el factor externo se mezcla con los aspectos de la forma.

Conceptos.- En la tabla 6 se indica los diferentes significados de las palabras: homoplasia, paralelismo y convergencia. Ahí podemos notar

claramente la evolución de las definiciones, destacando que algunas se han preservado invariables a través del tiempo, no obstante su explicación difiere considerando la tendencia entre el estructuralismo con respecto al funcionalismo. Y de igual manera, como se ha señalado, que las palabras se han ubicado en distintas partes de nuestro esquema (tabla 4) debido a esas diferencias epistemológicas ¿qué cambios y diferencias podemos señalar?

El primer punto que debemos considerar es la evolución de la palabra homoplasia. En el capítulo uno, analizamos en detalle el origen del concepto de homoplasia a partir de los trabajos de Lankester. Ahí concluimos que el término de homoplasia de Lankester mantuvo un significado general para la descripción de los fenómenos de la evolución independiente de estructuras semejantes. Por un lado, Lankester describió el origen independiente de caracteres semejantes que podían considerarse como homólogos y porque su evolución posterior surgía a partir de caracteres similares u homólogos y, por el otro lado, que el término homoplasia comprendía todos los casos en los que la estructura se adquiría por el parecido debido a la función. Después, Osborn tomó el concepto de homoplasia de Lankester y lo interpretó para describir la evolución independiente de estructuras similares que podríamos llamar homólogos, diferenciándolo del paralelismo y la convergencia que estarían representados por la analogía estricta. Más adelante, Willey toma el mismo sentido de la homoplasia de Osborn, y del sentido estructural de la homoplasia de Lankester, al describir la intersección del reconocimiento de homologías a través de un caso más de evolución independiente. Así en la tabla 4 veremos que la homoplasia de Lankester se encuentra en “ $A \cap B$ ” y “B”, mientras que la homoplasia de Osborn y Willey separan la homoplasia de Lankester al ubicarla en la zona “ $A \cap B$ ”. Debido a esto, podemos decir que el sentido original de la palabra homoplasia, pertenece a la descripción del fenómeno de constricción por preservación del tipo que se refiere a estructuras homólogas que han surgido independientemente a través de una base estructural homóloga o similar. Sin embargo, pese a que podemos relacionar ambos conceptos bajo una misma descripción, las causas que ocasionaban el fenómeno fueron distintas. En la tabla 6 veremos que Lankester y Willey preferían el factor externo para describir la homoplasia; Osborn optó por el factor interno. La causa principal de la homoplasia de Lankester y de Willey fue la selección

natural actuando sobre órganos homólogos o parecidos. Para Osborn, la causa principal fue la ortogénesis, pues las variación parecían tomar el mismo rumbo para formar órganos homólogos independientemente de la ancestría directa, un fenómeno que llamó homólogo potencial (véase tabla 8).

El segundo punto que debemos tener en cuenta es la convergencia. El primero en describir el fenómeno mediante la palabra convergencia fue Scott. Si bien Scott estudió las sugerencias de la homoplasia de Lankester, o tomó la palabra de los escritos de los alemanes, Scott fue el principal difusor de la palabra convergencia asociada a la descripción de la evolución independiente en linajes separados. En la tabla 7, veremos que la definición de convergencia de Scott es semejante a todas las demás definiciones incluyendo la actual. No obstante, la convergencia de Scott estaba basada en la teoría de la herencia de caracteres adquiridos. Después, Osborn reconoce el mismo fenómeno de convergencia, e incluye su sentido geométrico de líneas que convergen en el mismo punto a partir de linajes separados. Éste sería un concepto antagónico del de “divergencia”, el cual indica que dos puntos se separan a partir de un mismo punto. Una vez abandonado el lamarckismo, la causa de la convergencia para Osborn fueron los tres factores que podían producir adaptación: la ontogenia, el ambiente y la selección (véase tabla 8). Aquí la diferencia con el sentido moderno de la convergencia es que, ni Scott, ni Osborn adjudican como causa principal a la selección natural, ya que para ellos la importancia de la función estaba en segundo plano. Willey fue el primero en explicar detalladamente la convergencia bajo el mecanismo de la selección natural. Willey incluso imagina que mucho del cambio evolutivo es debido a la convergencia, incluso incluye la convergencia dentro de “A” y de “ $A \cap B$ ”. Por tanto, para Willey la convergencia es un fenómeno común, que implica distintos fenómenos en los que incluye: el mimetismo, la homoplasia y el paralelismo (sobre este último véase más adelante). Basándome en estos hechos, podemos reconocer que el concepto moderno de convergencia nace a partir de la convergencia de Willey.

Para mediados del siglo XX, personajes como Dobzhansky, Mayr y Simpson utilizaban el fenómeno de convergencia para corroborar el poder de la selección natural para desarrollar fenotipos similares sin ningún tipo de restricción implícita. Y aunque Simpson utilizó la palabra en el sentido

geométrico, la esencia fundamental de la convergencia fue la capacidad de la función para generar fenotipos similares. De ese modo, Simpson pudo explicar la sucesión de grupos fósiles por reemplazo del hábitat, y explicó que las estructuras de valor taxonómico tenían un valor adaptativo, debido a la similitud de la función. Eso, por supuesto, era una explicación de la constrictión por preservación del tipo basada en la selección estabilizadora.

Pero no todos dieron prioridad a este concepto de convergencia a mediados del siglo XX. Por ejemplo, la tabla 4 nos indica que la convergencia de Schindewolf estaban dentro de la zona " $A \cap B$ ", y separado de la zona "B". Por supuesto, Schindewolf estaba consciente de los fenómenos de la evolución independiente como el caso de la evolución del lobo marsupial con respecto al placentario. No obstante, pensaba que esa evolución era el mismo caso de la evolución paralela, porque ambos organismo partían de una base genética común, o bien, del tipo fundamental de los mamíferos.⁴¹ Aquí hay que tener en cuenta que la convergencia de Schindewolf sería casi equivalente a la homoplasia Willey, en el sentido de la descripción (órganos considerados homólogos que surgen de órganos homólogos), y la explicación sería un poco parecida a la explicación tres del paralelismo de Simpson (véase tabla 3), pero más apegada a la explicación uno del paralelismo de Simpson. En otras palabras, la convergencia de Schindewolf serían cambios conducidos y constreñidos que pueden ser ayudados por factores ambientales a partir de órganos homólogos o parecidos (véase su explicación de la convergencia en la tabla 8).

El tercer punto por analizar es el paralelismo. Como mostramos durante el desarrollo de este trabajo, la palabra paralelismo tuvo dos significados: el primero es el paralelismo en el sentido original y el segundo es el paralelismo en el sentido geométrico. Tomando en cuenta esto, podemos rastrear dos historias del paralelismo. El paralelismo en el sentido original se refiere a la descripción del fenómeno de constrictión por canalización o zona " $A \cap B$ ". El primero en proponerlo fue Scott, al tener en cuenta el problema de la

⁴¹ Esto es una evidencia perfecta que el sentido de la ortogénesis es la constrictión por canalización (es decir, no como una fuerza teleológica y guiada por factores desconocidos, sino como un proceso conducido por factores internos conocidos como las constricciones genéticas y del desarrollo); pues aquí la tendencia no era totalmente conducida por las constricciones, sino requería también la ayuda del factor externo.

homología sugerida por Lankester. La separación de la homoplasia en paralelismo y convergencia fue esencial, pues Scott mostró que el paralelismo describía la tendencia de los caracteres para formarse independientemente en organismos relacionados, y que se debía a las constricciones de la forma las cuales guiaban y conducían la variación. De aquí es importante recalcar que este sentido del paralelismo siempre estuvo arraigado a la teoría de la ortogénesis. Schindewolf, por ejemplo, mantuvo el término para describir todas las modificaciones ortogenéticas que se mostraban en el registro fósil. Así podemos decir, que el paralelismo nace principalmente de una teoría estructuralista, y que se centraba en la evidencia de la formación de caracteres semejantes que surgen independientemente debido a factores que tienen mucho que ver con la relación de parentesco. Véase en la tabla 7, por ejemplo, que esta definición de Scott es similar a las definiciones de Osborn, Schindewolf, y Simpson.

