



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**MICRO Y MACROEVOLUCIÓN: ANÁLISIS
EPISTEMOLÓGICO COMPARATIVO**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

JAVIER ALEXIS FREGOSO URRUTIA

TUTOR:

DRA. ERÉNDIRA ALVAREZ PÉREZ



CIUDAD DE MÉXICO, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Fregoso

Urrutia

Javier Alexis

55 59 25 06 76

Universidad Nacional Autónoma de

México

Facultad de Ciencias

Biología

311172063

2. Datos del tutor

Dra

Eréndira

Alvarez

Pérez

3. Datos del sinodal 1

Dr

Carlos Alberto

Ochoa

Olmos

4. Datos del sinodal 2

Dra

Lorena del Carmen

Caballero

Coronado

5. Datos del sinodal 3

Dr

Alberto Valdimir

Cachón

Guillén

6. Datos del sinodal 4

M en C

Sergio

González

Mora

7. Datos del trabajo escrito

Micro y macroevolución: análisis epistemológico
comparativo

184 p

2018

Agradecimientos

Agradezco profunda y sinceramente a mis papás, Javier Fregoso Iglesias y Julia Urrutia Bracamontes, por brindarme su apoyo, consejo, optimismo y motivación incesantes; por ser los pilares con los que he logrado cumplir mis metas; por ser mis más grandes ejemplos de rectitud y por tolerar mi nunca fácil carácter.

A mi hermana, Daniela Fregoso Urrutia, por ser mi más grande inspiración científica y ética. Por ser la persona con la que me siento más cómodo para hablar de ñoñeces y estupideces al mismo tiempo. Te admiro enormemente.

A toda mi familia por brindarme su amor y respaldo. En especial a mis tías Cristina, Leticia, Ángeles y Margarita Fregoso Iglesias, por un lado, a mis tías Dolores y María Esther Urrutia Guzmán, por el otro y, finalmente, a mis entrañables abuelas María Eugenia Bracamontes Gracida y Esther Iglesias Robles.

A mis súper amigos; Ana Escalante, Iván Montesinos, Itzel Hernández, Samantha González, Axell Díaz, Daniela González, Karen Fraga y Scarlett Zúñiga. Gracias por ser tan *cool*.

A *los guapos*; Annie, Ingrits, Chava, Sar, Ibrah, Dieguín, Caro, Vane y Ale (miembro extranjera honoraria); y a *la banda*; Itz, Tere, Manu y Stellita con quienes compartí celebraciones y sufrimientos académicos por igual.

Al resto de las maravillosas y brillantes personas, tanto profes como alumnos, con las que tuve la fortuna de encontrarme durante la carrera.

Un agradecimiento particular a los profesores que marcaron profundamente mi formación personal y científica; Juan Briones, Nora Galindo, Carlos Ochoa, Lorena Caballero, Álvaro Chaos, Amadeo Estrada, Vladimir Cachón, Mónica Elias, Sergio González, José León, Juan Manuel Rodríguez, Talía Rosas, Rodrigo Bustillo, Ricardo Noguera, Rosaura Ruiz, Ángeles Cancino, Silvia Torres, Alicia Villela, Rita Arenas, Gabriela Ortiz, Alfonso Vilchis, Fernanda Figueroa, María del Consuelo Bonfil, Mónica del Valle, Silvia Canabal, Josefina Segura y Mercedes Montes.

A mi tutora, Eréndira Alvarez Pérez, por todo el conocimiento transmitido; por las oportunidades, consideraciones y libertades que me brindó tanto en mi formación como filólogo e historiador de la biología evolutiva como en la elaboración de esta tesis; por último, por facilitarme las herramientas para ser un mejor profesionista y persona.

A la coordinación de la biblioteca de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por su trato amable y por proveerme oportunamente del registro bibliotecario sin el cual este trabajo habría sido imposible de realizar.

Finalmente, a la Universidad Nacional Autónoma de México por haberme brindado la gran experiencia de estudiar en ella mi educación media y superior de manera satisfactoria, de las cuales me siento muy orgulloso.

“Por mi raza hablará el espíritu”

“Truth in science is not determined democratically. It does not matter what percentage of the public believes a theory. It must stand or fall on the evidence”

- Michael Shermer, The gradual illumination of the mind

Índice

Introducción	1
Planteamiento del problema	6
Relevancia del tema	10
Preguntas de investigación	12
Objetivos	12
Métodos	13
Estudios previos	14
Capítulo I. La raíz de la controversia sobre el vínculo entre la micro y la macroevolución	22
Capítulo II. Gradualismo vs. saltacionismo	32
Capítulo III. Perspectivas sobre la imperfección del registro geológico	53
Capítulo IV. Evo-devo, jerarquía evolutiva, síntesis extendida y autoorganización: propuestas contemporáneas para la reconciliación de la micro y la macroevolución	78
Capítulo V. Revisión de las definiciones de micro y macroevolución en libros de texto de uso frecuente de la Facultad de Ciencias (UNAM)	108

Capítulo VI. Unidades de análisis para comprender micro y macroevolución	116
VI.I. Unidad de análisis 1: Demarcación taxonómica	118
VI.II. Unidad de análisis 2: Magnitud temporal y velocidad	126
VI.III. Unidad de análisis 3: Magnitud del cambio evolutivo	132
VI.IV. Unidad de análisis 4: Procesos o dinámicas evolutivas asociadas	139
Capítulo VII. Identificación de núcleos conceptuales didácticos a partir de coincidencias en las fuentes consultadas	145
VII.I. Ideas convergentes y controversias	147
VII.II. Hacia una propuesta didáctica	152
Conclusiones	157
Referencias	160
Índice de figuras	176

Introducción

El fenómeno evolutivo suele ser descrito como el principio unificador esencial del resto del conocimiento biológico, por lo que, la evolución, debe ser entonces el eje guía en la enseñanza de las ciencias biológicas.¹

Es cierto que dentro de la comunidad científica existe polémica en torno a la evolución,² no obstante, tal debate no se basa en la disputa de si la evolución biológica realmente ocurre o no, sino que trata sobre las características o detalles acerca del mismo proceso evolutivo, en otras palabras, cómo este se produce.³

La controversia respecto a los procesos que ocasionan el surgimiento de las categorías taxonómicas específicas y supraespecíficas es aún imperante.⁴ Por lo que, el estudio de la evolución usualmente puede ser dividido en dos categorías: microevolución y macroevolución.⁵

El debate acerca del vínculo entre la micro y la macroevolución es largo, complejo y mordaz. Desde su inicio fue el contexto por excelencia que permitió la confrontación de perspectivas presumiblemente antagónicas sobre el fenómeno evolutivo; los fundadores de la Teoría Sintética (Fisher, 1930; Haldane, 1932;

¹Dobzhansky, 1973; Asociación Americana para el Avance de la Ciencia [AAAC], 1993; Fourez, 1994; Consejo Nacional de Investigación [NRC], 1996; Futuyma, 2009; Schilders, *et al.*, 2009; McInerney, 2009; Ruiz, *et al.*, 2012; Sickel & Friedrichsen, 2013.

²Nadelson & Southerland, 2010, p. 152.

³Cf. Academia Nacional de las Ciencias [NAS], 2008; McBride, *et al.*, 2009.

⁴Simpson, 1944; Vasallo, 1995; Simons, 2002; Erwin en Ayala & Arp, 2010.

⁵Hendry & Kinnison, 2001; Catley, 2006; Dodick, 2007; Freeman & Herron, 2007.

Wright, 1932; Dobzhansky, 1937; Huxley, 1942; Mayr, 1942; Simpson, 1953) se decantaron por postular la visión equivalente entre la micro y la macroevolución, a diferencia de los planteamientos que se hicieron llamar saltacionistas (Bateson, 1894; de Vries, 1901; Morgan, 1919; Goldschmidt, 1940; Schindewolf, 1950). A pesar de lo anterior y de que muchos aspectos originales de la polémica han cambiado en la actualidad, la heterogeneidad de explicaciones pervive.⁶

Posiblemente el periodo más acalorado sobre la disputa entre la micro y la macroevolución fue a principios y mediados del siglo XX, durante la etapa de gestación de la Síntesis Moderna. Este debate estuvo dado por aquellos que sostenían que la falta de transición morfológica entre los diferentes grupos taxonómicos se debía a la incompletitud del registro fósil,⁷ pues asumían un patrón de cambio gradual y constante, por lo tanto, para éstos, el vínculo entre la micro y la macroevolución se asentaba únicamente en el principio de la intensificación o combinación de los procesos evolutivos en las poblaciones; mientras que, aquellos que pugnaban que la brecha transicional era un fenómeno legítimo, argumentaban que éste estaba justificado por mecanismos esencialmente diferentes,⁸ tal como los que sustentaron primordialmente Richard Goldschmidt y Otto Schindewolf quienes arguyeron que el surgimiento de nuevas especies y de las categorías taxonómicas supraespecíficas concernía a la emersión de mutaciones a pequeña escala o a diferentes configuraciones cromosómicas durante etapas tempranas del desarrollo embrionario, las cuales podrían desencadenar alteraciones fenotípicas mayúsculas en los organismos, y no a la extrapolación de las causas de la microevolución que

⁶Hendry & Kinnison, 2001; León-Sánchez, s.f.

⁷Cf. De Renzi, 2009.

⁸Simpson, 1944, p. 97.

intuiría el cúmulo de pequeños cambios genéticos durante largos periodos según el modelo sintético.⁹

Históricamente, la polémica entre estos dos fenómenos ha versado en que, según los partidarios de la Síntesis Moderna, la micro y la macroevolución se explican por los mismos procesos.¹⁰ Es decir, para ellos, la diferencia entre estas dos categorías es meramente cuantitativa, pues asumen que el proceso evolutivo es siempre gradual, por lo que consideran que la macroevolución no es más que el resultado de las dinámicas microevolutivas acumuladas y sostenidas a lo largo de periodos geológicos prolongados — argumento conocido como *extrapolación* —; mientras que, los partidarios de la Teoría de los Equilibrios Puntuados y las aproximaciones internalistas de la evolución conciben una estructura jerárquica del proceso evolutivo. Consideran entonces que la micro y la macroevolución son dimensiones evolutivas semi-independientes, las cuales, en consecuencia, pueden intuir mecanismos procesuales exclusivos o emergentes.¹¹

En referencia al escenario contemporáneo del debate entre la micro y la macroevolución en la biología evolutiva, contienen dos modelos teóricos que han promovido la instauración de programas de investigación innovadores en la disciplina y con ello, consecuentemente, postularse como el paradigma explicativo sucesor de la llamada Teoría Evolutiva Estándar.¹²

⁹Cf. Ochoa, 2017.

¹⁰Es necesario aclarar que el aspecto más ríspido del debate está dado por aquellos que defienden las posturas más polarizadas respecto a las diversas teorías y disciplinas que pretenden elucidar el fenómeno evolutivo.

¹¹Meléndez, 1998; Feldman & Weitz, 2001; Makinistian, 2009; Ochoa, 2017.

¹²De acuerdo con Laland, *et al.*, (2014), la Teoría Evolutiva Estándar (TEE) puede ser considerada como la versión actual de la Síntesis Moderna, consolidada entre la década de 1930 y 1940. En este sentido, la TEE conserva en gran medida las mismas asunciones de la Síntesis original: “nueva varia-

En este marco, por un lado, los proponentes y defensores de la llamada Síntesis Evolutiva Extendida critican fuertemente la suficiencia del *gen-centrismo* y el reduccionismo causal que pervive en el modelo evolutivo actual — Teoría Evolutiva Estándar — para dar cuenta adecuadamente de la integridad del fenómeno evolutivo al reconocer la gran influencia que los procesos por los cuales los organismos crecen y se desarrollan tienen en la evolución; por tanto, insisten en ampliar o *extender* el marco teórico del modelo evolutivo vigente para albergar fenómenos tales como la plasticidad fenotípica, las constricciones del desarrollo, la herencia extragenética y la construcción del nicho como mecanismos igualmente responsables de los resultados evolutivos, además de la selección natural y la deriva genética. Por el otro lado, los sustentantes de la Teoría Evolutiva Jerárquica sostienen que la evolución es un fenómeno que ocurre en una multiplicidad de niveles, desde el genético hasta el ecosistémico. En este tenor, divisan un modelo evolutivo constituido por un par de *jerarquías gemelas* interconectadas — la genealógica y la económica o ecológica — en la que los cambios en las dinámicas que se suscitan en una jerarquía dada afectan las dinámicas de la jerarquía contraria. Con base en ello, esta teoría encarna un programa de investigación que apuntala a la unificación efectiva de la micro y la macroevolución bajo un enfoque darwiniano no reduccionista.¹³

Bajo esta línea de pensamiento, el campo de estudio de la macroevolución hoy día se enfoca al estudio de los patrones y procesos asociados al nacimiento, la persistencia y la muerte de las especies como individuos evolutivos. En este sentido, ción surge a través de mutación genética aleatoria; la herencia ocurre a través del DNA; y la selección natural es la única causa de adaptación, el proceso por el cual los organismos se vuelven más aptos a sus ambientes — los cambios que ocurren mientras los organismos crecen y envejecen — son de importancia secundaria, e incluso menor” (Laland, *et al.*, 2014, p. 163).

¹³Laland, *et al.*, 2014; Pievani, en Eldredge, *et al.*, 2016.

los diversos modelos explicativos desde la paleontología, como la Teoría de los Equilibrios Puntuados, la Teoría del Balde de Chapoteo — *Sloshing Bucket Theory* — y la hipótesis de los pulsos de renovación — *turnover pulses* —, son articulados para cimentar la esencia de una estructura evolutiva jerárquica, con procesos operando en un complejo de muchos niveles emergentes anidados; en consecuencia, esta noción se opone al extrapolacionismo que ejerce la Teoría Sintética o Estándar de las dinámicas ubicadas en la dimensión microevolutiva para explicar los patrones observados en la macroevolutiva, pues, a pesar de que se admite como un modelo que se rige por el paradigma darwiniano original, la reciprocidad causal y las propiedades emergentes que intuye para cada nivel de la jerarquía hace imposible la previsibilidad de los fenómenos y patrones que se produzcan en otros niveles.¹⁴

Desde otro ángulo, si bien, la Teoría Sintética de la Evolución, o Teoría Evolutiva Estándar, es la explicación referencial para elucidar el fenómeno evolutivo, misma que asegura dar cuenta tanto de la micro como de la macroevolución en su seno argumentativo, lo cierto es que es usual hallar una falta de acuerdo respecto a la definición de ambos conceptos en la literatura de biología evolutiva¹⁵ debido a las diferentes perspectivas que conviven actualmente dentro de la disciplina en relación con el vínculo entre estas dos dimensiones.