El segundo sentido del paralelismo es el que describe la evolución convergente de dos linajes diferentes y no emparentados. Aquí tenemos que mencionar un dato curioso, pues Osborn describió el mismo fenómeno de paralelismo de Scott, pero mediante la palabra homoplasia, es decir zona "A \cap B". Aún así, encontramos que describe la palabra paralelismo mediante la definición de Scott (véase tabla 7). Sin embargo, al momento de utilizar la palabra homoplasia, mete el paralelismo y la convergencia en la zona "B". Lo que vemos es que el paralelismo de Osborn entra en la categoría del sentido geométrico, pero al mismo tiempo muestra un sentido de restricción. No obstante, Willey toma la palabra "paralelismo" directamente del vocabulario de los paleontólogos, pero inmediatamente lo transforma para darle el significado geométrico de la palabra, es decir, de dos líneas avanzando paralelamente en dos linajes separados. De ahí, también lo coloca en la zona "B", pues el paralelismo era más bien, una manera de describir un fenómeno general de la convergencia. Si observamos la relación que hay entre los términos de Osborn y los de Willey en la tabla 4, veremos que los conceptos coinciden perfectamente en los conjuntos. Aun así, para Osborn la producción de la homoplasia y el paralelismo era debido a un factor interno, para Willey era exclusivamente el factor externo (véase tabla 6). La causa del paralelismo para Osborn fue la ortogénesis, para Willey fue la selección natural. En vista de esto,

concluimos que aunque los conceptos encajan con la descripción del mismo fenómeno, la teoría explicativa difiere considerablemente.

Finalmente llegamos al punto del desarrollo del paralelismo a mediados del siglo XX. Sobre esto podemos confirmar que el término de paralelismo original de Scott trasciende en el vocabulario de los paleontólogos. Schindewolf utilizó el paralelismo en el sentido de Scott para describir la ortogénesis. La diferencia, con los antiguos ortogenetistas, es que Schindewolf proporciona bases genéticas y del desarrollo para explicar el paralelismo visto como tendencias de los linajes para desarrollar caracteres similares (véase tabla 8). Otra característica del paralelismo de Schindewolf es que se puede ubicar en " $A \cap B$ ", que sería el mismo fenómeno descrito para la homoplasia de Osborn y Lankester. Pero como vimos, la tabla 4 nos muestra que la convergencia de Schindewolf está en " $A \cap B$ ". El punto principal de esta singularidad es que la explicación del paralelismo de Schindewolf va más allá de la descripción de un origen independiente debido a factores funcionales que trabajan sobre un mismo sustrato. En otras palabras, las constricciones de las formas conducen el cambio evolutivo y no el ambiente. ¿Podríamos estar hablando de dos sentidos de la constricción por canalización? Si observamos la tabla 9, podemos darnos cuenta que sí, y aquí veríamos perfectamente la separación entre el paralelismo y la convergencia de Schindewolf. Pero esto solamente podría ser visto mediante una teoría estructuralista (volveremos a este punto más adelante).

Aquí llegamos al punto crucial del término moderno de paralelismo. Como vimos, Simpson cambió la perspectiva de la ortogénesis original por una ortogénesis metafísica. Aun así, describió la ortogénesis y trató su problema por medio del término de paralelismo. Para Simpson, el paralelismo podía tener tres explicaciones (véase tabla 3): 1) que la estructura del parentesco limita las posibles alternativas del avance evolutivo, aunque aquí la selección puede interactuar en el cambio, ya que los linajes emparentados, al contar con las mismas estructuras, y al estar expuestas al mismo ambiente, tendrían más posibilidades de desarrollar las mismas estructuras; 2) que en organismos emparentados, las mutaciones cambiarían en el mismo sentido y, por ende, la estructura estaría conduciendo el cambio (este punto es muy controversial); y 3) que la selección natural trabaja en órganos similares u homólogos.

Ahora bien, la primera y segunda explicación del paralelismo de Simpson es similar a la explicación de la ortogénesis de Schindewolf. De hecho, la primera explicación de Simpson podría parecerse a la tercera; pero la diferencia radica en que, en la primera explicación, la estructura puede conducir el cambio, y la selección es una fuerza que lo incrementa. En la tercera explicación hay menos constricción de la forma, la selección es la encargada de la dirección de la forma casi en su totalidad. De ahí que ésta cae más en la explicación de la homoplasia de Willey.

Sin embargo, el destino del término de paralelismo cambiaría de curso una vez asumido que el concepto generaba problemas con el darwinismo. En el capítulo 5 mostramos que los darwinistas ignoraban la importancia de las constricciones como hechos causales del cambio evolutivo. Debido a que el factor interno tan sólo suministraba la materia prima por medio de mutaciones azarosas, la estructura por sí misma no era capaz de establecer el cambio, la guía principal era la selección natural trabajando sobre variación continua e isotrópica. Esta visión afectó la perspectiva que existía en las teorías y las disciplinas que se fundamentaban en la prioridad de la estructura como causa de la evolución; y del mismo modo, afectaron los conceptos en los cuales los estructuralistas se basaban. Así por ejemplo, como vimos en el capítulo cinco, el conflicto que tuvo Haas con Simpson, con respecto al término de “paralelismo”, se basó en esa diferencia fundamental. Puesto que las constricciones no podrían dirigir el cambio, la opción que retomó Haas fue presentar el paralelismo en el sentido geométrico (paralelismo de Willey), es decir, como otro caso de evolución convergente. De acuerdo con eso, Haas pensó que no habría la necesidad de ubicarlo como un caso especial de la evolución independiente. Por lo tanto, la diferencia entre convergencia y paralelismo no sería crucial, serían más bien presentados mediante un concepto general de homoplasia que describe la evolución independiente debido a causas funcionales. Véase en la tabla 4 que la homoplasia de Lankester y la homoplasia de Haas oculta la zona “ $A \cap B$ ”, de hecho, ésta se funde con “B”. De esta manera el fenómeno de la constricción por canalización desaparece como fenómeno que demanda una causalidad. Agregando el hecho que en una visión funcionalista, es difícil apreciar una división extra para la zona “ $A \cap B$ ” (véase tabla 9).

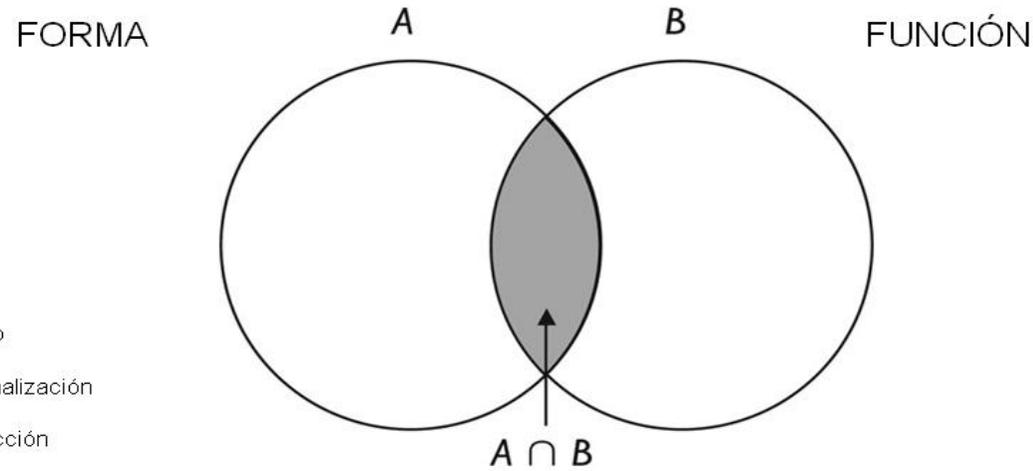
Por ejemplo, con respecto a la teoría de Schindewolf, en primer lugar podemos apreciar bastante bien que la homología jamás se confunde con el paralelismo, puesto que la homología se representa como la constricción por preservación del tipo, la única alternativa de nuevas homologías es el cambio discontinuo. En segundo lugar, que el paralelismo explica cambios graduales en la estructura, sin originar órganos nuevos, pero que se conducen hacia un mismo punto debido a las constricciones genéticas del desarrollo, sin ayuda de ningún factor externo (y este sería el primer sentido de la constricción por canalización). En tercer lugar, que la convergencia implica que muchos de esos cambios graduales se expliquen por canalización, es decir, podría interactuar la selección natural, pero sólo modificando las estructuras a partir de una base estructural común (y este es el segundo sentido de la constricción por canalización). En cuarto lugar, tendríamos una simple analogía, que sólo nos explica la similitud de la función, sin nada que ver con la semejanza de la estructura (como las alas de las mariposas con respecto a las alas de los murciélagos).