Este problema se agudiza debido a que, a menudo, los libros de texto presentan definiciones simplificadas de conceptos biológicos, ignorando así la exteriorización

¹⁴Lieberman; Umerez, en Eldredge, *et al.*, 2016.

¹⁵Arnold, *et al.*, 2001, p. 9.

de las profundas disputas o disensos que éstos suelen tener entre los científicos sobre su significado exacto.¹⁶

Cualquiera que sea el caso, ambos fenómenos están bien documentados y, por ello, son fundamentales para el entendimiento integral de la evolución biológica.¹⁷

Planteamiento del problema

Aunque para muchos autores la micro y macroevolución están ligadas, la distinción entre estos dos fenómenos suele ser vaga, confusa y cambiante, ajustándose continuamente en función a nueva evidencia, diferentes organismos, y situaciones o condiciones particulares.¹⁸

En contraste, fue gracias a la consolidación epistemológica de la Teoría Sintética por parte de la comunidad científica a partir del siglo XX, que la microevolución — generalmente entendida a la luz de este modelo como la evolución de las especies en el corto plazo a través de cambios genéticos ocurridos en las poblaciones — cobró gran relevancia y atención en la mayoría de los planes de estudio sobre biología, en los cuales, por consiguiente, se ha relegado la evolución de las categorías taxonómicas supraespecíficas o, la llamada macroevolución.¹⁹

¹⁶Van Dijk & Reydon, 2010, p. 657.

¹⁷Novick & Catley, 2012, p. 2680.

¹⁸Hendry & Kinnison, 2001; Simons, 2002; Novick, *et al.*, 2014.

¹⁹Catley, 2006; Dodick, 2007; Nadelson & Southerland, 2010; Folguera, 2011; Novick, *et al.*, 2014.

La controversia epistemológica asociada a los fenómenos micro y macroevolutivos que mayormente es exhibida, tanto en las obras de divulgación como en la literatura especializada, reside en las siguientes cuestiones:

- 1) El desacuerdo entre los diversos autores e investigadores respecto a considerar o no la formación de nuevas especies como micro o macroevolución. Pues mientras para algunos evolucionistas el surgimiento de especies es juzgado como el resultado de procesos microevolutivos, otros arguyen que la microevolución se limita a dar cuenta de las subespecies y variedades, en consecuencia, el surgimiento de nuevas especies y los taxones supraespecíficos atañen al estudio de la macroevolución.
- 2) La dimensión de tiempo de estos procesos. Tradicionalmente, bajo el modelo sintético, los productos de los procesos microevolutivos suelen considerarse como resultados en el *corto plazo*, mientras que, aquellos reconocidos en la dimensión macroevolutiva son estimados en el *largo plazo*,²⁰ esto debido a la visión gradualista de la Teoría Sintética. No obstante, para algunas perspectivas heterodoxas de la evolución, el surgimiento de las categorías taxonómicas supraespecíficas es fruto de procesos con un impacto fenotípico cuasi-inmediato.
- 3) Las dinámicas evolutivas asociadas a cada fenómeno. Frente a la Síntesis Evolutiva, los procesos involucrados en ambas dimensiones son básicamente los mismos: mutación, selección natural, deriva genética y flujo genético — actuando al interior de las poblaciones —. Sin embargo, actual-

²⁰Erwin, 2000, p. 79.

mente las propuestas teóricas en boga y disciplinas modernas dentro de la biología evolutiva — la Síntesis Extendida, la Teoría Jerárquica y la biología de sistemas — sustentan, bajo un enfoque más pluralista, mecanismos suplementarios a los reconocidos por la Teoría Estándar, tal como la plasticidad fenotípica, la canalización del desarrollo, la construcción de nicho, la herencia epigenética, la selección de especies, la selección multinivel, la selección interna,²¹ la dinámica de la causalidad recíproca que esgrime el modelo jerárquico y, en un sentido parcial, la autoorganización.²²

En el terreno de la didáctica, las imprecisiones conceptuales, así como las controversias que existen en el seno de la biología evolutiva están frecuentemente asociadas a dificultades en la enseñanza y el aprendizaje de esta disciplina. De igual modo, a partir de considerar la enseñanza de la evolución biológica como un tema fundamental, el reflexionar y sugerir soluciones a los problemas asociados a ésta, se vuelven acciones necesarias.²³

Alvarez-Pérez (2015) remata el argumento anterior al señalar que las imprecisiones y polémicas de la ciencia erudita suelen verse amplificadas en la enseñanza y el aprendizaje de la disciplina en cuestión.

²¹Concepto que describe los cambios morfológicos asociados a la aptitud de los organismos, los cuales, únicamente responden a la disposición, coordinación y congruencia interna de las partes que los constituyen dados los principios ontogenéticos particulares que rigen su desarrollo (Cf. Caponi, 2008).

²²Considerada como un agente organizador del cambio evolutivo, capaz de generar por sí mismo propiedades emergentes suficientemente coherentes, como resultado de la interacción entre los elementos que componen un sistema biológico sin la participación de factores externos al organismo ni previamente codificados de manera directa en su material genético (Cf. Camazine, 2003).

²³Cf. Ruiz, *et al.*, 2012.

Desde otra arista, los libros de texto representan una herramienta didáctica fundamental en el proceso de enseñanza-aprendizaje, pues, en muchas ocasiones, son los únicos medios a través de los cuales los profesores se basan para preparar sus clases, además de estimarlos como materiales con un alto grado de fiabilidad, por lo que es común que los docentes los recomienden a sus alumnos como lecturas centrales para sus cursos. No obstante, no se considera el hecho de que las grandes empresas editoriales, en su mayoría, son renuentes a dotar sus obras de una actualización en su contenido, pues parecen sopesar que con esta omisión tendrán asegurada la aceptación del profesorado, el cual también está poco inclinado a renovarse.²⁴

Otro factor importante que considerar en la problemática ya planteada es que algunos de los textos de uso frecuente, desde nivel universitario hasta el básico, presentan un panorama incorrecto y/o incompleto del fenómeno evolutivo. En consecuencia, parece imperativo y valioso realizar una profunda revisión del contenido de todos los libros de texto que permita una selección eficaz de los recursos didácticos que realmente merezcan serlo frente al estado actual de la ciencia,²⁵ y generar los que hagan falta.

Es en virtud de lo anterior que la epistemología²⁶ cobra gran relevancia en la didáctica de la disciplina a enseñar, pues es la herramienta primordial para hacer precisiones conceptuales y señalar polémicas. La también llamada epistemología

²⁴Cf. Hillis, 2007.

²⁵Alfonsi, *et al.*, 2013, p. 9.

²⁶El concepto de “epistemología” que en esta tesis se emplea y en el que se sustenta el análisis comparativo es el de la herramienta filosófica que se orienta a la indagación y la crítica de los fundamentos sobre los cuales se cimienta la creación del conocimiento.

científica suele considerarse como el agente regulador del conocimiento científico, pues se aboca a apuntalar la rigurosidad de este tipo de conocimiento.²⁷

En esta tesis se realizó un análisis epistemológico con intención didáctica sobre los conceptos de micro y macroevolución y se apuntalaron propuestas de enseñanza y aprendizaje cuya edificación se basa en dicho análisis.

Relevancia del tema

En tanto el debate de estos fenómenos esté vigente en el seno de la biología evolutiva, esclarecer los conceptos de micro y macroevolución, precisar los modelos disponibles para explicar los fenómenos asociados a éstos y ubicar el centro de la controversia, es necesario en la formación del pensamiento evolutivo contemporáneo.

Si en la disciplina a enseñar hay debates e imprecisiones, y a los alumnos se les enseñan contenidos en los que se muestra una ciencia acabada y sin problemas, éstos tendrán una idea distorsionada de la disciplina y del quehacer científico.

En contraste, si en la enseñanza se encara el debate, los alumnos estarán en condiciones de entender cuál es la naturaleza de la ciencia que están aprendiendo.²⁸ En consecuencia, en esta tesis se propone plantear el debate y hacer precisiones conceptuales que orienten la comprensión de estos conceptos.

²⁷Cf. Gianella, 1986.

²⁸Cf. Nadelson, 2009.

En la investigación en didáctica de biología evolutiva la problemática identificada en torno a estos dos fenómenos se limita únicamente a la dimensión temporal: el corto y el largo plazo.²⁹

En este contexto, Nadelson y Southerland (2010) estimaron que, los estudiantes visualizan inherentemente a la micro y a la macroevolución como procesos de cierta manera diferentes en lo que a la temporalidad concierne, por tanto, juzgan que la insistencia en la distinción entre ambos conceptos es instrumental y esencial en los esfuerzos para describir el cómo las personas llegan a entender y aceptar la evolución, conocimiento que resultaría de suma valía para la generación de estrategias de enseñanza-aprendizaje innovadoras y más eficientes sobre el fenómeno evolutivo.

Si bien, el argumento anterior pretende respaldar el mantenimiento de la distinción entre estas dos categorías en perjuicio de las posturas que buscan su dilución, dada su naturaleza nebulosa, ciertamente sólo reconoce una de las tres controversias puntualizadas en esta tesis.

En todo caso, la decisión por preservar la enseñanza de ambos fenómenos no debe recaer en términos pedagógicos ni psicológicos, sino en la esencia misma del vivaz debate que perdura en la disciplina, el cual refleja parte de la vitalidad de la biología evolutiva en su tarea científica.

Finalmente, las discusiones en la historia y filosofía de la ciencia que abordan la comparación entre los diversos significados que han tenido los diferentes términos científicos a lo largo de la historia y los significados actuales, son de gran importan-

²⁹Véase Alters & Alters, 2001; Scott, 2005; Nadelson & Southerland, 2010; Sickel & Friedrichsen, 2013.

cia para la educación, ya que, en primer lugar, ayudan a obtener una mayor claridad acerca del porqué algunas concepciones de los alumnos distan de los modelos y los conceptos científicos sobre este tema y, a la vez, precisan el contexto científico en el que los términos que poseen significados múltiples son o no son apropiados.³⁰

Por otra parte, el robustecer las bases conceptuales para explicar estos fenómenos a través de su puntualización, análisis y comparación, abona al avance filosófico de la biología evolutiva.

Preguntas de investigación

¿Cuáles son los modelos explicativos de los fenómenos micro y macroevolutivos?

¿Cuáles son los debates actuales sobre la micro y la macroevolución?

¿Cuál es la perspectiva epistémica en textos de uso frecuente respecto a los modelos para explicar la micro y la macroevolución?

Objetivos

- Esclarecer los conceptos de micro y macroevolución.
- Precisar los modelos que explican los fenómenos micro y macroevolutivos.
- Ubicar los debates teóricos que hay en la biología evolutiva sobre la micro y la macroevolución.
- Perfilar una propuesta didáctica sobre micro y macroevolución.

³⁰Van Dijk & Reydon, 2010, p. 657.

Métodos

La premisa de esta tesis estribó en la existencia de una falta acuerdo y precisión tanto en las definiciones como en los modelos explicativos de micro y macroevolución en la literatura de biología evolutiva escolar y académica.

Por tal motivo, se consideró realizar un estudio comparativo con enfoque epistemológico entre diversas obras especializadas en la enseñanza de esta disciplina, así como trabajos abocados al abordaje de la problemática entre ambos fenómenos con el fin de hallar consensos y disensos que permitiesen puntualizar y caracterizar el debate que perdura en la actualidad en torno a la micro y la macroevolución. Finalmente, utilizar la información obtenida de dicho análisis como el punto de partida para evaluar la pertinencia del mantenimiento de esta terminología y, perfilar, en consecuencia, una propuesta didáctica sobre estos dos conceptos para educación universitaria.

En atención al planteamiento de los objetivos previos, se optó por la identificación de las 10 obras de uso frecuente sobre biología evolutiva — el cual es un criterio útil desde la metodología de la investigación en didáctica de las ciencias pues contempla los recursos didácticos que tienen un mayor impacto entre los estudiantes — disponibles en la biblioteca de la Facultad de Ciencias (UNAM) en un periodo reciente de cinco años — de diciembre de 2010 a enero de 2016 —. En un segundo momento, se realizó la búsqueda de literatura académica especializada en el abordaje de la polémica entre la micro y la macroevolución de manera explícita para contrastarse entre sí.

A continuación, se procedió con la extracción de citas textuales sobre micro y macroevolución en la literatura seleccionada.

La información sustraída de las citas textuales se clasificó en cuatro unidades prácticas de análisis: (1) Demarcación taxonómica, (2) Magnitud temporal y velocidad, (3) Magnitud del cambio evolutivo y (4) Procesos o dinámicas evolutivas asociadas.

Con base en los resultados producto del análisis de las citas textuales, se precisaron los acuerdos y disensos en torno a estos dos conceptos entre los diferentes autores involucrados en el estudio con los cuales se generaron los núcleos conceptuales respectivos a microevolución y macroevolución.

Finalmente, se crearon esquemas y recursos didácticos derivados de esta investigación que ilustraran la polémica y auxiliaran en la enseñanza de estos dos conceptos.

Estudios previos

Múltiples autores han dedicado sus trabajos, al menos en parte, a realizar un compendio historiográfico de las diferentes propuestas teóricas y perspectivas en torno al vigoroso debate entre la micro y la macroevolución.³¹

En una primera instancia, Hendry y Kinnison (2001) desarrollaron un breve análisis de la polémica entre la micro y macroevolución en la que resumieron el esta-

³¹Véase Bock, 1970; Stanley & Freeman, 1980; Stanley, 1981; Mayr, 1982; Sober, 1982; Harrison, 1982; Ayala, 1982; Benton, 1985; Depew, 1986; Gould, 1994; Fitch & Ayala, 1994; Vasallo, 1995; Jablonski, 2000; Erwin, 2000; Lyman & O'Brien, 2001; Hendry & Kinnison, 2001; Simons, 2002; Vergara-Silva, 2002; Kutschera & Niklas, 2004; Grantham, 2007; Eldredge, 2008; De Renzi, 2009; Folguera, 2010.

do de la controversia mediante el planteamiento de los argumentos antagónicos de un par de autores:

Un enfoque microevolutivo equivale al estudio de la ‘macroevolución en acción’ (Schulter, 2000, p. 8) y ‘...los fenómenos evolutivos a gran escala no pueden ser entendidos solamente en las bases de la extrapolación de los procesos observados en el nivel de las poblaciones modernas y las especies’ (Carroll, 2000).³²

Posteriormente, estos mismos autores hicieron un esfuerzo por recapitular las diversas soluciones que algunos investigadores han propuesto en su intento por reconciliar a la micro y a la macroevolución:

Un acercamiento es usar los modelos teóricos para preguntar cómo los procesos microevolutivos pueden generar grandes cambios morfológicos (ej. Kirkpatrick, 1982; Lynch, 1990; Hansen & Martins, 1996) o aislamiento reproductivo (ej. Orr & Orr, 1996; Kondrashov & Kondrashov, 1999; Gavrilets, 2000). Otro acercamiento es preguntar si los ritmos de la evolución en poblaciones contemporáneas son consistentes con los ritmos en el registro fósil (ej. Losos, Warheit & Schoener, 1997; Reznick, *et al.*, 1997). Uno también puede probar si la divergencia entre especies es consistente con los patrones de variación genética dentro de las especies (Schulter, 1996), y si los procesos microevolutivos son responsables del aislamiento reproductivo en sistemas naturales (Schulter, 2000).³³

Erwin (2000) y Jablonski (2000) hicieron lo propio al recabar y exponer de manera sintética las diferentes consideraciones y teorías planteadas por diversos autores a lo largo de la historia del debate entre estos dos fenómenos, en las que se ha pretendido abogar por la independencia disciplinar y fenomenológica de la

³²Hendry & Kinnison, 2001, p. 5.

³³*Ibidem.*

macroevolución en favor de una visión jerárquica del fenómeno evolutivo ante la sólida evidencia proveniente de campos como la paleontología y la biología evolucionaria del desarrollo.

Por un lado, Erwin (2000) afirma que es completamente factible el hecho de que algunos patrones asociados con la dimensión macroevolutiva pueden describirse como productos de dinámicas microevolutivas bajo el clásico enfoque gradualista; no obstante, también agrega que la evidencia que documenta discontinuidades en las diferentes escalas taxonómicas debe ser considerada seriamente en las discusiones en torno a la cuestión de cómo se produce la evolución, pues apunta a la existencia de una estructura evolutiva jerárquica, la cual dificultaría, frenaría e incluso contrarrestaría los efectos de la microevolución.

Es respecto al punto anterior que este autor señala:

Mucha de la discusión se ha enfocado en el patrón, en vez del proceso. Aún las grandes oportunidades para el progreso en la macroevolución pueden venir desde la biología comparativa del desarrollo (Gillbert, et al, 1996). Aquí las preguntas van desde si la participación del desarrollo en la especiación es distinta del cambio evolutivo adaptativo intraespecífico, a la relación entre los grandes cambios morfológicos y la evolución del control genético del desarrollo.³⁴

Mientras Jablonski (2000), asegura que el gran desafío para la biología evolutiva, en vista de que todas las propuestas teóricas que consideran el tiempo y el modo del proceso evolutivo han sido efectivamente certificadas en las transiciones de especies fósiles, es generar los métodos que permitan una evaluación adecuada de la frecuencia virtual de los diferentes patrones inferidos,

³⁴Erwin, 2000, p. 82.

así como probar la influencia de los factores internos y externos sobre el desarrollo de los rasgos biológicos. Es en este sentido que Jablonski expresa una complementariedad de los procesos micro y macroevolutivos en detrimento de una postura de exclusión mutua.

Por su parte, Folguera (2010) realizó un trabajo similar en el que estudió y comparó, bajo una perspectiva histórico-filosófica, las diversas posturas sobre el vínculo entre la micro y la macroevolución de cinco notables evolucionistas e investigadores de la Teoría Sintética — Dobzhansky (1900-1975), Wright (1889-1988), Simpson (1902-1984), Mayr (1904-2005) y Ayala (1934) —.

En dicho trabajo Folguera refiere que, es debido a las incompatibilidades metodológicas y fenoménicas de la paleontología respecto a las relaciones disciplinares constituyentes de la Síntesis — formuladas bajo la influencia de la genética de poblaciones — que este campo de estudio fue demeritado como disciplina expositora de los fenómenos macroevolutivos, los cuales debieran ser analizados a través de los mecanismos propios de la microevolución; en consecuencia, se practicó una extrapolación de los mecanismos identificados en el contexto microevolutivo hacia la macroevolución. Es de este modo que, *en lo relativo a la relación entre macroevolución y la microevolución, podemos observar que no se trataba (ni se trata actualmente) de un debate de reducción teórica, sino más bien parece tratarse del problema derivado de la ausencia de formulaciones teóricas para explicar procesos evolutivos en los niveles superiores al poblacional.*³⁵

Finalmente, los trabajos que abordan la problemática sobre la relación entre la micro y la macroevolución bajo un enfoque didáctico son escasos y, como se men-

³⁵Folguera, 2010, pp. 291-292; cursivas mías.

cionó con anterioridad, centran sus investigaciones únicamente en la controversia temporal de este debate:

Primeramente, Nadelson y Southerland (2010) reconocen que a pesar de los beneficios que han tenido los esfuerzos por intensificar el énfasis en la evolución biológica por parte de los desarrolladores de los estándares científicos dentro de los programas de estudio de educación básica — K-12 — en los Estados Unidos, existe un desequilibrio curricular entre los temas asociados a la enseñanza de la micro y la macroevolución, en los que suele predominar el microevolutivo — ej. selección natural, deriva genética, etc. —. No obstante, estos investigadores aciertan que actualmente muchas de las preguntas fundamentales del público respecto a la evolución competen actualmente a los cambios macroevolutivos, por lo que consideran que ampliar la educación sobre este campo de estudio es imperioso.

Bajo esta premisa, el objetivo de estos autores fue el desarrollo y la evaluación psicométrica de la *Medida de Entendimiento de la Macroevolución (MUM)*, por sus siglas en inglés, la cual se concibió como un instrumento de valoración de la comprensión universitaria de pregrado sobre la descripción científica de este fenómeno para diagnosticar la eficiencia de los programas de estudio respecto a los objetivos pedagógicos sobre el fenómeno evolutivo, en un intento por ampliar el interés en relación con la enseñanza de la macroevolución.

El estudio sugirió que existen diferencias individuales de aceptación y entendimiento entre la microevolución, en términos del corto plazo, y la macroevolución, en términos del largo plazo. Además, Nadelson y Southerland señalaron que este escenario está asociado con una tendencia en los estudiantes

a aceptar a la microevolución como una explicación científica válida, mientras que se rechazan algunos aspectos propios de la macroevolución.

Por su parte, Novick y Catley (2012) se abocaron a evidenciar las fallas metodológicas del modelo de evaluación *MUM* generado por Nadelson y Southerland, así como a plantear modificaciones a dicho instrumento que contribuyeran a optimizar su efectividad.

Estos autores argumentaron que, la enseñanza de la macroevolución en estudiantes universitarios y de bachillerato está usualmente repleta de explicaciones confusas y vagas debido a que los resultados asociados a este fenómeno se relacionan con la visión acumulativa de los procesos vinculados a la microevolución, los cuales ocurren dentro de las poblaciones a través del tiempo.

En atención a este alegato, dichos investigadores se dedicaron a la búsqueda de los enfoques más afortunados para centrar el entendimiento y enseñanza sobre la macroevolución y, de esta manera, complementar el encauzamiento en el que el *MUM* fue concebido originalmente, que consistía en: el tiempo profundo, la clasificación, la especiación, los fósiles y la naturaleza de la ciencia. Las nuevas unidades planteadas por Novick y Catley fueron la filogenia y el cladismo, los cuales, según estos autores, son de suma utilidad pues albergan la noción del surgimiento tanto de las especies como de las categorías taxonómicas de mayor inclusión, además de esbozar las relaciones evolutivas entre todas estas.

Por último, Novick, *et al.* (2014) se orientaron a demostrar que la instrucción sobre la selección natural, la cual constituye el principal foco de atención en lo que

a la enseñanza de la biología evolutiva en el bachillerato e introductorio universitario en los Estados Unidos, es insuficiente para promover las habilidades asociadas al llamado pensamiento de árbol — *tree-thinking* —, es decir, aquel raciocinio que aloja la concepción de la biodiversidad a través de las diferentes categorías taxonómicas.

Bajo esta línea de pensamiento, estos autores arguyeron que los árboles filogenéticos son modelos macroevolutivos que compendian las diversas hipótesis científicas en torno a los patrones de relaciones evolutivas, así como la evidencia histórica que apoya dichos patrones. Por lo tanto, el *pensamiento de árbol* compete al campo de la macroevolución y es una perspectiva fundamental para suplementar la enseñanza de la evolución.

En conclusión, con esta investigación, los autores constataron a través de una herramienta evaluativa, la hipótesis respecto a que la instrucción basada únicamente en la microevolución no es una sólida garantía para favorecer del *pensamiento de árbol* en los estudiantes de preparatoria y educación universitaria, y que, en consecuencia, el adiestramiento tanto en la generación como en la interpretación de cladogramas es imprescindible.

Pese a la existencia de diversos trabajos que se orientan a cómo enseñar biología evolutiva en consideración de los diferentes obstáculos epistemológicos, así como de las pre-concepciones sostenidas tanto por alumnos como por docentes,³⁶ lo cierto es que hasta el momento no parece reportarse un estudio en el

³⁶Véase Hofmann & Weber, 2003; González-Galli, 2005; Sinatra, *et al.*, 2008; Richards, 2008; Smith, 2009; Nadelson, 2009; Schilders, *et al.*, 2009; McInerney, 2009; Smith, 2010; Araujo-Llamas & Roa-Acosta, 2011; Folguera y Galli, 2012; Ruiz-Gutiérrez, *et al.*, 2012; Alfonsi, *et al.*, 2013; Sickel & Friedrichsen, 2013; Rodrigues-da Silva, *et al.*, 2014; Yates & Marek, 2014; Großschedl, *et al.*, 2014; Alvarez-Pérez & Ruiz-Gutiérrez, 2015.

que se priorice la distinción, puntualización conceptual y debate teórico entre la micro y la macroevolución para su posterior transposición didáctica en educación universitaria, los cuales son los objetivos que ambiciona alcanzar esta tesis.

Con el propósito de esclarecer la historia de la polémica que persiste en relación con los fenómenos de la micro y la macroevolución en la biología evolutiva, desde su origen hasta la contemporaneidad, a continuación, se presentan los siguientes cuatro capítulos. En el primero se remonta al *nacimiento* de ambos conceptos, así como al enfrentamiento de las posturas que motivaron la controversia. En el segundo se exponen los fundamentos filosóficos sobre los cuales se edificaron las perspectivas que propiciaron el enfrentamiento teórico que polemiza el vínculo entre la micro y la macroevolución hoy día. En el tercero se recapitulan las interpretaciones de diversos autores sobre los patrones de cambio exhibidos en el registro fósil, así como algunos mecanismos desde la paleontología que buscaron desvincular a la macroevolución de las dinámicas microevolutivas. Por último, en el cuarto se muestran y exploran las diferentes disciplinas y modelos vanguardistas que plantean un panorama innovador acerca del fenómeno evolutivo en contraste con la Teoría Sintética.

La raíz de la controversia sobre el vínculo entre la micro y la macroevolución

Dobzhansky (1937) introdujo la macroevolución al evolucionismo del habla inglesa pero decisivamente rechazó cualquier discontinuidad entre la micro y la macroevolución.

-Erwin, 2000

El primer científico en acuñar las expresiones *microevolución*³⁷ y *macroevolución* bajo un enfoque evolutivo pleno fue el embriólogo comparativo, entomólogo y genetista ruso Yuri Filipchenko³⁸ (1882-1930) en su obra de 1927 *Variabilität und variation* (Variabilidad y variación). Filipchenko precisó a la evolución que ocurre al interior de las especies, así como a la formación de *Jordanones* — razas y subespecies — y *Linneones* — especies — como microevolución; mientras que, la evolución sobre el nivel de las especies,³⁹ es decir, la formación de géneros y taxones de mayor inclusión — familias, órdenes, clases y phyla — la denominó macroevolución.⁴⁰

³⁷En 1909 el botánico estadounidense Robert Greenleaf Leavitt fue la primera persona en emplear el término *microevolución* en un artículo de la revista *Botanical Gazette*. En dicho trabajo, Greenleaf invocó a la microevolución para referirse a lo que él mismo llamó el “misterio” de *cómo la falta de forma da lugar a la forma*, en un claro contexto de desarrollo embrionario.

³⁸A veces escrito como Iurii Filipchenko o Yuri Philiptschenko.

³⁹En la literatura especializada es frecuente hallar definiciones sobre macroevolución tales como la formación de grupos taxonómicos “superiores” o, la evolución “sobre”, “por encima” o “arriba” del nivel de especie. Para evitar términos que evocan la idea de organismos o especies superiores e inferiores, en esta tesis se optó por referirse a categorías taxonómicas supraespecíficas o de mayor inclusión que el de especie para señalar a lo que se refieren estas explicaciones.

⁴⁰Alexandrov en Adams, 1994, p. 52.

Para este autor la microevolución estaba regida por la selección natural de rasgos cuya herencia podía ser dilucidada en términos de la genética mendeliana, mientras la macroevolución estaba puramente guiada de manera interna y basada en la variabilidad de la herencia citoplasmática no genética.⁴¹

Filipchenko nunca consideró a la especiación como el problema central de la evolución. En su opinión, la especiación era el mismo proceso gradual de diferenciación de grupos como cualquier otro cambio microevolutivo, regido por la selección natural, *en primer lugar los biotipos, luego los Jordanones y, finalmente, las nuevas especies o Linneones*. Para él, la distinción entre las especies linneanas y los *jordanones* era sólo cuantitativa.⁴²

Este autor planteó una relación entre su explicación de la variación y el problema de la macroevolución afirmando que las pequeñas mutaciones *escalonadas* podían acumularse para transformar a los *Jordanones* y que los *Jordanones* que forman una especie linneana, geográficamente separada, pueden ser transformados para producir especies distintas. No obstante, él fue en el refuerzo de algunos argumentos en contra del principio de divergencia de los caracteres de Darwin, manifestando su propia postura como sigue: “Nos parece muy probable que el origen de los caracteres [que diferencian las] categorías sistemáticas superiores [requiere] algunos otros factores que el origen de las unidades taxonómicas inferiores” (p. 91). Dos páginas después él especula contra Morgan que, “los caracteres genéricos, como aquellos del primer estado del desarrollo del huevo, y

⁴¹*Ibidem*.