Pero en una teoría funcionalista, los conceptos se mezclan entre sí, porque si todo el cambio evolutivo es gradual, por tanto, no habría un límite claro y estable sobre la zona "A", la zona " $A \cap B$ " y la zona "B". Las homologías se funden con el paralelismo, y el paralelismo con la convergencia, y de hecho, la convergencia con la homología. Pero debido a que el funcionalismo darwiniano triunfó, por cuestiones históricas comentadas con anterioridad, y como se subordinaron disciplinas que fueron fundamentales para el desarrollo de los conceptos de homología y paralelismo (como la morfología, la biología del desarrollo y la paleontología), entonces, las explicaciones y la descripción de estos términos tuvieron una creciente confusión durante mediados y finales del siglo XX. Por supuesto, esto no lo explica todo, pero creo que el problema de la homología y el paralelismo tiene que ser de carácter social por rechazar todo el desarrollo del estructuralismo.

Conclusiones

Basado en esta discusión, se concluye que la preferencia basada en la dicotomía del debate entre la forma y la función y los factores sociales que

determinan la aceptación de las teorías son los responsables de la transformación continua de los significados y conceptos de la “homología”, “homoplasia”, “paralelismo” y “convergencia”. Por supuesto, diferenciar los términos de paralelismo y convergencia es de suma importancia, ya que eso nos permite reconocer el fenómeno de constricción por canalización como diferente de la mera analogía. Además, hacer la separación entre paralelismo y homología nos da la clave para reconocer la constricción por preservación del tipo. El paralelismo no debería ser considerado como un término funcional, porque históricamente representa el cambio evolutivo de la constricción, sin adjudicar al ambiente. Asimismo, esto resulta ser controversial, porque actualmente el paralelismo se ha concebido como un término que restringe la variación, pero que necesita del factor externo para avanzar hacia un punto determinado. De hecho considero que no debe existir ningún continuo entre la homología y la homoplasia, y si debe existir una línea tenue entre los aspectos formales y funcionales, ésta debe ser entre la constricción por canalización y la convergencia. El problema de la terminología habría surgido al adquirir una teoría funcionalista, porque si las formas orgánicas cambian graduales a través del tiempo, ninguno de los fenómenos de constricción podría definirse con claridad, porque no habría límites claros en los grados de la estructura. Pienso que ese ha sido uno de los problemas centrales del reconocimiento de la homología. Por tanto, la solución sería abandonar una visión funcionalista, porque una teoría estructuralista nos permite delimitar perfectamente los fenómenos estructurales de los funcionales.



A = Constricción por tipo
 A ∩ B = Constricción por canalización
 B = Similitud sin constricción

	A	A ∩ B	B
Lankester	Homogenia	Homoplasia	Homoplasia
Scott	Homología	Paralelismo	Convergencia
Osborn	Homología	Homoplasia	Convergencia y Paralelismo*
Willey	Homología y Convergencia	Homoplasia	Convergencia y Paralelismo
Schindewolf	Homología	Paralelismo y Convergencia	Analogía
Simpson	Homología	Paralelismo	Convergencia
Haas	Homología	Homoplasia	Homoplasia
Concepto actual	Homología	Paralelismo	Convergencia

Tabla 4. Representación conjuntista de los diferentes fenómenos observados de la semejanza de las estructuras orgánicas, en la cual se indica su descripción mediante los términos de homogenia, homología, homoplasia, paralelismo y convergencia de los diferentes teóricos evolucionistas. El conjunto “A” es la constricción por tipo, la cual describiríamos hoy en día como la homología. El conjunto “B” es la similitud por función, la cual describimos como la convergencia. Y la intersección de “A” y “B” es la constricción por canalización, la cual describiríamos como el paralelismo. Véase que la homoplasia de Lankester corresponde a “A ∩ B”, Lankester consideraba este sentido de la homoplasia como un tipo de homología. A diferencia de Haas que proponía ese sentido de la homoplasia como una representación más general de la convergencia. Willey incluye la convergencia en “A”. Existe una similitud de encuentro entre los conceptos de Osborn y Willey; sin embargo, las causas que las explican son diferentes. El paralelismo de Scott y de Simpson corresponde con los actuales. Mientras que Schindewolf coloca la convergencia como un caso más de la constricción por canalización, y lo separa de la analogía. *El paralelismo de Osborn es un caso especial de constricción que produce adaptaciones.

	<i>Constricción por preservación del tipo</i>	<i>Constricción por canalización</i>
Lankester	Hay una correspondencia de estructuras debido a un origen hereditario.	Hay correspondencia de estructuras similares que se han formado debido a fuerzas ambientales semejantes a partir de partes similares u homólogas.
Scott	Hay una constancia de las estructuras durante largos periodos de tiempo.	Hay cambios constantes en los órganos a través del tiempo. La variación se restringe y permite pocos caminos de cambio.
Osborn	Las rectigradaciones son cambios cualitativos o son el origen de nuevos caracteres, aquí lo factores externos no intervienen.	Las variaciones se dirigen uniformemente hacia puntos establecidos. No hay un número ilimitado de alternativas.
Willey	El origen de los caracteres es por la herencia común o por la convergencia debida al ambiente o a procesos fisiológicos.	Las estructuras que evolucionan por convergencia a partir de órganos homólogos.
Goldschmidt	Los procesos del desarrollo están tan bien coordinados o sincronizados que cualquier cambio alteraría el sistema entero.	Dentro de un sistema del desarrollo, hay pocas vías libres sin que la acción de los cambios alteren el orden completo. Teniendo en cuenta esto, las mutaciones sólo podrán darse en un sentido.
Schindewolf	Los tipos surgen repentinamente en los estratos geológicos, después estos permanecen constantes durante mucho tiempo.	Los descendientes del tipo traen un potencial morfológico limitado. El cambio se limita y avanza en un solo sentido.
Dobzhansky	Combinaciones de genes agrupados que permiten a los fenotipos estar bien adaptados a un nicho ecológico particular.	La Selección Natural es la encargada de conducir la variación hacia el punto más óptimo de adaptación.
Mayr	Complejos de genes que se modifican en la misma dirección.	Algunos grupos emparentados tienen una predisposición para desarrollar ciertas estructuras. Las presiones selectivas están limitadas por procesos genéticos y del desarrollo embrionario.
Simpson	Durante la evolución filética, un linaje se mantiene invariable, porque se encuentra en un ambiente estable. Los caracteres taxonómicos tienen un valor adaptativo, pues están relacionados a una zona ecológica en cierta época geológica.	La evolución avanza en una sola dirección durante periodos de tiempo. Factores de la conservación de la herencia limitan enormemente las posibles avenidas de transformación.

Tabla 5. Comparación del reconocimiento o la explicación de los dos fenómenos de constricción de los diferentes teóricos evolucionistas. En negritas se muestra la interpretación funcionalista de los fenómenos de constricción. Esta comparación nos ayuda a distinguir los estructuralistas de los funcionalistas. Obsérvese que la diferencia entre un funcionalista de un estructuralista es que los funcionalistas interpretan alguno de los fenómenos de constricción bajo una consideración funcional.