⁴²*Ibidem*, p. 53.

también aquellos de las categorías sistemáticas superiores, están determinados, no por el núcleo, sino por el citoplasma” (p. 93).⁴³

Filipchenko fue partidario de un tipo de autogénesis,⁴⁴ postura que lo obligó a negar que la variación dentro de las poblaciones fuese la responsable de explicar las diferencias entre los taxones supraespecíficos. Por tanto, éste distinguió a la micro y a la macroevolución como niveles evolutivos independientes. Tal visión es consolidada cuando Filipchenko expone: “la genética contemporánea remueve el velo de la evolución de los biotipos, *Jordanones* y *Linneones*, pero no de la evolución de las categorías sistemáticas superiores” (p. 93).⁴⁵

Los orígenes y muchos de los fundamentos que caracterizan a la actual Teoría Sintética de la Evolución, pueden ser rastreados hasta la obra de Theodosius Dobzhansky *Genetics and the origin of species* publicada en 1937.⁴⁶ En dicho trabajo, Dobzhansky introduce por primera vez los términos de *microevolución* y *macroevolución* al inglés y a la biología evolutiva estadounidense.⁴⁷

Dobzhansky, en contraposición de su amigo y mentor Yuri Filipchenko — de quien claramente heredó ambos términos —, no concibió una diferencia entre los procesos que darían origen tanto a la dimensión microevolutiva como a la

⁴³Burian en Adams, 1994, pp. 133-134.

⁴⁴Corriente filosófica ubicada en los campos de la biología y la medicina, la cual afirma que tanto la filogenia como la ontogenia son producto exclusivamente de factores internos de los organismos.

⁴⁵*Ibidem*, p. 132.

⁴⁶Ayala, 1982, p. 275.

⁴⁷Erwin, 2000, p. 79.

macroevolutiva, las cuales, serían causadas por la mutación, la selección natural, la deriva genética y el flujo genético.⁴⁸

Las palabras “microevolución” y “macroevolución” son términos relativos, y tienen sólo un significado descriptivo; éstos no implican ninguna diferencia en las agencias causales adyacentes.⁴⁹

Se piensa que las dos cuestiones que más competieron al trabajo de Dobzhansky cuando emigró de Rusia a los Estados Unidos en 1927 fueron, en primer lugar, las causas de la variación en las poblaciones y, por último, la relación entre la micro y la macroevolución. Ambos aspectos se unieron en una pregunta vinculatoria consistente en: ¿las causas de la variación dentro de las poblaciones son las mismas que las causas de la variación entre las poblaciones, entre las especies, y entre los taxones superiores?⁵⁰

De regreso con Filipchenko, éste, en su libro *Variabilidad y variación* hace tres distinciones cruciales útiles para entender la postura que posteriormente tomaría Dobzhansky respecto al vínculo entre la micro y macroevolución. Estas distinciones son: 1) la variación como una condición [*Variabilität*] versus la variación como un proceso [*Variation*]; 2) la variación individual versus la variación grupal; y 3) estática versus dinámica. Para Filipchenko estas tres distinciones sólo podían ser divisadas y analizadas en o debajo del nivel especie.⁵¹

⁴⁸Adams, 1994; Erwin, 2000.

⁴⁹Dobzhansky, 1951, p. 17.

⁵⁰Burian en Adams, 1994, p. 132.

⁵¹*Ibidem*, p. 133.

En este sentido no vamos más allá..., que es (no) más allá de las especies, pues sostenemos que hay que entender por variabilidad [*Veränderlichkeit*] la desigualdad o diversidad de individuos o grupos de individuos dentro de los límites de una especie, de modo que los límites de las especies son al mismo tiempo los límites naturales de la variación.⁵²

Para Filipchenko tales distinciones justificaron la división del estudio de la variación en relación con la evolución en términos de la estática y la dinámica. La primera se ocuparía del análisis de la variación en los individuos — normas de reacción, respuestas a la variación ambiental, etc. — y en los grupos — diferencias entre grupos en las distribuciones de caracteres de todos los tipos, incluyendo sus extremos y medios — sobre rangos específicos de ambientes. Bajo el principio de que la estática se refiere a la variación como una condición, sus resultados no versan sobre la heredabilidad de esa variación y, por lo tanto, no revelan su significado evolutivo. Por el contrario, la heredabilidad, así como sus consecuencias en relación con la selección, el tamaño de la población, etc., es estudiada por la dinámica. El estudio de la dinámica de la variación dentro de las especies requiere de métodos completamente diferentes que aquellos de la estática, incluyendo los métodos de la llamada *genética de poblaciones*. Por tanto, esta sería la dimensión en la que las leyes de Mendel tuvieran sentido explicativo.⁵³ En palabras del mismo Filipchenko, la dinámica aborda “el proceso evolutivo en sentido estricto” (p. 14) – la *fisiología de las poblaciones* y la fijación de las diferencias entre las poblaciones.⁵⁴

⁵²Filipchenko, 1927, p. 15, citado en Adams, 1994, p. 133.

⁵³*Ibidem*.

⁵⁴*Ibidem*, p. 134.

Es precisamente esta perspectiva sobre el abordaje del estudio de la variación respecto al fenómeno evolutivo la que encajó de manera íntima con la postura que Dobzhansky asumía acerca de la extrapolación de los procesos microevolutivos para atender los problemas asociados con la macroevolución.⁵⁵

El estudio de los mecanismos de la evolución está dentro de la provincia de la genética de poblaciones.⁵⁶

Premisa que remata de la siguiente manera:

La experiencia muestra, sin embargo, que no hay camino hacia la comprensión de los mecanismos de los cambios macroevolutivos, los cuales requieren tiempo en escalas geológicas, que no sea a través de la comprensión de los procesos microevolutivos observables dentro del lapso de tiempo de una vida humana, usualmente controlados por la voluntad del hombre, y algunas veces reproducibles en los experimentos de laboratorio.⁵⁷

La contundente declaración de Dobzhansky debe ser contextualizada. Cuando éste escribió sobre las discusiones de los patrones de la gran escala en evolución, a menudo evocó tanto al macromutacionismo y/o a la ortogénesis⁵⁸ cada uno de los cuales rechazó el predominio de la selección natural en el cambio evolutivo. Dobzhansky se preocupó principalmente por consolidar un acercamiento riguroso y experimentalmente tratable del estudio de la evolución con la selección natural

⁵⁵*Ibidem.*

⁵⁶Dobzhansky, 1951, p. 16.

⁵⁷*Ibidem.*

⁵⁸*Cf.* Erwin en Ayala & Arp, 2010.

como el núcleo de los estudios que derivaran de esta aproximación. En consecuencia, él rechazó cualquier proceso macroevolutivo único que no involucrara a la selección natural, ya que ni la macromutación ni la ortogénesis fueron apoyadas por las investigaciones experimentales de la época, y ninguna otra teoría del proceso macroevolutivo había sido propuesta, así que, Dobzhansky, arguyó que el énfasis debería ser colocado en los procesos microevolutivos que fueron sujetos de estudios experimentales.⁵⁹

En todo caso, se podría especular que la razón por la cual Dobzhansky defendió los argumentos a favor de la continuidad de los procesos evolutivos en todas las escalas taxonómicas fue debida, en parte, a su afán de superar las objeciones de Filipchenko acerca de la perspectiva extrapolacionista referente al vínculo entre la micro y la macroevolución sostenida por el Neo-Darwinismo.⁶⁰ Para Dobzhansky, la superación de tales objeciones pudo ser muy bien justificada al centrar sus estudios en los modelos matemáticos de la genética de poblaciones, la cual, por naturaleza, no enfatiza las consideraciones respecto al origen de la variación tanto en los individuos como en las poblaciones.⁶¹

Dobzhansky, en las dos ediciones de su libro *Genética y el origen de las especies*, plantea los mecanismos que causan la microevolución:

⁵⁹*Ibidem*, p. 181-182.

⁶⁰En este aspecto es necesario recalcar que la genética de poblaciones y, por tanto, la Teoría Sintética, se formularon antes del desciframiento de la estructura del DNA, por lo que no se especificó en ellas la naturaleza molecular de las mutaciones en la generación de variación (Futuyma, 2015; Gontier, 2015).

⁶¹Burian en Adams, 1994, p. 129.

1) “mutaciones y cambios cromosómicos”; 2) “las regularidades dinámicas de la fisiología de las poblaciones,” incluyendo “selección, migración, y aislamiento geográfico”; y 3) “la fijación de la diversidad ya alcanzada en los dos niveles anteriores”.⁶²

El argumento extrapolacionista por el que abogó Dobzhansky fue reforzado por éste mismo, valiéndose de la descripción previamente hecha por Filipchenko respecto a la micro y la macroevolución, bajo el siguiente supuesto:

[...] las especies son la única (y por lo tanto la más alta) categoría sistemática para haber resistido el análisis crítico.⁶³

Por consiguiente, si se considerase a las especies como las últimas unidades taxonómicas sobre las cuales puede actuar la evolución, entonces, no habría cabida para no intuir que los mismos procesos que se infieren en la microevolución intervendrían de igual manera en la dimensión macroevolutiva.

Cerca del inicio de la primera edición (1937), Dobzhansky se lamenta de nuestra inhabilidad de entender *los mecanismos de los cambios macroevolutivos, los cuales requieren de tiempo en la escala geológica*. Añadió que “estamos obligados de mala gana en el presente nivel de conocimiento a poner una enseña de equidad entre los mecanismos de la macro y microevolución” (p. 12).⁶⁴

En virtud de lo anterior, Dobzhansky (1937) pese a que admite la existencia de la variación intraespecífica entre los individuos y las poblaciones como producto de posibles contingencias históricas o al actuar de la deriva genética, señala que esta

⁶²Dobzhansky, 1937, p. 13; Dobzhansky, 1951, p. 18.

⁶³Dobzhansky, 1937, p. 306.

⁶⁴Burian en Adams, 1994, pp. 134-135.

variación es normalmente mantenida por selección natural y por competencia intraespecífica. Por consiguiente, si la selección natural mantiene tales diferencias entre los organismos que provocan que las poblaciones se diferencien, y si las diferencias entre las poblaciones son transformadas a diferencias interespecíficas por una continuación del mismo proceso de selección, entonces, las distinciones entre la micro y la macroevolución se reducen a términos de escala, por lo que no habría necesidad de invocar ningún proceso macroevolutivo.⁶⁵

Finalmente, es el mismo Dobzhansky quien diluye la claridad de las definiciones de ambos conceptos, la cual Filipchenko había aportado, al aducir que la distinción entre estos dos fenómenos es meramente cuantitativa y, “todo límite entre una y otra es forzosamente arbitrario” (Dobzhansky, 1970, p. 404):

El análisis genético está [...] limitado a las diferencias en los niveles individual, racial, específico, y como mucho el genérico, los cuales son usualmente considerados la provincia de la microevolución.⁶⁶

Una minoría de evolucionistas modernos [...] creen que los factores de la evolución conocidos — mutación, recombinación de genes, selección, y deriva genética — dan cuenta sólo de la “microevolución,” la cual es usualmente equiparada con la formación de razas. Otros y hasta ahora procesos desconocidos, deberían explicar la “macroevolución”— el origen de especies y grupos de especies.⁶⁷

⁶⁵*Ibidem*, pp. 129-130.

⁶⁶Dobzhansky, 1951, p. 17.

⁶⁷Dobzhansky, 1955, pp. 165-166.

[...] estos cambios involucran la alteración de un único gen o, como mucho, un pequeño número de genes. Éstos son llamados cambios microevolutivos, para distinguirlos de la macroevolución, la cual resulta en la producción de nuevos géneros, familias, y clases.⁶⁸

Como se puede advertir tras esta revisión historiográfica, desde el origen de ambos términos en el contexto del estudio de la evolución, surgió el debate central que aún perdura en relación con el vínculo entre la micro y la macroevolución: la extrapolación de los procesos microevolutivos para dilucidar la macroevolución vs. la independencia fenoménica y explicativa de ambas dimensiones. En este sentido es necesario inquirir y desembrollar los principios filosóficos de estas posturas rivales para entender la trama de la controversia.

⁶⁸*Ibidem*, p. 191.

Capítulo II

Gradualismo vs. saltacionismo

La selección artificial puede producir varios tipos diferentes de moscas de la fruta y varios tipos diferentes de perros, pero, a partir de moscas de la fruta, lo que se produce son sólo más moscas de la fruta.

- David L. Hull & Michael Ruse, 1998

La biología es considerada como una ciencia histórica⁶⁹ como tal, enfrenta el problema de las escalas de tiempo. Dado que el tiempo de una vida humana es insuficiente para atestiguar los procesos que conducen al origen de nuevas especies, así como al surgimiento de innovaciones morfológicas en los diferentes linajes, la biología ha tenido la necesidad de generar diversos medios para inferir los posibles procesos involucrados en el fenómeno evolutivo. En consecuencia, los biólogos han diferenciado dos niveles prácticos de la evolución: la microevolución y la macroevolución.⁷⁰

El gradualismo en la biología moderna se utiliza para describir un patrón de cambio evolutivo incremental, ininterrumpido y direccional sobre un largo periodo durante la historia de las especies.⁷¹

El fundamento gradualista que encauza las explicaciones para elucidar el fenómeno evolutivo de la actual Teoría Sintética procede de la icónica obra de

⁶⁹Gould, 1986; Eldredge, 1999.

⁷⁰Ochoa, 2017, p. 25.

⁷¹Hopkins & Lidgard, 2016, p. 1.

Charles Darwin, *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life* publicada en 1859.⁷²

La consideración contemporánea del gradualismo en la biología evolutiva se adscribe directamente y, por tanto, a la manera en que Darwin infirió el surgimiento de las especies sobre el tiempo geológico. En este sentido, los cambios sufridos por las especies deben ser a través de incrementos sucesivos en los que las transiciones entre diferentes estados sean, por su parte, más o menos continuas y lentas, en vez de abruptas y rápidas.⁷³

Darwin era consciente de que la evolución implicaba eventos de cambio a través del tiempo, por lo que el registro fósil sería un recurso ideal al cual acudir para obtener evidencia que apoyara la existencia de este fenómeno; no obstante, también reconoció que el registro fósil era imperfecto, razón por la cual desestimó a éste de capacidad probatoria alguna para su teoría.⁷⁴

Debido a que la selección natural actúa solamente al acumular variaciones leves, sucesivas y favorables, no puede producir modificaciones grandes o repentinas; ésta solo puede actuar mediante pasos muy cortos y lentos.⁷⁵

La búsqueda de eslabones evolutivos en la investigación paleontológica se convirtió, así, en una tradición como consecuencia lógica de asumir la perspectiva gradualista y extrapolacionista de Darwin.⁷⁶

⁷²Cf. De Renzi, 2009.