	Factor interno	Factor externo
<i>a) Homoplasia</i>		
Homoplasia de Lankester	No	Sí
Homoplasia de Osborn	Sí	No
Homoplasia de Willey	No	Sí
<i>b) Paralelismo</i>		
Paralelismo de Scott	Sí	No/Sí
Paralelismo de Osborn	Sí	No
Paralelismo de Willey	No	No
Paralelismo de Schindewolf	Si	No
Paralelismo de Simpson	Sí	Sí
Paralelismo de Haas	No	No
<i>c) Convergencia</i>		
Convergencia de Scott	No	Sí
Convergencia de Osborn	No	Sí
Convergencia de Willey	No	Sí
Convergencia de Schindewolf	Sí	Sí
Convergencia de Simpson	No	Sí

Tabla 6. Comparación de los factores implicados en los términos de homoplasia, paralelismo y convergencia de los diferentes teóricos evolucionistas.

	Homoplasia	Paralelismo	Convergencia
Lankester	Correspondencia de estructuras similares que se forman debido a fuerzas o ambientes semejantes a partir de partes similares (homólogas o no) o diferentes, pero que son independientes de la herencia estricta.		
Scott		Adquisición independiente de una estructura similar en formas que están estrechamente relacionadas.	Adquisición independiente en formas que no están estrechamente relacionadas y que en uno o más aspectos se hacen cada vez más parecidos que de lo que se parecían sus ancestros.
Osborn	Evolución independiente de órganos aparentemente homólogos.	Adaptaciones análogas o caracteres similares que surgen independientemente en animales u órganos similares o relacionados, causando una evolución similar.	Adaptaciones similares que surgen independientemente en animales u órganos diferentes o sin relación, causando una similitud secundaria o aproximada al tipo.
Wiley	Semejanza de estructuras que se originan a partir de estructuras semejantes u homólogas.	Dos linajes separados que avanzan paralelamente, y que adquieren el mismo tipo de estructura debido a las semejanzas ambientales.	Similitud de la estructura por evolución independiente, que no se debe a la afinidad genética.
Schindewolf		Evolución independiente de caracteres similares que se desarrollan a partir de muchos linajes paralelos.	Evolución paralela no simultánea de órganos homólogos en diferentes estados del linaje como un todo.
Simpson		Evolución independiente de caracteres similares en dos o más linajes que comparten un ancestro común, y que están canalizados por características del ancestro.	Es la evolución independiente de caracteres similares en dos o más linajes separados debido a la adaptación o los ambientes similares
Concepto estándar	Evolución independiente de estructuras similares que no se deben a la ascendencia en común.	Evolución independiente de estructuras similares en linajes emparentados.	Evolución independiente de estructuras similares en linajes separados.

Tabla 7. Comparación de los diferentes conceptos de homoplasia, paralelismo y convergencia de los distintos personajes estudiados durante este trabajo.

	Homoplasia	Paralelismo	Convergencia
Lankester	Selección Natural.		
Scott		Ortogénesis: Cambios continuos debido a la constricción de la forma. A veces con ayuda de la Selección Natural.	Herencia de caracteres adquiridos: Necesidades fisiológicas del cuerpo para desenvolverse en un ambiente determinado.
Osborn	Ortogénesis: Ley de predisposición que dirige la variación uniformemente hacia puntos establecidos.	Ortogénesis: Factores hereditarios que producen adaptación sin ayuda del ambiente.	La ontogenia (cambios no hereditarios que adquieren los individuos durante el desarrollo embrionario), el ambiente (cambios no hereditarios, adquiridos por el ambiente) y la Selección Natural.
Willey	Selección Natural actuando a partir de órganos homólogos.	Selección Natural.	Selección Natural y a veces por procesos contingentes.
Schindewolf		Ortogénesis: Limitación de la forma, constricciones del desarrollo, genes que canalizan los cambios.	Ortogénesis actuando en linajes más distanciados y Selección Natural.
Simpson		Los organismos emparentados tienen una alta probabilidad de que sigan el mismo camino debido a que cuentan con estructuras parecidas (¿ortogénesis?), la selección incrementa esta probabilidad.	Selección Natural.
Explicación Actual	Selección Natural.	Constricciones del desarrollo que restringen las variantes posibles en las cuales la Selección Natural puede actuar.	Selección Natural.

Tabla 8. Comparación de las explicaciones de los diferentes conceptos de homoplasia, paralelismo y convergencia de los distintos personajes estudiados durante este trabajo.

Fenómeno	Constricción por preservación del tipo	Constricción por canalización		Similitud, sin constricción
Concepto antiguo que describía el fenómeno	Homología Homogenia	Paralelismo de Scott Homoplasia de Osborn Paralelismo de Schindewolf Paralelismo de Simpson	Homoplasia de Lankester Homoplasia de Willey Paralelismo de Scott Paralelismo de Osborn Paralelismo de Simpson Convergencia de Schindewolf	Homoplasia de Lankester Convergencia de Willey Paralelismo de Willey Convergencia de Scott Convergencia de Osborn Convergencia de Simpson
Concepto actual para describir el fenómeno	Homología	Paralelismo	Paralelismo	Convergencia
Posibles factores (Funcionalismo)	Factor externo	Factor externo + Factor interno	Factor externo + Factor interno de inicio	Factor externo
Posibles factores (Estructuralismo)	Factor interno	Factor interno	Factor interno + Factor externo	Factor externo
Posibles causas Actuales (Funcionalismo)	Selección estabilizadora Factores genéticos	Selección natural (a partir de estructuras homólogas que causan constricción)	Selección Natural (a partir de órganos homólogos)	Selección natural
Posibles causas actuales (Estructuralismo)	Constricciones del desarrollo Factores genéticos	Constricciones del desarrollo Factores genéticos	Selección natural + Constricciones del desarrollo Factores genéticos	Selección natural

Tabla 9. Esquema que identifica la separación de la constricción por canalización en dos sentidos. Obsérvese que en una teoría funcionalista esta visión para desapercibida.

-GLOSARIO-

Adaptacionismo: Corriente de pensamiento que infiere que la mayoría de las estructuras orgánicas tienen un papel adaptativo.

Alometrón: Según Osborn, es un cambio cuantitativo de un carácter o la modificación de las proporciones en un carácter existente.

Analogía: Estructuras similares en diferentes organismos que no se derivan de un ancestro en común, y su parecido se debe a que realizan funciones semejantes.

Analogía de Darwin: Semejanzas de la estructura que dependen de la similitud de la función.

Analogía de Owen: Una parte u órgano en un animal que tiene la misma función como otra parte u órgano en diferentes animales.

Antidarwinismo: Corriente de pensamiento general en la cual se excluye que la selección natural sea el principal mecanismo de la evolución.

Apendiculados: Término propuesto por Lankester para referirse a los organismos segmentados como artrópodos y anélidos, hoy en día podríamos usar más bien la expresión de protostomados.

Aristogénesis: Según Osborn, es el proceso de adquisición de caracteres adaptativos.

Aristogén: Término que Osborn utilizó para describir que algunas adaptaciones surgen por factores hereditarios.

Braditélico: Ritmo de evolución lenta.

Cephalaspis: Es un grupo de peces extintos que poseen armadura.

Clina: Se refiere a las series continuas de las poblaciones encontradas en áreas de distribución amplias y en donde no existe una barrera que impida su libre cruzamiento.

Constricción: Limitaciones o restricciones de la estructura.

Constricción del desarrollo: Limitaciones estructurales que se presentan durante la ontogenia de un individuo.

Constricción por preservación del tipo: Representa homologías estables, las estructuras aparentemente no presentan cambios significativos durante el curso evolutivo de un linaje, puesto que una vez adquirido un armazón principal, no existen transformaciones más allá de los límites que les son

permitidos. Este tipo de constricción permite el reconocimiento de características de designación taxonómica, por ejemplo: géneros, familias, órdenes, clases, phyla, etcétera.