⁷³Hopkins & Lidgard, 2016, p. 1.

⁷⁴De Renzi, 2009, p. 231.

⁷⁵Darwin, 1859/2001, p. 417.

⁷⁶Vera-Cortés, 1996-1999, p. 53.

Es conocido que Darwin tuvo una notoria influencia filosófica de su colega y amigo Charles Lyell a través de su libro *Principios de geología* — 1830-1833, una obra de tres volúmenes — el cual se fundó en el principio del uniformitarismo que James Hutton esbozó en el siglo XVIII.⁷⁷ Dicha tesis afirmaba que el cambio geológico toma lugar de manera gradual, sobre largos periodos y que las condiciones de vida han sido relativamente constantes, en otras palabras, los procesos geológicos que acontecen en la actualidad ocurrieron de la misma manera y con la misma intensidad que en el pasado. Por tanto, se derivó el enunciado: *el presente es la llave del pasado*.⁷⁸

Este criterio, además de sembrar los cimientos metodológicos de la geología moderna, también se fundó como el argumento naturalmente antagónico de la célebre Teoría del Catastrofismo, consumada en las intensas proclamas del naturalista francés Georges Cuvier.⁷⁹ En consecuencia, Lyell se propuso sustituir la idea de la ocurrencia de catástrofes reiteradas con la noción de que el cambio en la Tierra fue siempre gradual y ocasionado por procesos que podían ser observados en el presente.⁸⁰

El principio del uniformitarismo dimana de la aseveración de que la naturaleza no hace saltos — del original en latín *Natura non facit saltum* — acuñada por primera

⁷⁷Eldredge & Gould, 1972; Pagel, 2002; Browne, 2006; Erwin en Ayala & Arp, 2010.

⁷⁸Sequeiros, *et al.*, 1997; Pagel, 2002.

⁷⁹De acuerdo con esta teoría, el registro fósil albergaba una serie de floras y faunas que habían sido destruidas sucesivamente como resultado de diversas devastaciones naturales, tales como inundaciones — las cuales fueron comúnmente asociadas con el diluvio bíblico —, y luego fueron reemplazadas por nuevos conjuntos de organismos (Pagel, 2002, p. 642).

⁸⁰Pagel, 2002, p. 642.

vez en la obra *Discours veritable de la vie, et des os du Geant Theutobocus, roy des Theutons, Cimbres et Ambrosin* de Jean Tissot en 1613. En su libro de 1673, *Consequence de l'hypothèse generale publiée il y a quelque temps pour expliquer le phénomène de l'attachement dans la vuide ou dans une place dont l'air a esté tiré*, Gottfried W. Leibniz designó este enunciado como la *ley de la continuidad*.⁸¹

De esta manera, la perspectiva uniformitarista, materializada en el gradualismo evolutivo que asumió Darwin como simpatizante de las ideas de Lyell, en la que la evolución procede bajo un modo lento, variable pero relativamente constante, tanto dentro de la duración de una especie como durante la especiación, de tal manera que la formación de especies no necesita involucrar episodios discretos de derivación filogenética o grandes cambios morfológicos repentinos, se convirtió en el eje vertebral del Neo-Darwinismo y la Síntesis Moderna de la Evolución.⁸²

[...] esta acción tan lenta e intermitente de la selección natural concuerda perfectamente bien con lo que la geología nos dice acerca de la velocidad y la manera en el que los habitantes de este mundo han cambiado.⁸³

Como lo señaló Vera-Cortés (1996-1999), la noción del uniformitarismo y el gradualismo fueron resultado congruente de la influencia de la cosmovisión occidental que imbuyó las ideas de continuidad, plenitud, direccionalidad, gradualidad, progreso y orden, entre otras, las cuales fueron esenciales para consolidar su identidad.

⁸¹Luna, 1995, pp. 134-135.

⁸²Cf. Hopkins & Lidgard, 2016.

⁸³Darwin, 1859/2001, pp. 103-104.

La visión de la continuidad del cambio de las formas, tanto orgánicas, inorgánicas e incluso imaginarias, tiene su fundamento en el concepto platónico de la *plenitud* o *completitud*, según el cual este mundo estaría constituido por todas las clases de seres posibles. Para Platón, la estima de la condición de plenitud del universo era sinónimo de belleza y, en última instancia, sería la prueba de la perfección de la creación y la existencia de Dios. Por consiguiente, en los lugares donde pareciera haber vacíos deberían de existir entidades reales o imaginarias que los rellenaran, pues de constatar efectivamente estas brechas, se pondría en duda la realidad del *creador divino*.⁸⁴

En un segundo momento, el concepto aristotélico de la continuidad, el cual sostenía que *las cosas son continuas siempre que tienen un único y mismo límite cuando se superponen y lo poseen en común*, se fusionó consecuentemente con el concepto de la plenitud platónica. De este modo, todas las cosas y seres de este mundo completo — incluyendo al tiempo y el espacio — deben ser continuos, así como variar de manera continua y no ser, por lo tanto, unidades discretas. Por este motivo, cualquier clasificación de los organismos, estructurada en función de determinado rasgo o atributo, debería exhibir series lineales de transformación y no unidades discretas definidas mediante límites abruptos.⁸⁵

Como resultado de la unión de estas dos nociones, surgió naturalmente el principio de la gradación. Con base en esto, las series de transformaciones de entidades que constituyen un mundo completo deben variar en un modo continuo,

⁸⁴Vera-Cortés, 1996-1999, p. 58.

⁸⁵*Ibidem*.

gradual e incesante. En este sentido, sería obvio considerar que entre dos unidades claramente diferenciables deba existir un infinito número de estados intermedios que difieran los unos de los otros de modo muy sutil y casi indistinguible. De aquí fue donde se derivó el que los organismos, particularmente los animales, se configurasen en torno a un esquema lineal, continuo, gradual y ascendente; idea que se nombró la escala natural de los seres o *scala naturae*.^{86 y 87}

Para el siglo XVIII la concepción del mundo como una gran cadena de seres que versaba en torno a los principios de la plenitud, continuidad y gradación lineal alcanzó su máximo esplendor.⁸⁸ Con base en ello, Lovejoy (1983) acierta cuando dice que “no es posible una correcta historia de las ciencias biológicas del siglo XVIII sin tener presente el hecho de que, para la mayor parte de los hombres de ciencia de todo este periodo, los teoremas implícitos en la concepción de la Cadena del Ser seguían construyendo los presupuestos esenciales del entramado de todas las hipótesis científicas” (p. 294).

Como seguidor de esta antiquísima cultura científica occidental, Darwin invoca la *natura non facit saltum* como un canon vertebral de su teoría en múltiples ocasiones dentro de *El origen...* para manifestar su perspectiva de que la naturaleza y todos los elementos que en ella se ubiquen cambian de manera gradual y continua en el tiempo.

⁸⁶*Ibidem*, pp. 58-59.

⁸⁷La gran cadena del ser estaría formada por un número casi infinito de eslabones articulados lineal y jerárquicamente, desde las manifestaciones más simples de la vida, hasta las más complejas, pasando por todos los grados posibles que permiten completar la cadena (Vergara-Cortés, 1996-1999, p. 59).

⁸⁸*Ibidem*, p. 61.

[...] el canon de 'Natura non facit saltum' con cada nueva adición a nuestro conocimiento tiende a hacer más estrictamente correcto, es en esta teoría simplemente inteligible.⁸⁹

Paralelamente, Darwin argumentó en favor de la consideración del aforismo latino como ley — tal como lo estimó Leibniz — pues sopesaba que las leyes eran una sucesión de hechos conocidos con seguridad que, por tanto, podían confirmarse de manera empírica.⁹⁰

Darwin, en una parte del capítulo VI de su libro *El origen...* escribe:

[...] si incluimos todos los [organismos] de los tiempos pasados [la ley de la continuidad] debe ser, bajo mi teoría, estrictamente verdadera.⁹¹

La importancia de considerar a los seres u organismos extintos radica en que convierte a la ley de la continuidad en una norma prospectiva que clama por la insistente búsqueda de organismos intermedios. Esta ley, además de intuir la esencia gradual de los cambios en la naturaleza, también empata sublimemente con la idea de que la actividad de la selección natural es continua. En consecuencia, dicha noción permite asir que los cambios del pasado debieron haberse generado por las mismas causas que en el presente — uniformitarismo — de modo tal que justifica completamente apelar a la selección artificial como instrumento corroborativo de la existencia de la selección natural.⁹²

⁸⁹Darwin, 2001/1859, p. 417.

⁹⁰Luna, 1995, p. 135.

⁹¹Darwin, 2001/1859, p. 188.

⁹²Luna, 1995, pp. 135-136.

Otro aspecto valioso para la teoría de Darwin era el convencimiento de que la variación debía producirse de forma continua e infinita, pues de esta manera, los individuos que constituyeran una población ocuparían toda la gama posible de gradaciones respecto a un rasgo particular. Para que la variación pudiese ser infinita, Darwin arguyó que ésta debería producirse por azar, es decir, que el surgimiento de variación fuese independiente de las necesidades de los organismos en cuestión. Este punto es crucial, pues si el azar no se viese involucrado y, en consecuencia, la variación no fuese gradual, entonces la selección natural no tendría razón de existir en tanto las necesidades de los organismos determinarían unívocamente los caracteres que éstos adquiriesen.⁹³

Si bien, en la época de la publicación de *El origen...* se reveló una célebre memoria que documentaba por primera vez múltiples sucesiones morfológicas ininterrumpidas entre especies de moluscos de agua dulce ubicadas en el Mioceno inferior, lo cierto es que las aparentes interrupciones de las formas orgánicas en el registro fósil abundaban apabullantemente, por lo cual, el propio Thomas Huxley aconsejó a Darwin no tomar la premisa de la *natura non facit saltum* a pie juntillas pues, asumirla, obligaría forzosamente a estimar que el registro fósil era imperfecto.⁹⁴

No obstante, el que el registro fósil no aportara evidencias a favor de su proclamada ley de la continuidad nunca representó una amenaza para la validez de la teoría de Darwin, ya que, en principio, la ley de la continuidad fue concebida bajo la doctrina de la *verae causae* de Whewhell la cual señala que las leyes deben poder dar cuenta de los fenómenos de manera congruente, sin embargo, las *verae causae*

⁹³*Ibidem*, p. 137.

⁹⁴De Renzi, 2009, p. 232.

no necesitan forzosamente derivarse de regularidades empíricas, bastaría con la posesión de cierto potencial explicativo para ostentarse como leyes.⁹⁵ En consecuencia, la ley de la continuidad no reclamaría inexcusablemente el hallazgo de los fósiles correspondientes a cada uno de los estados intermedios en el repertorio de la variación, sino la posibilidad de relacionar virtualmente las transiciones intermedias entre dos especies emparentadas a través de algún tipo de gradación.⁹⁶

Fue precisamente la perspectiva anterior la que permitió consagrar a la gradualidad y a la continuidad como verdaderas reglas del proceso evolutivo, por tanto, en la Teoría Sintética de la Evolución, se defendió y practicó una extrapolación de las causas de la dimensión microevolutiva hacia aquella de la macroevolución.⁹⁷

Por este motivo, la problemática básica que se reconoce en torno al debate sobre el vínculo entre la micro y la macroevolución es si la última puede ser enteramente reducida a los procesos que ocasionan la primera.⁹⁸

Es indiscutible la gran aceptación e influencia que generó *El origen de las especies* a escala global debido a su flexibilidad teórica pues, además de considerar a la selección natural como el proceso cardinal que conduciría el cambio evolutivo, Darwin también abogó por la intervención del postulado lamarckista del uso y des-

⁹⁵Cf. Luna, 1995.

⁹⁶*Ibidem*, p. 142.

⁹⁷Cf. Folguera, 2010.

⁹⁸Ayala, 1982; Hull & Russ, 1998; Erwin, 2000; Grantham, 2007; Ayala & Arp, 2010; Ochoa, 2017.

uso⁹⁹, así como a *las misteriosas leyes de la correlación del crecimiento*. No obstante, hacia finales del siglo XIX y principios del siglo XX se produjo un rompimiento cuasi-irreversible del aparente sólido frente que exhibió el estudio de la evolución de esa época mediante la obra de Darwin, etapa la cual fue apodada por Julian Huxley como *el eclipse del darwinismo*,¹⁰⁰ provocado por la rivalidad epistemológica de los diferentes investigadores surgida a raíz de las incompatibilidades en los enfoques disciplinares que, a su vez, se debieron a las exigencias de la especialidad a las que cada uno se dedicaba.¹⁰¹

Durante los primeros años del siglo XX, a causa del redescubrimiento de las leyes de Mendel, se originó la división más grave del darwinismo entre los llamados darwinistas de campo y los genetistas experimentales. Los primeros se mantuvieron allegados a las contemplaciones originales de Darwin — la dimensión poblacional de las especies, el actuar de la selección natural y la esencia gradual del cambio evolutivo — mientras los segundos se opusieron al carácter explicativo de la selección natural, en cambio, propusieron a las mutaciones súbitas como el motor de los procesos de especiación y, por ende, de la evolución.¹⁰²

El denominado periodo del eclipse del darwinismo fue una etapa llena de efervescencia en la biología evolutiva debido, además de las situaciones ya descritas, a las propuestas que exageraban las consideraciones darwinistas hasta

⁹⁹La razón por la cual Darwin tuvo en consideración al lamarckismo fue debido a que no puedo formular una teoría de la herencia suficientemente sólida, por lo que tuvo que fusionar su famosa teoría de la herencia mezclada con la noción del uso y desuso que popularizó Lamarck (Pigliucci, 2009, p. 219).

¹⁰⁰Cf. Ochoa, 2017.

¹⁰¹Cf. León-Sánchez, s.f.

¹⁰²*Ibidem*, pp. 1-2.

el punto dogmático, tal es el caso del neodarwinismo de Weismann dotado de un híper seleccionismo recalcitrante, la biometría de Galton o el híper adaptacionismo de Wallace, los cuales terminaron por fomentar una profunda fragmentación de este campo de estudio en perjuicio de los partidarios de las posturas darwinistas más medidas.¹⁰³

La esencia del saltacionismo surgió cuando los simpatizantes y continuadores del trabajo de Mendel se alejaron de los fundamentos darwinistas, en particular de la noción gradualista del cambio evolutivo y del poder de la selección natural para elucidarlo. Para los partidarios de esta visión — saltacionistas de aquí en adelante — las mutaciones y la herencia genética serían los eventos esclarecedores únicos de la evolución. Los primeros saltacionistas tenían razones sólidas para considerar de esta manera al proceso evolutivo pues, contrario al postulado darwinista del surgimiento de variación infinito y gradual, los saltacionistas probaron experimentalmente que la presencia de ciertos genes tenía efectos morfológicos considerables sin evidenciar una supuesta gradación continua entre las formas resultantes.¹⁰⁴

El redescubrimiento de las leyes de Mendel entrañó la fundación de la genética moderna, así como el nicho por excelencia en cual se refugiaron todos aquellos que no encontraban en los supuestos darwinianos una solución satisfactoria sobre el proceso evolutivo.¹⁰⁵

Hacia la década de 1920, gracias a la teoría cromosómica de Sutton y Boveri; el reconocimiento de la recombinación genética como el mecanismo evolutivo

¹⁰³Pagel, 2002; León-Sánchez, s.f.

¹⁰⁴García-Azkonobieta, 2005, p. 64.

¹⁰⁵Cf. León-Sánchez, s.f.

fundamental en detrimento de la herencia citoplasmática derivado de los estudios de Morgan; el descubrimiento de las mutaciones reversibles y la formulación de los modelos matemáticos basados en la dinámica genético-poblacional, se alcanzó una conciliación y unión de los enfoques discontinuos — mendelistas — y continuos — biometristas — de la variación al resolver que no existía forzosamente un conflicto en conjuntar el mecanismo de la selección natural con las consideraciones disruptivas de la variación, hecho que marcó la primera pauta para que la Teoría Sintética de la Evolución se lograra consolidar décadas después.¹⁰⁶

En 1946, decenas de evolucionistas provenientes de diferentes disciplinas biológicas se dieron cita en la primera reunión de la Sociedad para el Estudio de la Evolución. Dicha sociedad fue una extensión del Comité Nacional Norteamericano de Investigación, el cual se fundó un par de años antes con el fin de indagar en los problemas evolutivos que compartían tanto la genética como la paleontología. En consecuencia, George G. Simpson y Ernst Mayr fueron electos como presidente y secretario de tal sociedad respectivamente. De estas reuniones se fraguó el marco epistémico de referencia común sobre el que se afianzó la Síntesis Moderna: los organismos experimentan descendencia con modificación pues evolucionan a través de la selección natural.¹⁰⁷

Por esta razón, la Teoría Sintética de la Evolución designó la aceptación general de dos conclusiones las cuales versaron en que, *la evolución gradual puede ser explicada en términos de cambios genéticos pequeños (“mutaciones”) y recombinación*

¹⁰⁶Mayr, 1982; Fitch & Ayala, 1994; Moreno-Klemming en Soler, 2002; Ochoa y Barahona, 2014; Ochoa, 2017; Sánchez, s.f.

¹⁰⁷Huxley, 1942; Provine & Mayr, 1980; Smocovitis, 1996; Eldredge, 1999, citados en Gontier, en Serelli & Gontier, 2015, p. 231.

*ción, y el ordenamiento de esta variación genética por selección natural; y los fenómenos evolutivos observados, particularmente los procesos macroevolutivos y especiación, pueden ser explicados en una manera que es consistente con los mecanismos genéticos conocidos*¹⁰⁸

Pese a que esta teoría evolutiva supuso y logró, con relativo éxito en la comunidad científica, una *síntesis* entre la genética mendeliana, la selección natural y el llamado pensamiento poblacional para dar cuenta del cambio fenotípico, el aislamiento reproductivo, la gran cuestión del *origen de las especies* y, finalmente, los patrones macroevolutivos de la biodiversidad mediante el uso de la extrapolación, lo cierto es que muchos investigadores del fenómeno evolutivo entre los cuales se encontraban notables figuras como Richard Goldschmidt y Otto Schindewolf encabezaron y continuaron el movimiento disidente del postulado gradualista.¹⁰⁹

En una primera instancia, Bateson, entre 1886 y 1887, se dedicó al estudio de la correlación entre la variación ambiental y la variación interna u orgánica. Tras este análisis halló que no existía una correspondencia entre estos dos tipos de variación en muchas especies, hecho que resultaba igualmente desfavorable tanto para el darwinismo como para el lamarckismo pues, si una misma especie toleraba ambientes bastante diferentes sin exhibir caracteres adaptativos debía ser entonces porque el ambiente no era el factor fundamental que dicta totalmente el control del

¹⁰⁸Mayr, en Gould, 1982, p. 382, cursivas mías.

¹⁰⁹Mayr, 1982; Provine, 2001; Futuyma, 2015; Ochoa, 2017; Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2017.

cambio evolutivo como lo suponían estas teorías.¹¹⁰ Dado este hallazgo, reconoció dos tipos de variaciones: las variaciones individuales o continuas (sin relevancia evolutiva) y las variaciones discontinuas — las cuales se generan de manera repentina y promueven la especiación —.¹¹¹ Por consiguiente, Bateson dedujo que la esencia discontinua de este tipo de variación no podía entenderse en términos de su relación con el ambiente sino en las bases de los procesos internos inherentes de los organismos.¹¹²

La discontinuidad [...] tiene su origen no en el ambiente, ni en ningún fenómeno de adaptación, sino en la naturaleza intrínseca de los propios organismos, manifestada en la discontinuidad de la variación.¹¹³

De esta manera, Bateson justificó la brecha exhibida entre las especies como producto del surgimiento de variaciones discontinuas. Esta propuesta en torno a la variación discontinua que fomentaba el cambio evolutivo a través de la especiación y que, a su vez, desechaba el proclamado atributo creativo de la selección natural fue nombrada saltacionismo.¹¹⁴

¹¹⁰Filipchenko sostuvo una postura similar producto de su tendencia holista y vitalista: “El proceso de la evolución de los organismos no puede ser explicado ni por los llamados factores Lamarckianos, ni por la selección — es una de las características básicas de los seres vivos. Incluso permitiendo la posibilidad de reducir una serie de procesos de la vida a meramente causas mecanicistas, esto no nos permitirá explicar la vida de un organismo como un todo” (Filipchenko, 1927, citado en Adams, 1994, p. 50).

¹¹¹Es evidente la influencia que Bateson tuvo en el trabajo de Filipchenko pues este último fue puntual en el reconocimiento de estos dos tipos de variaciones: “él definió a la variación individual como variabilidad no heredable causada por la influencia del ambiente; [...] En contraste, la variación grupal la consideró como una variación de características heredables” (Alexandrov en Adams, 1994, pp. 50-51).

¹¹²Mayr, 1982, p. 545, citado en León-Sánchez, s.f., p. 4.

¹¹³Bateson, 2012/1894, p. 567.

¹¹⁴Soler, 2002; Ochoa, 2017; León-Sánchez, s.f.

El saltacionismo de Bateson encontró su más sólido apoyo en el *mutacionismo* de Hugo de Vries surgido a raíz de su libro de 1901 *Die mutationstheorie* (Teoría de la mutación). de Vries, quien fue uno de los primeros seguidores del trabajo de Mendel gracias a que ayudó al redescubrimiento de las leyes de éste, sustentó de igual modo una postura en la que desestimó la importancia de la selección natural en la evolución, pues para él las especies se producían a través de cambios genéticos súbitos con efectos fenotípicos discontinuos.¹¹⁵

La teoría mutacionista de de Vries se basó en tres enunciados:

1) Todos los cambios evolutivos se deben a la aparición de una nueva mutación, es decir, de una nueva discontinuidad genética. Por tanto, la fuerza determinante de la evolución es la presión de mutación; 2) La selección natural es una fuerza irrelevante en la evolución, que puede como mucho eliminar mutaciones deletéreas; 3) Ya que la mutación puede explicar todos los fenómenos evolutivos, la variación individual y la recombinación genética, al no producir nada nuevo, son irrelevantes.¹¹⁶

En virtud de lo anterior, de Vries planteó la noción de que las especies alternaban periodos de cambios con periodos de inmutabilidad.¹¹⁷ Además, debido a que éste nunca estimó que la variación individual tuviera una base genética, hecho que lo llevó a negar el clásico juicio darwiniano que consideraba a las razas como especies incipientes, le valió el repudio de los darwinistas.¹¹⁸

¹¹⁵Moreno-Klemming en Soler, 2002; Pagel, 2002; León-Sánchez, s.f.

¹¹⁶Moreno-Klemming en Soler, 2002, p. 38.

¹¹⁷Idea sobre la que se fundó el concepto de la estasis en la Teoría de los Equilibrios Puntuados de Eldredge y Gould a inicios de la década de 1970.

¹¹⁸Cf. Moreno-Klemming en Soler, 2002; León-Sánchez, s.f.

En 1940, el genetista judeo-alemán Richard Goldschmidt publicó su libro *Las bases materiales de la evolución*. En esta obra, al igual que lo hizo originalmente Filipchenko, abogó por una autonomía de la dimensión macroevolutiva en contra del postulado extrapolacionista que había divulgado Dobzhansky en 1937.

Goldschmidt repitió el argumento de que los procesos genéticos que gobiernan la microevolución son diferentes de los que atañen a la macroevolución. Por lo tanto, el supuesto del cambio gradual y continuo era únicamente válido en la dimensión microevolutiva, es decir, en la formación de variedades o razas de una especie, pero no cuando se abordaba el estudio del surgimiento de éstas.^{119 y 120}

El paso decisivo en la evolución, el primer paso hacia la macroevolución, el paso de una especie a otra, requiere otro método evolutivo que el de la mera acumulación de micromutaciones.¹²¹

En este sentido, Goldschmidt propuso un mecanismo genético autónomo para explicar el surgimiento de las especies y, así, esclarecer la macroevolución.¹²² Tal mecanismo consistía en las *mutaciones sistémicas* como responsables del cambio evolutivo. Las mutaciones sistémicas, según este autor, estribaban en cambios

¹¹⁹Ochoa, 2017, p. 127.

¹²⁰Al parecer Goldschmidt fue el primero en abordar explícitamente la controversia sobre el vínculo entre la micro y la macroevolución que Dobzhansky había iniciado al estimar la diferencia entre ambas como cuantitativa, en contraste de la conceptualización original de Filipchenko, el cual reconocía una independencia mutua de ambos fenómenos.

¹²¹Goldschmidt, 1940, p. 183, citado en Ochoa, 2017, p. 139.

¹²²Goldschmidt, a diferencia de las definiciones legítimas de Filipchenko, entiende a la microevolución como la formación de nuevas poblaciones, polimorfismos y subespecies, mientras que a la macroevolución como la formación de especies y categorías taxonómicas supraespecíficas. Posiblemente lo anterior se deba a la confusión que propició Dobzhansky entre ambos términos, lo que permite pensar que Goldschmidt no conoció la obra de Filipchenko (1927) pues, además, este investigador admite que Dobzhansky es el autor de ambos términos los cuales introduce en su obra *Genética y el origen de las especies* de 1937.

cromosómicos tales como translocaciones o inversiones que, en consecuencia, tenían la capacidad de reorganizar el genoma de los organismos.¹²³

Para Goldschmidt, la esencia de la disrupción en el proceso evolutivo estaba dada por los cambios genéticos de cualquier magnitud que tendrían el potencial de provocar una serie de modificaciones durante las etapas embrionarias del proceso ontogenético de los organismos. Si el producto procedente de estas transformaciones resultaba funcional al momento de su génesis, constituiría el surgimiento de una nueva forma, la cual podría verse también como una nueva especie. Lo anterior fue el fundamento de su conocida Teoría de los Monstruos Esperanzados.¹²⁴

Él argumentaba entonces que, las nuevas especies se originaban por variaciones abruptamente discontinuas, o macromutaciones. A pesar de que Goldschmidt era consciente de que la gran mayoría de las macromutaciones tenían efectos funestos sobre la adecuación de los organismos — a los cuales llamó *monstruos* — arguyó que, de vez en cuando, un *monstruo esperanzado* era generado, ya que se encontraba previamente adaptado a un nuevo modo de vida sin la intervención de la selección natural.¹²⁵ Por lo tanto, consideró que la macroevolución se debía al inusitado éxito de los monstruos esperanzados en vez de la acumulación de pequeños cambios genéticos dentro de las poblaciones.¹²⁶

¹²³Harrison, 1982; Pagel, 2002; Dietrich en Ayala & Arp, 2010; Ochoa, 2017.

¹²⁴Harrison, 1982; Theßen, 2005; Ochoa, 2017.

¹²⁵Cf. Theßen, 2005.

¹²⁶*Ibidem*, p. 353.

En resumen, Goldschmidt argumentó, bajo el mismo tenor que el mutacionismo de de Vries y el saltacionismo de Bateson, que las alteraciones cromosómicas súbitas con efectos fenotípicos discontinuos podrían ser la clave para dilucidar adecuadamente los procesos macroevolutivos.¹²⁷ Asimismo, con base en su doctrina de la *genética fisiológica*, este autor ubicó tanto el surgimiento como los efectos de estas mutaciones cromosómicas en el contexto de una coordinación y regulación interna de naturaleza genética, las cuales proveerían de ciertas vías de cambio evolutivo posibles dado el supuesto de la determinación y organización de los procesos ontogenéticos por parte de las llamadas constricciones del desarrollo.¹²⁸

Finalmente, el paleontólogo alemán Otto Schindewolf en su libro *Cuestiones básicas de la paleontología — 1950 —* intercedió a favor de considerar los taxones supraespecíficos como unidades evolutivas, pues, de acuerdo con este autor, las categorías taxonómicas de mayor inclusión que la especie exhibían un atributo cíclico en el que éstas surgían de manera repentina en el curso de la evolución, estableciendo una configuración morfológica rudimentaria y generalizada de la cual dimanaban de manera gradual y progresiva diversos morfos con adecuaciones particulares pero conservando siempre el patrón estructural original. Por último, los denominados tipos fundamentales, de los cuales se derivaban el resto de las formas, parecían como parte del proceso de extinción del propio linaje.¹²⁹

¹²⁷Ochoa, 2017, p. 133.