Constricción por canalización: Representa homologías por evolución independiente (o estructuras que podríamos considerar homólogas pero que han tenido un origen independiente); aquí el armazón estructural mantiene pocas alternativas al cambio, es decir, que las transformaciones de los descendientes se encuentran canalizadas no permitiendo rutas alternas, sólo las que proporciona la estructura del organismo; por ejemplo, existen caracteres que surgen independientemente (es decir, no por la herencia directa) los cuales se relacionan a la cercanía del parentesco.

Convergencia: Evolución independiente de estructuras similares debido a la influencia del ambiente o la función en linajes separados.

Convergencia de Osborn: Adaptaciones similares que surgen independientemente en animales u órganos diferentes o sin relación, causando una similitud secundaria o aproximada al tipo.

Convergencia de Scott: Adquisición independiente en formas que no están estrechamente relacionadas y que en uno o más aspectos se hacen cada vez más parecidos que de lo que se parecían sus ancestros.

Convergencia de Schindewolf: Evolución paralela no simultánea de órganos homólogos en diferentes estados del linaje como un todo.

Convergencia de Simpson: Es la evolución independiente de caracteres similares en dos o más linajes separados debido a la adaptación o los ambientes similares

Convergencia de Willey: Similitud de la estructura por evolución independiente, que no se debe a la afinidad genética.

Darwinismo: Corriente de pensamiento general en la cual se argumenta que la selección natural es la principal causa de la evolución.

Deriva génica: Es una fuerza evolutiva que explica el origen de caracteres morfológicos en términos del azar, es decir, que algunas mutaciones genéticas (no necesariamente con algún valor adaptativo) pueden fijarse en las poblaciones, siempre y cuando, cuenten con un número reducido de individuos.

Diferencias interespecíficas: Diferencias que se observan entre especies.

Diferencias intraespecíficas: Diferencias que se observan entre individuos.

Epigenotipo: Referente al procesos del desarrollo de los caracteres durante la ontogenia de un individuo.

Especiación: Proceso que da lugar al origen de las especies. De acuerdo con Simpson, es el modo de evolución que se producen dos especies diferentes a través del aislamiento reproductivo.

Especiación alopátrica: Especiación que sucede por barreras geográficas.

Especiación simpátrica: Especiación que sucede rápidamente en una población distribuida en un mismo lugar.

Especie alopátrica: Son aquellas especies que se localizan en diferentes áreas geográficas.

Especie simpátrica: Son aquellas especies que se localizan en la misma área de distribución geográfica.

Evolución cuántica: Modo de evolución en el cual está implicado el origen de caracteres taxonómicos superiores, y que implica poblaciones pequeñas y procesos no adaptativos como la deriva génica.

Evolución filética: Modo de evolución en el que una población grande se mantiene constante y con pocos cambios debido a condiciones ambientales estables.

Fenotipo: Referente al conjunto de caracteres físicos que posee un individuo adulto.

Filogenia: Historia evolutiva de una estirpe, que convencionalmente (aunque no idealmente) se ilustra como una secuencia de estados adultos sucesivos (Gould, 1977).

Formalismo: El estructuralismo o formalismo es una corriente de pensamiento en la cual se mantiene que la estructura es más importante que la función.

Funcionalismo: Corriente de pensamiento en la cual se defiende que la función es más importante que la forma.

Genética del desarrollo: Es una rama de la biología que se encarga de entender los fenómenos genéticos y su relación con el desarrollo embrionario.

Genética de poblaciones: Es una disciplina que se encarga de entender los procesos evolutivos al hacer mediciones cuantitativas de los genes que se distribuyen en una población.

Genotipo: Referente al conjunto de genes que posee un individuo.

Herencia de caracteres adquiridos: véase *Lamarckismo*.

Herencia dura: Según Mayr, la herencia dura es cuando el material genético no es flexible a las condiciones externas, pues sólo depende de factores internos

Herencia suave: De acuerdo con Mayr, la herencia suave es cuando el material genético es flexible o moldeable por las condiciones climáticas o por otra influencia externa.

Homogenia: De acuerdo con Lankester, la homogenia es la correspondencia de las estructuras en las que podemos comprobar un origen hereditario.

Homología: Estructuras compartidas por diferentes organismos que se derivan de un ancestro en común.

Homología biológica: Estructuras en dos individuos o un mismo individuo que comparten a una relación de constricciones del desarrollo causados por una acción local de mecanismos reguladores durante la diferenciación de órganos. Estas estructuras son partes del fenotipo que pueden ser independientes durante su desarrollo (Wagner, 1989).

Homología de Darwin: Adaptaciones de los ancestros que fueron retenidas por los descendientes.

Homología de Owen: El mismo órgano en diferentes animales bajo cada variedad de forma y función.

Homología serial de Owen: Es el tipo de repetición o relación que se representa en los segmentos del mismo animal.

Homoplasia: Evolución independiente de estructuras similares que no se deben a la ascendencia en común.

Homoplasia de Lankester: Correspondencia de estructuras similares que se forman debido a fuerzas o ambientes semejantes a partir de partes similares (homólogas o no) o diferentes, pero que son independientes de la herencia estricta.

Homoplasia de Osborn: Evolución independiente de órganos aparentemente homólogos.

Homoplasia de Willey: Semejanza de estructuras que se originan a partir de estructuras semejantes u homólogas.

Horotélico: Ritmo de evolución estándar.

Intersexualidad: Término de Goldschmidt para referirse a los caracteres intermedios observados en las cruces de las diferentes variedades de las mariposas nocturnas.

Lamarckismo: Teoría que indica que algunos caracteres adaptativos se adquieren a través de las células somáticas durante la vida de un organismo, ya sea por la interacción del ambiente o por las necesidades mecánicas demandadas por el buen funcionamiento de la vida de un animal; así pues, una vez obtenidas

estas variaciones favorables, consecutivamente se transmiten a las células germinales y pasan a la siguiente generación.

Ley de paralelismo: Según Osborn, como las modificaciones están restringidas por la influencia hereditaria, este principio permite que algunos caracteres surjan independientemente de la adaptación.

Ley de radiación adaptativa: De acuerdo con Osborn, es el principio en el que un linaje desarrolla una gran diversificación de grupos que se adaptan a distintas condiciones de vida.

Macroevolución: Es un nivel más elevado, y corresponde al origen de las especies o categorías taxonómicas más elevadas.

Megaevolución: Escala más elevada de la evolución que es estudiada las categorías arriba del nivel de género.

Microevolución: Es el primer nivel de la evolución, y corresponde a los cambios observados en los organismos de una misma especie, o subespecies.

Mimetismo: Semejanza de un organismo con respecto a otro, y que cuya similitud le permite sobrevivir.

Monstruo esperanzado: De acuerdo con Goldschmidt, cualquier cambio genético por muy pequeño que fuera, desencadenaría una serie de transformaciones durante la ontogenia del individuo, si el producto resultante es funcional en el momento que se origina, este paso sería el inicio de una nueva forma.

Monofilético: Grupo de organismos relacionados que se originaron de un mismo ancestro en común.

Mutación: Cambios en el genotipo que produce una alteración en la estructura. En la visión clásica de la genética de poblaciones, una mutación es una alteración ligera producida por el cambio de un gen. En la perspectiva de de Vries, una mutación es un cambio discontinuo en la morfología normal de un individuo. De acuerdo con Waagen, la mutación es el cambio gradual y progresivo de la morfología que se dirige hacia ciertos objetivos específicos

Mutación aleatoria: véase *Variación isotrópica*.

Neodarwinismo: Pensamiento característico de finales del siglo XIX y principios del XX (por ejemplo, el de Alfred Russel Wallace y August Weismann) en el que se argumentaba que la selección natural era la fuerza casi exclusiva de la evolución. O bien, también puede referirse a los científicos característicos de la síntesis moderna.

Neontólogo: Designación de los paleontólogos para referirse a los científicos que trabajan con especies actuales.

Ontogenia: El ciclo biológico o historia vital de un individuo, tanto embrionario como posnatal (Gould, 1977).

Ortogénesis: Teoría que indica que algunos caracteres de los seres vivos siguen un curso continuo durante su evolución el cual se debe principalmente a factores internos. Algunos decían que las limitaciones de la estructura conducían esos cambios lineales, otros proponían que la selección actuaba para acelerar esos cambios al trabajar con pocas alternativas en la variación.

Paisaje adaptativo: Es un modelo propuesto por Sewall Wright que toma como metáfora los paisajes geográficos los cuales están compuestos por montañas, cordilleras, valles, etcétera. Wright hace esta analogía con un paisaje adaptativo abstracto que refleja las posibles combinaciones genéticas que se presentan en las diferentes condiciones poblacionales, de tal manera, que se pueda calcular su grado adaptabilidad. Esta medición se hace al seguir las frecuencias genéticas en la población, ya sea que algunos genes se fijen por selección (en este caso tendríamos mayor adaptabilidad), o que se fijen por procesos aleatorios.

Paralelismo: Evolución independiente de estructuras similares debido a la influencia del parentesco.

Paralelismo de Osborn: Adaptaciones análogas o caracteres similares que surgen independientemente en animales u órganos similares o relacionados, causando una evolución similar.

Paralelismo de Scott: Adquisición independiente de una estructura similar en formas que están estrechamente relacionadas (sentido original).

Paralelismo de Schindewolf: Evolución independiente de caracteres similares que se desarrollan a partir de muchos linajes paralelos.

Paralelismo de Simpson: Evolución independiente de caracteres similares en dos o más linajes que comparten un ancestro común, y que están canalizados por características del ancestro.

Paralelismo de Willey: Dos linajes separados que avanzan paralelamente, y que adquieren el mismo tipo de estructura debido a las semejanzas ambientales (sentido geométrico).

Pensamiento poblacional: Es un término propuesto por Mayr para describir una corriente surgida a partir de los escritos de Charles Darwin y que enfatiza en la variación intraespecífica como el método correcto para explicar el origen de las especies.

Pensamiento tipológico: Es un término propuesto por Mayr para describir una corriente surgida a partir del pensamiento de Platón y que enfatiza en los tipos o en la esencialidad de la forma y no en su variación.

Pico adaptativo: véase *Paisaje adaptativo*.

Polifilético: Grupo de organismos que no están relacionados o que no comparten un ancestro en común.

Plasma germinal: Término utilizado durante finales del siglo XIX y principios del siglo XX para referirse al material hereditario.

Plasticidad fenotípica: Es la capacidad de un organismo para desarrollar diferentes fenotipos en respuesta a diferentes medios, sin que se altere el genotipo inicial que los produce.

Proterogénesis: De acuerdo con Schindewolf, son los cambios que surgen en los estados juveniles de los ancestros que tienen la capacidad de extenderse gradualmente hacia los estados adultos de los descendientes.

Rassenkreis: Una serie de formas típicas o subespecies diferentes que se encuentran en distintos puntos dentro de un rango geográfico de una especie, que en ocasiones puede mostrar un orden típico en sus caracteres en el caso de que se acomoden geográficamente.

Rectigradación: Fue un término de Osborn que utilizó para designar las primeras fases de la evolución de los caracteres. Además, el término hacía referencia a la ortogénesis, es decir, a la descripción de caracteres que surgen y se dirigen hacia puntos definidos.

Saltacionismo: Teoría que consiste principalmente en que cambios abruptos en los fenotipos de los individuos son los responsables del origen de las nuevas especies y de categorías taxonómicas elevadas. Los científicos que se apoyaban en esta teoría, argumentaban que las variaciones continuas, observadas en la diferenciación intraespecífica, no eran las responsables de las discontinuidades observadas entre las especies, más bien decían que cambios genéticos, con resultados letales en el sistema del desarrollo, podrían propiciar el origen de un nuevo complejo y, por lo tanto, de nuevos caracteres de valor taxonómico.

Selección estabilizadora: Explicación de la constricción por preservación del tipo en donde se asume que las presiones selectivas mantienen constante las estructuras de un grupo, pues una modificación fuera de los límites del tipo puede producir muertes en la población.

Selección natural: Como no todos los individuos de una población sobreviven, porque hay un número limitado de recursos, si algunos de esos individuos contiene una variación que le confiere una ventaja adaptativa en un ambiente dado, éstos sobrevivirán y dejarán más descendientes que los demás individuos, heredándoles dicha variación favorable.

Somatogénico: Adjetivo que utiliza Scott para describir el proceso que implica que las células de todo el cuerpo también participan en la herencia.

Taquitélico: Ritmo de evolución rápida.

Tetraplasia: Teoría de Osborn la cual se refiere a que la evolución está controlada por cuatro factores primordiales, la herencia, la ontogenia, el ambiente y la selección.

Tipoestasis: Según Schindewolf, una vez que se produce una estructura estable, la siguiente etapa es que la estructura se mantiene sin cambios significativos durante mucho tiempo.

Tipogénesis: Según Schindewolf, en esta etapa se observa que las nuevas formas son muy flexibles al cambio, y éstas surgen repentinamente en los estratos geológicos.

Tipólisis: De acuerdo con Schindewolf, es la etapa en la que un grupo decae y se extingue.

Tipostrofismo: Es la teoría de Schindewolf que indica que los tipos o las estructuras de valor taxonómico tienen un ciclo de vida definido.

Variación continúa: Variación que surge por pasos pequeños e imperceptibles.

Variación isotrópica: Variación que surge en todas direcciones y sin ninguna trayectoria específica.

Zona adaptativa: Según Simpson, es la relación de cambios entre las estructuras de los organismos con respecto a la zona ambiental en la que habitan.

Zona ambiental: Según Simpson, es un área geográfica delimitada que posee diferentes factores ambientales: clima, alimento, depredadores, etcétera.

-BIBLIOGRAFÍA-

- Alberch, Pere. 1989. "The Logic of Monsters: Evidence for Internal Constraint in Development and Evolution". *Geobios, mémoire spécial* 12: 21-57.
- Alberch, Pere. 1995. "'Ontogeny and Phylogeny" Revisited: 18 Years of Heterochrony and Developmental Constraints". Reimpreso en Rasskin, Diego y De Renzi, Miquel. [eds]. 2009. pp. 333-353
- Amundson, Ron. 1998. "Typology Reconsidered: Two Doctrines on the History of Evolutionary Biology". *Biology and Philosophy* 13: 153-177.
- Amundson, Ron. 2005. *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*. Nueva York: Cambridge University Press.
- Arai, R., Kato M. Y Doi Y. [eds]. 1995. *Biodiversity and Evolution*. Tokyo: The National Science Museum Foundation.
- Asma, Stephen T. 1996. *Following Form and Function: A Philosophical Archaeology of Life Science*. Evanston: Northwestern University Press.
- Ayala, Francisco J. 1985. "Theodosius Dobzhansky, 1900-1975". *Biographical Memoir of the National Academy of Science* 55: 163-215.
- Beurton Peter J. "'Neo-Darwinism" or "Synthesis"?. En Wolters y Lennox. [eds.].1995. pp. 35-44.
- Bock, Gregory y Cardew, Gail [eds]. 1999. *Homology*. Novartis Foundation Symposium 222. John Wiley and Sons.
- Bock, Walter. 1963. "Evolution and Phylogeny in Morphologically Uniform Groups". *The American Naturalist* 97: 265-285.
- Boyden, Alan. 1943. "Homology and Analogy: A Century After the Definitions of "Homologue" and "Analogue" of Richard Owen". *The Quarterly Review of Biology*: 18: 228-241.
- Bowler, Peter J. 1983. "The eclipse of Darwinism: anti-Darwinian evolutionary theories in the decades around 1900". Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Bowler, Peter. J. 1988. "The Non-Darwinian revolution". Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Bowler, Peter J. 2003. *Evolution: The History of an Idea*. Berkeley y Los Angeles, California. University of California Press.