¹²⁸Cf. Ochoa, 2017.

¹²⁹*Ibidem*, pp. 146-147.

Para interpretar el surgimiento repentino de especies que muestra el registro fósil, en el que no parece *haber ningún vínculo gradual o continuo con los anteriores; que estas formas fundamentales permanecen constantes* — sin cambios significativos — *durante mucho tiempo; que los grupos estrechamente relacionados producen independientemente el mismo tipo de modificaciones, y que grupos taxonómicos enteros desaparecen de manera abrupta*.¹³⁰ Schindewolf postula la Teoría del *Tipostrofismo* fundamentada en tres fenómenos: la *tipogénesis* — el origen o *nacimiento* de los grupos — la *tipoestasis* — el establecimiento de los grupos — y la *tipólisis* — la extinción de los grupos —.¹³¹

Schindewolf dispuso de las teorías del saltacionismo y de la ortogénesis para explicar los mecanismos dinámicos de las fases de su teoría. Primero, argumentó que una vez instaurado un tipo primitivo durante la etapa de la *tipogénesis*, éste se transformará de manera paulatina y gradual, dentro de sus propios parámetros de constricción, guiado por factores internos hacia una adaptación potencial — *tipoestasis* —; sin embargo, en algún punto, le sobrevendrá un cambio dramático y rápido — geológicamente hablando — que lo disociaría de su diseño básico, hecho que lo llevaría a constituirse como un tipo nuevo.^{132 y 133}

Con base en lo anterior de Este autor recargó la interpretación de los *cambios abruptos*, a los que se refirió en su teoría, en modificaciones ontogenéticas de los organismos, estimando de mejor manera aquellas que se producen en estadios

¹³⁰*Ibidem*, p. 147.

¹³¹*Ibidem*, p. 148.

¹³²*Cf.* Ochoa, 2017.

¹³³Como se puede apreciar, la Teoría del *Tipostrofismo* de Schindewolf guarda gran similitud con la Teoría de los Equilibrios Puntuados de Eldredge y Gould. Se debe tener en mente que ambas teorías proceden de la paleontología y, por lo tanto, fueron hipótesis que pretendieron abordar el fenómeno de la discontinuidad entre los linajes que se presentaba en el registro fósil.

tempranos del desarrollo embriológico. En este sentido, Schindewolf intuyó que mientras más prematuramente surgieran estas modificaciones no habría cabida para transformaciones intermedias, por lo que serían lo suficientemente robustas para atenuar las fuerzas de constricción de un tipo estable y, así, constituirse un arquetipo innovador.¹³⁴

Con base en lo anterior, derivó el término de *proterogénesis*, el cual definió como la capacidad de que los caracteres que aparecen en etapas juveniles de los respectivos ancestros puedan extenderse progresivamente a las fases adultas de los descendientes, fundando fenotipos renovados.¹³⁵

Consecuente con todas sus explicaciones, Schindewolf relegó, al igual que Bateson y de Vries el papel de la selección natural al nivel microevolutivo, pues la consideró como el factor exclusivamente encargado de la modificación superficial de los rasgos ya establecidos en los organismos, en consecuencia, ésta sólo les proporcionaría una adaptabilidad inmediata — microevolución — mas no podría ser responsable del diseño de órganos nuevos — macroevolución —.¹³⁶

A la luz de este breve análisis que pretendió desembrollar el origen y precisar los fundamentos de ambas perspectivas sobre la dinámica del cambio evolutivo — gradualismo y saltacionismo¹³⁷ — es posible alegar que las explicaciones del gra-

¹³⁴Cf. Ochoa, 2017.

¹³⁵*Ibidem*, pp. 152-153.

¹³⁶Cf. Ochoa, 2017.

¹³⁷En esta tesis, el término de *gradualismo* se referirá al patrón evolutivo que se produce mediante la paulatina acumulación de cambios en una tendencia constante (o sostenida), mientras que el de *saltacionismo* como el patrón evolutivo que procede a través de cambios disruptivos (no graduados) en breves lapsos.

dualismo se caracterizaron por primar los mecanismos ambientales como impulsores de la evolución, restando importancia a los fenómenos del desarrollo de los organismos; en contraste, el saltacionismo enfocó su atención a los procesos genéticos internos, particularmente los suscitados durante etapas embrionarias de la ontogenia de los individuos, por consiguiente, estimó a tales procesos del desarrollo como los factores verdaderamente relevantes para elucidar la evolución, o por lo menos para explicar la brecha fenomenológica que polemizaba el vínculo entre la micro y la macroevolución, menospreciando la importancia de la acción de los mecanismos ambientales en el surgimiento de los taxones supraespecíficos.

Bajo esta línea de pensamiento, algunos autores¹³⁸ han intuido que la controversia sobre la que versa este capítulo — gradualismo vs. saltacionismo — puede ser conceptualizada bajo el título de externalismo vs. internalismo.¹³⁹

El externalismo y el internalismo, por las razones ya mencionadas, intuyen perspectivas rivales que, por consiguiente, han sustentado argumentos contrastantes acerca del cómo interpretar la inconsistencia de los patrones de cambio que vislumbra el registro fósil. En este contexto, es fundamental conocerlas para descifrar el desarrollo de la polémica entre la micro y la macroevolución hasta la actualidad.

¹³⁸Véase Alberch, 1989; Gould, 1989, 2002; García-Azkonobieta, 2005; Ochoa, 2017.

¹³⁹En un contexto más amplio, los externalistas sostienen que el mecanismo primario para la respuesta adaptativa es la selección natural actuando sobre la variación genética; de esta manera, los genes son encauzados a través de lo que el ambiente impone. En contraste, los internalistas a menudo afirman que la atención exclusiva a las dinámicas ambientales centrándose en rasgos estructurales, hace imposible explicar adecuadamente la forma orgánica y el curso de la evolución, pues estiman que existen constricciones y otros factores internos en los sistemas ontogenéticos de los organismos que contribuyen, en buena medida, a determinar los fenotipos (Cf. Godfrey-Smith, 1996, citado en Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2017, p. 8).

Perspectivas sobre la imperfección del registro geológico

La paleontología [...] permaneció como el campo de juego subsidiario para un juego con reglas completamente especificadas en otro lado. Simpson esperó ganar respeto para la paleontología al definir su campo como un aliado de la síntesis, pero tanto en la política como en la guerra, la fidelidad sin independencia será usada hasta el extremo, pero nunca realmente honrada con equidad.

– Gould, 1994

El uniformitarismo aplicado al estudio de la evolución — también nombrado *uniformitarismo evolutivo* — es la aserción de que los ritmos, mecanismos y procesos que pueden ser observados de manera empírica en la actualidad, son suficientes para explicar los patrones evolutivos en la gran escala a través de la extrapolación de éstos.¹⁴⁰ Es decir, *lo pequeño e inmediato puede ser extendido y suavemente acumulado — gota a gota y grano por grano — a través de la inmensidad del tiempo para producir todas las escalas de eventos históricos. Ninguna unicidad debería ser atribuida a los eventos de la gran escala y largos tiempos; ningún principio necesita ser establecido por lo grande y largo; toda la causalidad reside en la pequeñez de lo observable en el presente, en donde todas las magnitudes pueden ser explicadas por extrapolación.*¹⁴¹

No debiera haber una razón necesaria por la cual el uniformitarismo fuese correcto; esta postura cuando mucho pudiese ser considerada como una premisa interesante de cómo el cambio evolutivo ocurre.¹⁴² Sin embargo, el compromiso que

¹⁴⁰Erwin en Ayala & Arp, 2010, p. 188.

¹⁴¹Gould, 1994, p. 6764; cursivas mías.

¹⁴²Theßsen, 2006; De Renzi, 2009; Erwin en Ayala & Arp, 2010.

Darwin asumió con la *ley de la continuidad* lo llevó a reconocer al registro fósil como *imperfecto* y, por tanto, incapaz de servir como fuente de evidencia que apoyara los principios de la gradualidad y del continuo que proclamó en su teoría.

El poder del credo extrapolacionista es el argumento central que vincula íntimamente al gradualismo darwiniano en la biología con el uniformitarismo lyeliano en la geología mediante dos fundamentos científicos: el primero, de carácter metodológico, el cual se vale de la ubicación de toda la causalidad en un mismo nivel espacio-temporal para ostentarse como un recurso accesible que permite la observación directa y experimental de las poblaciones; y, el segundo, de índole teórico, según el cual, al situarse toda la causalidad — o al menos todos los mecanismos principales — en un solo nivel de la jerarquía potencial en la naturaleza, se reduce un complejo resultado fenomenológico de los niveles de organización y tiempo a un solo lugar de producción causal.¹⁴³

Como ya se exploró en los capítulos anteriores, Dobzhansky introdujo los conceptos de micro y macroevolución a la biología evolutiva estadounidense en 1937 en su libro *Genetics and the origin of species*. Para él, los fenómenos de la micro y la macroevolución debían ser entendidos como resultado del mismo conjunto de dinámicas evolutivas — mutación, selección natural, deriva y flujo genético — bajo el fundamento uniformitarista. En este sentido, la diferencia entre ambos conceptos versó únicamente en la apreciación de la cantidad de cambio que fue acumulada por la unidad evolutiva en cuestión.

¹⁴³Pagel, 2002, p. E-24.

De esta manera, cuando Dobzhansky (1970) señaló que “todo límite entre [la micro y la macroevolución] es forzosamente arbitrario” (p. 404), es posible ilustrar la asunción extrapolacionista con el ejemplo de la demarcación sistemática: si alguien considerase a una familia taxonómica como microevolución, bajo la óptica de Dobzhansky, este juicio no sería incorrecto, pues, al tener en cuenta que la macroevolución no es más que los efectos de los procesos microevolutivos acumulados por largos periodos geológicos, la macroevolución es igual a la microevolución en términos prácticos.

En un artículo de 1933 publicado en la revista *American Naturalist*, Dobzhansky ya argumentaba que el proceso de especiación únicamente debía comprenderse en términos de una población diferenciada genéticamente y, por lo tanto, aislada reproductivamente de otras. Este énfasis en la población delimitó consecuentemente las bases epistemológicas y metodológicas que habrían de ser instauradas en el abordaje evolutivo.¹⁴⁴ De este modo, Dobzhansky fundó una doctrina sobre el estudio de la evolución que estribaba en el alcance de objetivos experimentalmente accesibles, basada siempre en el predominio de la selección natural, la cual, como en su momento lo aseveró Darwin, se vería reflejada en las pautas de cambio que exhibiera la selección artificial bajo el fundamento uniformitarista.¹⁴⁵ Es por ello que, para los genetistas de poblaciones y algunos otros biólogos microevolutivos, la primacía de una aproximación experimental de la evolución demandó, en consecuencia, una continuidad de los procesos a través de

¹⁴⁴Cf. Provine, 1986.

¹⁴⁵Metodológicamente, parecía apropiado confiar en las causas que fueron actualmente observadas antes de proceder a invocar factores adicionales que nunca nadie antes había atestado (Pagel, 2012, pp. 642).

las escalas. Enfoque que, por tanto, dominó en las explicaciones basadas en la Teoría Sintética de la Evolución.¹⁴⁶

Las razones del gran éxito que tuvo este programa son diversas. En primer lugar, permitió la obtención de resultados empíricos; de esta manera se constató que los cambios microevolutivos eran factibles de observarse en el laboratorio, mientras que no era así con los macroevolutivos. Además, tales resultados fueron expresados en un lenguaje matemático conciso. Por otro lado, es necesario señalar que el *programa reduccionista* tuvo una gran influencia de factores sociales, como la financiación de la genética de poblaciones por parte de la Comisión de Energía Atómica de los Estados Unidos, o la proximidad de ciertos conceptos evolutivos con algunas agendas políticas, tal como el movimiento eugenésico en algunos países de Europa y en la misma Unión Americana.¹⁴⁷

Como ya se bosquejó, debido al panorama violento del discurso evolutivo de principios del siglo XX durante la etapa del *eclipse del darwinismo* en el que la selección natural fue sujeta de numerosas apreciaciones negativas y desacreditaciones, particularmente en Europa y los Estados Unidos, los fundadores de la Teoría Sintética se propusieron acentuar y defender fervorosamente la primacía causal del mecanismo de la selección natural actuando sobre contextos poblacionales específicos; por consiguiente, se acordó, en el marco de la Síntesis, que el fenómeno de la adaptación a través de la selección natural fuese la *dinámica central* del proceso evolutivo. En adición, los autores de este modelo, influenciados por el principio uniformitarista, se dedicaron a presentar suficiente evidencia lógica

¹⁴⁶Cf. Erwin, en Ayala & Arp, 2010.

¹⁴⁷Gilbert, *et al.*, 1996, citado en García-Azkonobieta, 2005, p. 172.

que efectivamente respaldara la evolución gradual, principalmente mediante la acción de la selección natural sobre mutaciones azarosas de pequeña magnitud, con el fin de reemplazar las ideas mutacionistas/saltacionistas con el *pensamiento poblacional*, aunque, ciertamente, por un lado, no pudieron objetar de manera contundente el hecho de que las macromutaciones no contribuyeran en la evolución de los grandes cambios fenotípicos, y por el otro, no trataron todos los factores evolutivos en lo absoluto, por lo que, explicativamente, se limitaron mucho al abordar los patrones y causas de la extinción.¹⁴⁸

Muchas décadas antes de la publicación de *El origen de las especies*, múltiples investigadores ya habían reconocido tres intrigantes particularidades del registro fósil: las brechas morfológicas que exhibían las especies, las cuales daban cuenta de un aparente surgimiento repentino¹⁴⁹ de éstas; la prolongada persistencia morfológica de muchos linajes — estasis morfológica —; y el fenómeno que involucraba la rápida diversificación de nuevas especies a la par que otras disminuían — fenómeno que posteriormente sería nombrado como *sorting* (cribado de especies) —¹⁵⁰ pero, por alguna razón, después de que la icónica obra de Darwin vio la luz, las discusiones en torno a estas singularidades paleontológicas cesaron.

Para Cuvier y numerosos investigadores pre-Darwinianos creacionistas, ese patrón de orígenes aparentemente abruptos y estasis morfológica, fue interpretado como la evidencia de que las especies fueron producto de un mandato divino y, su estabilidad, como prueba de un mundo no evolutivo — fijismo —. Por otro lado, su

¹⁴⁸Eldredge, 2007; Futuyma, 2015; Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2017.