- Bush, Guy. 1982. "Goldschmidt's Follies". *Paleobiology* 8: 463-469.
- Cachón, Vladimir. 2008. *La teoría del equilibrio puntuado y el neodarwinismo: Historia de una controversia científica*. México: Universidad Nacional Autónoma de México y Editorial Limusa.
- Cain, Joseph A. 1992. "Building a Temporal Biology: Simpson's Program for Paleontology During an American Expansion of Biology". *Earth Science History* 11: 30-36.
- Cain, Joseph A. 1993. "Common problems and cooperative solutions: organizational activities in evolutionary studies, 1936-1947". *Isis* 84 (1): 1-25.
- Cain, Joseph A. 2009. "Rethinking the Synthesis Period in Evolutionary Studies". *Journal of the History of Biology* 42: 621-648.
- Chung, Carl. 2003. "On the Origin of the Typological/Population Distinction in Ernst Mayr's Changing Views of Species, 1942-1959". *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 34: 277-296.
- Coleman, William. 1980. "Morphology in the Evolutionary Synthesis". En Mayr y Provine [eds]. 1980, pp. 174-180.
- Darwin. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: Murray.
- Dietrich, Michael R. 2000. "From Hopeful Monsters to Homeotic Effects: Richard Goldschmidt's Integration of Development, Evolution, and Genetics". *American Zoologist* 40: 738-747.
- Dietrich, Michael R. 2003. "Richard Goldschmidt: Hopeful Monsters and Other 'heresies'". *Nature Reviews Genetics* 4: 68-74.
- De Beer, Gavin. 1928. *Vertebrate Zoology: An Introduction to the Comparative Anatomy, Embryology, and Evolution of Chordate Animals*. Nueva York: The Macmillan Company.
- De Beer, Gavin. 1971. *Homology: an Unsolved Problem*. Oxford University Press.
- De Renzi, Miquel. 1999. "El Neodarwinismo y las ciencias de la forma: el porqué de una alianza inicial imposible" *Revista Española de Paleontología* nº extr. Homenaje al Prof. J. Truyols, pp. 115-120.
- Diogo, Rui. 2005. "Evolutionary convergences and parallelisms: their theoretical differences and the difficulty of discriminating them in a practical phylogenetic context". *Biology and Philosophy* 20: 735-744.

- Dobzhansky, Theodosius. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Nueva York: Columbia University Press.
- Dobzhansky, Theodosius. 1940. "Catastrophism versus Evolutionism". *Science* 92: 356-358.
- Dobzhansky, Theodosius. 1951. *Genetics and the Origin of Species*. Tercera Edición. Nueva York y Londres: Columbia University Press.
- Eldredge, Niles. 1985. *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. New York, Oxford: Oxford University Press.
- Frazzetta, T. H. 1975. *Complex Adaptations in Evolving Populations*. Sunderland (Massachusetts): Sinauer Associates.
- Gayon, Jean. 1995. "Neo-Darwinism". En Wolters y Lennox. [eds.]. 1995. pp. 1-25.
- Ghiselin, Michael. 1980. "The Failure of Morphology to Assimilate Darwinism". En Mayr y Provine [eds.]. 1980, pp. 180-193.
- Gilbert, Scott F., Opitz, John M. y Raff, Rudolf A. 1996. "Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology". *Developmental Biology* 173: 357-372.
- Goldschmidt, Richard. 1933. "Some Aspects of Evolution". *Science* 78: 539-547.
- Goldschmidt, Richard. 1940. *The Material Basis of Evolution*. New Haven: Yale University Press.
- Goldschmidt, Richard. 1955. *Theoretical Genetics*. Berkeley: University of California Press.
- Goldschmidt, Richard. 1960. *In and Out of the Ivory Tower: The Autobiography of Richard B. Goldschmidt*. Seattle: University of Washington Press.
- Gould, Stephen J. 1980. "Is a New and General Theory of Evolution Emerging?". *Paleobiology* 6 (1): 119-130.
- Gould, Stephen Jay. 1982a. "Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory" *Science* 216: 380-387.
- Gould, Stephen J. 1982b. "The Uses of Heresy: An Introduction to Richard Goldschmidt's *The Material Basis of Evolution*". En Goldschmidt, 1940, pp. xiii-xlii.
- Gould, Stephen Jay. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge (Massachusetts): The Belknap Press of Harvard University Press.

- Gould, Stephen J. 2004. *La estructura de la teoría de la evolución*. Barcelona: Ed. Tusquets.
- Gregory, William K. 1937. "Biographical memoir of Henry Fairfield Osborn, 1857-1935". *Biographical Memoir of the National Academy of Science* 19: 53-119.
- Haas, Otto y Simpson George G. 1946. "Analysis of Some Phylogenetic Terms, With Attempts at Redefinition". *Proceedings of the American Philosophical Society* 90 (5): 319-347.
- Hall, Brian K. 1999. *Evolutionary Developmental Biology*. Kluwer Academic Publishers.
- Hall, Brian K. 2003. Descendent with modification: The unity underlying homology and homoplasy as seen through and analysis of development and evolution.
- Hall, Brian K. 2007a. "Homology and Homoplasy". En Matthen y Stephens [eds]. 2007. pp. 429-454.
- Hall, Brian K. 2007b. "Homoplasy and homology: Dichotomy or continuum?" *Journal of Human Evolution* 52: 473-479.
- Haffer, Jürgen. 2007. *Ornithology, Evolution, and Philosophy: The Life and Science of Ernst Mayr 1904-2005*. Berlin: Springer-Verlag.
- Hamburger, Viktor. 1980. "Embryology and the Modern Synthesis in Evolutionary Theory". En Mayr y Provine [eds]. 1980, pp. 97-112.
- Hodin, Jason. 2000. "Plasticity and Constraints in Development and Evolution". *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 288: 1-20.
- Huxley, Julian. 1942. *Evolution: The Modern Synthesis*. Londres: Allen and Unwin.
- Hull, David y Ruse, Michael [eds]. 2007. *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kellogg, V. L. 1907. *Darwinism today*. London: G. Bell and Sun.
- Kerr, John G. 1943. "Arthur Willey: 1867-1942". *Obituary Notices of Fellows of the Royal Society* 4 (12): 395-410.
- Lankester, Edwin R. 1870. "On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreement". *The Annals and Magazine of Natural History* 6: 34-43.
- Laubichler, Manfred D. 2007. "Evolutionary Developmental Biology". En Hull y Ruse [eds]. 2007. pp. 342-360.

- Laubichler, Manfred D. y Maienschein, Jane [eds]. 2007. *From Embryology to Evo-Devo: A History of Developmental Evolution*. Cambridge (Massachusetts): MIT Press.
- Laubichler, Manfred D. y Maienschein, Jane [eds]. 2009. *Form and Function in Developmental Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lester, Joseph. 1995. *E. Ray Lankester and the making of modern British biology*. Edited by Peter J. Bowler. Oxford: British Society for the History of Science.
- Love, Alan C. 2007. "Morphological and Paleontological Perspectives for a History of Evo-Devo". En Laubichler y Maienschein [eds]. 2007, pp. 267-307.
- Matthen, Mohan y Stephens, Christopher [eds]. 2007. *Philosophy of Biology. Handbook of the Philosophy of Science*. Amsterdam: Elsevier.
- Mayr, Ernst. 1942. *Systematics and Origin of Species*. Nueva York: Columbia University Press.
- Mayr, Ernst. 1959. "Darwin and the Evolutionary Theory in Biology". En Muggers [ed.]. 1959, pp. 1-10.
- Mayr, Ernst. 1963. *Animals Species and Evolution*. Cambridge (Massachusetts): Harvard University Press.
- Mayr, Ernst. 1980a. "Prologue: Some Thoughts on the History of the Evolutionary Synthesis". En Mayr y Provine. [eds.]. 1980, pp. 1-48.
- Mayr, Ernst. 1980b. "How I Became Darwinian". En Mayr y Provine. [eds.]. 1980, pp. 413-423.
- Mayr, Ernst. 1980c. "G. G. Simpson". En Mayr y Provine. [eds.]. 1980, pp. 452-463
- Mayr, Ernst y Provine, William, B [eds]. 1980. *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Cambridge (Massachusetts) y Londres: Harvard University Press.
- Meggers Betty J. [ed.]. 1959. *Evolution and Anthropology: A centennial appraisal*. Washington: Anthropological Society of Washington.
- Ochoa, Carlos y Barahona, Ana. 2009. *Forma versus función: Historia de la homología y la analogía*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala y Facultad de Ciencias: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Oppenheimer, Jane. 1967. *Essays in the History of Embryology and Biology*. Cambridge (Massachusetts): MIT Press.

- Olson, Everett. 1991. "George Gaylord Simpson, 1902-1984" *Biographical Memoir of the National Academy of Science* 60: 331-353.
- Osborn, Henry F. 1900. "The geological and faunal relations of Europe and America during the Tertiary period and the theory of the successive invasions of an African fauna". *Science* 11 (276): 561-574.
- Osborn, Henry F. 1902. "Homoplasy as a law of latent or potential homology". *The American Naturalist* 36: 259-271.
- Osborn, Henry F. 1905. "The ideas and terms of modern philosophical anatomy". *The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods* 2 (17): 455-458.
- Osborn, Henry F. 1907a. "Evolution as it appears to the paleontologist". *Science* 26 (674): 744-749.
- Osborn, Henry F. 1907b. "Evolution of mammalian molar teeth to and from the triangular type". En *Biological Studies and Addresses Vol. I*. Ed. W.K. Gregory. London: Macmillan.
- Osborn, Henry F. 1908. "The four inseparable factors of Evolution. Theory of their distinct and combined action in the transformation of the Titanotheres, an extinct family of hoofed animals in the order Perissodactyla" *Science* 27 (682): 148-150.
- Osborn, Henry F. 1912. "The continuous origin of certain unit characters as observed by a paleontologist". *The American Naturalist* 46: 249-278.
- Osborn, Henry F. 1916. "The origin and evolution of life on the earth". *The Scientific Monthly* 3 (5): 502-513.
- Osborn, Henry F. 1922. "Orthogenesis as observed from paleontological evidence beginning in the year 1889". *The American Naturalist* 56: 134-143.
- Osborn, Henry F. 1925. "The origin of species II". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 11 (12): 749-752.
- Osborn, Henry F. 1933. "Aristogenesis, the observed order of biomechanical evolution". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 19(7): 699-703.
- Pérez de Laborda, Alfonso. 2001. *La filosofía de Pierre Teilhard de Chardin: La emergencia de un pensamiento transfigurado*. Madrid: Ediciones Encuentro.

- Pigliucci, Massimo. 2007. "Do We Need an Extended Evolutionary Synthesis?". *Evolution* 61(12): 2743-2749.
- Pigliucci, Massimo. 2009. "An Extended Synthesis for Evolutionary Biology". *Annals of the New York Academy of Sciences* 1168: 218-228.
- Pigliucci, Massimo y Müller, Gerd [eds.]. 2010. *Evolution: The Extended Synthesis*. Cambridge (Massachusetts): MIT Press.
- Provine, William B. 1980. "Epilogue". En Mayr y Provine [eds.]. 1980, Pp. 399-411
- Provine, William B. 1986. *Sewall Wright and Evolutionary Biology*. Chicago and London. The University of Chicago Press.
- Rasskin, Diego y De Renzi, Miquel. [eds.]. 2009. *Pere Alberch: The Creative Trajectory o fan Evo-Devo Biologist*. Valencia: Universitat de València e Institut d'Estudis Catalans.
- Reif, Wolf-Ernst. 1986. "The search for a Macroevolutionary Theory in German Paleontology". *Journal of the History of Biology* 19: 79-130.
- Reif, Wolf-Ernst. 1993. "Afterword". En Schindewolf, 1993, pp. 435-453.
- Reif, Wolf-Ernst; Junker Thomas y Hoßfeld, Uwe. 2000. "The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis". *Theory in Biosciences* 119: 41-91.
- Rensch, Bernhard. 1947. *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Stuttgart: F. Enke.
- Richmond, Marsha L. 2007. "The Cell as the Basis for Heredity, Development, and Evolution: Richard Goldschmidt's Program of Physiological Genetics". En Laubichler y Maienschein [eds.]. 2007, pp. 169-211.
- Riedl, Rupert. 1978. *Order in Living Organisms: A Systems Analysis of Evolution*. John Wiley and Sons.
- Russell, Edward S. 1916. *Form and Function: A Contribution to the History of Animal Morphology*. London: John Murray.
- Russell, Power. 2007. "Is convergence more than an analogy? Homoplasy and its implications for macroevolutionary predictability". *Biology and Philosophy* 22: 565-578.
- Saether, Ole. 1979. "Underlying synapomorphies and anagenetic analysis". *Zoologica Scripta* 8: 305-312.
- Schindewolf, Otto. 1940. "Konvergenzen' bei Korallen und Ammoneen". *Fortschritte der Geologie und Paläontologie* 12: 389-492.

- Schindewolf, Otto. 1950. *Grundfragen der Paläontologie*. Stuttgart: E. Schweizerbart.
- Schindewolf, Otto. 1993. *Basic Questions in Paleontology: Geologic Time, Organic Evolution, and Biological Systematics*. Traducción al inglés de Judith Schaefer. Chicago y Londres: University of Chicago Press.
- Scott, William B. 1986. "Paleontology as a morphological discipline". *Science* 4 (85): 177-188.
- Scott, William B. 1891. "On the osteology of Meshippus and Leptomeryx, with observations on the modes and factors of evolution in the mammalia". *Journal of Morphology* 5: 301-406.
- Seilacher, Adolf. 1972. "Otto H. Schindewolf, 7 Juni 1896 – 10 Juni 1971". *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 2: 69-71.
- Shapere, Dudley. 1980. "The Meaning of the Evolutionary Synthesis". En, Mayr y Provine. 1980. [eds.], pp. 388-398.
- Simpson, George G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Nueva York: Columbia University Press.
- Simpson, George G. 1945. "The Principles of Classification and a Classification of Mammals". *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1-350.
- Simpson George G. 1948. "Biographical memoir of William Berryman Scott, 1858-1947". *Biographical Memoir of the National Academy of Science* 25: 175-203.
- Simpson, George G. 1949. *The Meaning of Evolution*. New Haven: Yale University Press.
- Simpson, George G. 1953. *The Major Feature of Evolution*. Nueva York: Columbia University Press.
- Simpson, George G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press.
- Smocovitis, Vassiliki B. 1996. *Unifying Biology*. Princeton: Princeton University Press.
- Wagner, Günter. 1989. "The origin of morphological characters and the biological basis of homology". *Evolution* 43 (6): 1157-1171.

- Whittington, Harry B. 1986. "George Gaylord Simpson: 16 June 1902- 6 October 1984". *Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society* 32: 526-539.
- Willey, Arthur. 1911. *Convergence in evolution*. London: John Murray, Albemarle Street, W.
- Winsor, Mary P. 2003. "Non-essentialist Methods in pre-Darwinian Taxonomy". *Biology and Philosophy* 18: 387-400.
- Wolters, Gereon y Lennox, James, G. [eds.]. 1995. *Concepts, Theories, and Rationality in the Biological Sciences: The Second Pittsburgh-Konstanz Colloquium in the Philosophy of Science*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press.
- Wray, Gregory A. 1999. "Evolutionary dissociations between homologous genes and homologous structures". En Bock y Cardew [eds]. 1999. pp. 189-203.
- Zamora, Juan C. 2005. *Sobre el origen de la teoría de descendencia con modificación*. Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis de Maestría.