¹⁴⁹Los términos *repentino* y *abrupto* aluden a una interpretación del patrón de la secuencia fósil en la que el cambio parece ser brusco o falta de gradaciones intermedias como lo supondría la Síntesis.

¹⁵⁰Cf. Reznick & Ricklefs, 2009.

repentina desaparición en el registro fósil se dedujo como secuela de la ocurrencia de diversas catástrofes naturales de origen divinal.¹⁵¹

Como se anticipó en el capítulo anterior, el cuerpo filosófico occidental, compuesto por las ideas de la plenitud, la continuidad y la gradación, promovió un auténtico programa de investigación basado en la búsqueda de seres que pudieran completar los *huecos* de la gran cadena del ser a modo de *eslabones perdidos*. Pese a que esta metodología no se libró de los ataques por parte de diferentes críticos que evidenciaron el gran número de entidades faltantes que requería la hipótesis, los defensores de esta postura arguyeron que las supuestas lagunas exhibidas eran aparentes, y se debían únicamente al limitado conocimiento de la naturaleza logrado hasta ese momento, o bien, al diminuto tamaño de muchos de los componentes de la serie.¹⁵²

En este sentido fue que Charles Lyell, en sus *Principios de geología, siendo un intento para explicar los cambios precedentes de la superficie de la Tierra a través de la referencia a las causas que ahora están en operación*, se opuso al catastrofismo/fijismo, respaldando la visión uniformitarista de Hutton mediante la convicción de que el efecto lento, constante y acumulativo de las fuerzas naturales había producido un cambio continuo en el curso de la historia de la Tierra.¹⁵³

En afinidad con lo anterior, Darwin argumentó que estas aparentes discontinuidades entre las especies que mostraba el registro fósil se debían, ante todo, a la divergencia de los linajes a través del gradualismo filético y, por último, a

¹⁵¹Cf. Pagel, 2002.

¹⁵²Lovejoy, 1983, p. 300.

¹⁵³Sequieros, *et al.*, 1996; Pagel, 2002.

la extinción de las formas intermedias no adaptativas por parte de la selección natural.¹⁵⁴ Frente al problema del porqué en la mayoría de los casos no se hallaban estas formas intermedias, Darwin meditó que el hecho de encontrar o no tal o cual fósil correspondiente a tal o cual fase intermedia, sería una suerte de casualidad, pues, apelando al principio azaroso del que dispuso en la base del surgimiento de variación en su teoría, la existencia de tales formas estaría directamente relacionada con la fortuna de que éstas fuesen generadas. Por otro lado, Darwin también alegó, en favor de la imperfección del registro geológico, que era sumamente improbable que las especies permanecieran el tiempo suficiente en un mismo terreno en el que se almacenaran los sedimentos para permitir una adecuada preservación de los fósiles de las formas intermedias ya que, además, este autor concebía a las variedades como entes de existencia breve y localizada.¹⁵⁵

Consecuente con esto, Darwin, en su afán por romper con las elucidaciones creacionistas y saltacionistas, interpretó el patrón del origen repentino de las especies y la estasis como un *artefacto* de la lamentable imperfección del registro fósil, que es como un *ruido cubriendo una verdadera señal de cambio gradual que el registro intermitente de los estratos generalmente no pudo preservar*.¹⁵⁶

No vemos nada de estos cambios lentos en progreso, hasta que la mano del tiempo ha marcado el largo lapso de las edades, y luego tan imperfecta es nuestra visión de las edades geológicas pasadas, que solo vemos que las formas de vida ahora son diferentes de lo que eran anteriormente.¹⁵⁷

¹⁵⁴Cf. Reznick & Ricklefs, 2009.

¹⁵⁵Luna, 1995, p. 142.

¹⁵⁶Pagel, 2002, p. 963; cursivas mías.

¹⁵⁷Darwin, 1859/2001, p. 82.

En conclusión, para Darwin, lo realmente importante era la constatación de las similitudes morfológicas que guardaran los fósiles de una misma formación geológica con los fósiles de diferentes pisos o, con los de otras formaciones de distintos periodos, así como, que los pisos intermedios entre otro par de éstos, conservasen fósiles de características intermedias entre los de la formación superior y los de la inferior.¹⁵⁸

Si vemos intervalos de tiempo suficientemente largos, la geología claramente declara que todas las especies han cambiado; y han cambiado en la manera en la que mi teoría requiere, esto es, han cambiado lentamente y en una manera graduada.¹⁵⁹

Thomas Henry Huxley advirtió a Darwin que había hecho una afirmación bastante aventurada ya que la *brusquedad* geológica no se relaciona necesariamente con un origen saltacional de las especies en una sola generación — alegato que refutaría a la selección natural —, y que, en todo caso, la selección natural no requiere de un gradualismo puro a través de cada grado intermedio concebible. En una famosa misiva dirigida a Darwin, Huxley escribe: “Cargas con una dificultad innecesaria al adoptar la *Natura non facit saltum* sin reservas”.¹⁶⁰

No obstante, Darwin se sintió tan seguro acerca de esta explicación que, incluso, apostó toda la validez de su teoría — tanto el mecanismo de la selección natural como el mismo hecho de la evolución — en su famoso reclamo:

¹⁵⁸Luna, 1995, p. 142.

¹⁵⁹Darwin, 1859/2001, p. 412.

¹⁶⁰Pagel, 2002, p. 964.

El registro geológico [es] extremadamente imperfecto y [este hecho] explicará en gran medida porqué no podemos encontrar variedades interminables, conectando juntas todas las formas de vida extintas y existentes a través de sutiles pasos graduados. Aquel que descarte estas perspectivas de la naturaleza del registro geológico, rechazará correctamente mi teoría completa.¹⁶¹

La solución de Darwin, influida por el principio uniformitarista, implicó la consideración de que el registro geológico raramente proporciona evidencia directa y fiel del fenómeno de la evolución — definido, de acuerdo a expectativas teóricas, como una serie de fósiles transicionales en la que debe observarse el vínculo entre una especie ancestro y una descendiente a través de una secuencia estratigráficamente ordenada de formas intermedias que cambian de manera gradual — en su forma empírica.¹⁶²

El extrapolacionismo puro derivado de la acogida del uniformitarismo darwiniano en la Síntesis Moderna generó un problema funesto para la paleontología, pues si cada evento en la escala del estudio del paleontólogo podía ser interpretado a través de la extrapolación desde un presente que contiene todas las causas, entonces, la paleontología era incapaz de hacer cualquier aporte teórico al estudio de la evolución.¹⁶³ Más aún, como lo señaló Eldredge (2007), la discordancia entre la genética y la paleontología surge y se acentúa cuando los procesos de la variación, la herencia y la selección no solo son considerados como centrales sino virtualmente como los únicos mecanismos de cualquier relevancia, suficientes para explicar el fenómeno evolutivo en su totalidad.¹⁶⁴

¹⁶¹Darwin, 1859/2001, p. 342.

¹⁶²Pagel, 2002, p. 964

¹⁶³Gould, 1994, p. 6765.

¹⁶⁴Eldredge, 2007, p. 11.

En 1944 en su obra *Tempo and mode in evolution*, el paleontólogo estadounidense George Gaylord Simpson, en un intento por rescatar a su disciplina del vacío teórico en el estudio del fenómeno evolutivo al que lo había condenado la asunción del uniformitarismo y el uso de la extrapolación — principio metodológico del uniformitarismo — por parte del modelo sintético, presentó una teoría para elucidar el presunto fenómeno de la discontinuidad del registro fósil en rechazo sólo de la invocación de una intrínseca incompletitud de éste como lo supuso Darwin.

En este libro, Simpson pretendió refutar las explicaciones saltacionistas, derivadas del reconocimiento de las macromutaciones y mutaciones sistémicas, por parte de Goldschmidt principalmente, como las responsables de las brechas morfológicas entre linajes exhibidas en el registro fósil. Sobre esta cuestión, Simpson concluyó, pese a que no pudo rechazar categóricamente la ocurrencia de *saltos* en la evolución dadas las limitaciones del estudio del registro geológico, que, en todo caso, la supuesta evidencia paleontológica en la que se apoyaba el saltacionismo, consistente en los casos de rompimientos repentinos en el registro o del surgimiento abrupto de nuevos grupos taxonómicos, no era para nada una generalidad del proceso evolutivo, esto es que “la continuidad [...] e intergradación gradual comúnmente ocurre entre lo que ciertamente son buenas especies y géneros” (p. 58).¹⁶⁵

Con base en lo anterior, Simpson distinguió tres tipos de evolución: microevolución, macroevolución y megaevolución. Al primero lo definió como los procesos *revelados por la genética experimental* que actúan sobre poblaciones po-

¹⁶⁵Cuando Simpson se refirió a *buenas especies y géneros* aludió a la verificación de un conjunto cuasi-perfecto de transiciones morfológicas graduales en la constitución de estos grupos.

tencialmente continuas. Al segundo como la evolución que involucra *el surgimiento y divergencia de grupos discontinuos*, es decir, en o cerca del nivel mínimo de discontinuidad genética.¹⁶⁶ Por último, a la megaevolución la concibió como el origen del resto de las categorías taxonómicas, con la particularidad de ocurrir a tasas de cambio más vertiginosas que en los otros dos tipos, supuesto que generaría la presencia de aparentes saltos en el registro.¹⁶⁷

Según Simpson, estos presuntos saltos se deben entonces a que, una gran población se fragmenta en una multitud de poblaciones pequeñas que a su vez evolucionan hasta alcanzar diversas ubicaciones ecológicas en un abanico de distribución geográfica y, de este modo, se generarían procesos de divergencia continua extremadamente rápidos que darían origen a las categorías taxonómicas respectivas — familias, órdenes, clases y phyla —.¹⁶⁸ Dada la extraordinaria velocidad de los procesos evolutivos que caracterizarían a la megaevolución, aunado a las condiciones fortuitas de fosilización presentes en los diferentes terrenos; la ocurrencia de tales procesos en regiones geográficas restringidas; así como el reducido tamaño de las poblaciones, contribuirían a la ilusión de un surgimiento discontinuo o por *saltos* de las especies en el registro geológico de acuerdo con modelo de Simpson.¹⁶⁹

¹⁶⁶En este caso se refirió exclusivamente al nivel de especie y el de género.

¹⁶⁷Erwin, 2000; Folguera, 2002.

¹⁶⁸Folguera, 2009, p. 285.

¹⁶⁹Este mecanismo hipotético fue una adecuación de la Teoría del Equilibrio Cambiante de Sewall Wright (1932), en el que Simpson combinó la concepción de las adaptaciones clave, las cuales permitirían a los individuos propagarse en ambientes infrautilizados, con la idea de los paisajes adaptativos. Éstos últimos se definen por una combinación de caracteres que deben aparecer juntos para establecer a un fenotipo bien adaptado. Los picos estarían separados unos de otros a través de *valles* que representarían un conjunto de rasgos que resultan en una disminución de la aptitud de los organismos. Finalmente, las transiciones entre picos adaptativos estarían mediadas por la mutación, la selección natural, la deriva genética y la migración, los cuales, junto con la condición preadaptativa que poseerían algunas poblaciones gracias a las adaptaciones clave, consti-

De esta manera, la megaevolución, esto es, la evolución ocurrida a grandes escalas, encuentra una diferencia cualitativa con los “tradicionales” ámbitos microevolutivo y macroevolutivo.¹⁷⁰

Existen razones para pensar que el motivo más probable por el cual Simpson se decantó por designar una tercer dimensión evolutiva — la megaevolución — se basó en la cuestión sobre el desinterés y/o la insuficiencia de los genetistas por realmente corroborar el origen de las categorías taxonómicas de mayor inclusión que el de la especie, pues, todo lo que la genética había podido constatar era el surgimiento de subgéneros, cuando mucho, por lo tanto, la génesis del resto de los taxones, a los que la genética había probado ser incapaz de acceder hasta el momento, debía ser encomendada a la paleontología.

Por consiguiente, *si el término “macroevolución” es aplicado al surgimiento de grupos taxonómicos que están en o cerca del nivel mínimo de la discontinuidad genética (especies y géneros), el estudio de la evolución a gran escala sería llamada por los paleontólogos “megaevolución” [...] La asunción, como en el trabajo de Goldschmidt, de que la megaevolución y macroevolución son lo mismo en todos los aspectos es más justificada que la asunción, tan violentamente atacada por Goldschmidt y otros, de que la microevolución y macroevolución difieren sólo en grado. Los paleontólogos tienen más razón para creer en una distinción cualitativa entre macroevolución y megaevolución que en una entre microevolución y macroevolución.*¹⁷¹

tuirían cambios evolutivos de gran velocidad a los que denominaría como *evolución cuántica* (Reznick & Ricklefs, 2009, p. 838).

¹⁷⁰*Ibidem.*

¹⁷¹Simpson, 1944, p. 98; cursivas mías.

En relación con las tres dimensiones evolutivas, Simpson, a continuación, teorizó tres tipos de ritmos evolutivos o *tempos*: 1) el *tempo* taquitético (rápido) — para explicar la *evolución cuántica* — surgió como un concepto teórico para todo un espectro de ritmos tan rápidos que era muy improbable que los cambios evolutivos que generasen fueran grabados en muchas circunstancias geológicas y, por lo tanto, este ritmo fue considerado el responsable de las notables discontinuidades en el registro fósil. 2) el *tempo* braditético (lento) para dar cuenta del asentamiento de las formas estables — también denominadas como fósiles vivientes — en zonas adaptativas constantes. Y 3) el *tempo* horotético (regular) para explicar la anagénesis ordinaria en la evolución filética — responsable, según él, de alrededor del 90% del registro fósil —.¹⁷²

En suma, debido a que el gran objetivo de Simpson fue establecer una independencia teórica de la paleontología para hacerla un campo de estudio relevante en el abordaje de la evolución al considerar que esta disciplina era la única en tener acceso al análisis fenomenológico de la *gran escala*, este autor rechazó la idea de aceptar directamente el aspecto más experimental de la genética de poblaciones para dar una razón de las pautas mostradas en el registro geológico, lo que acarrearía consecuentemente el argumento de la imperfección de éste; en cambio, Simpson propuso un método inferencial de los modos evolutivos a partir de la descripción de los *tempos* — braditético, horotético y taquitético — con el fin de formular una teoría macroevolutiva desde la paleontología. No obstante, Simpson sostuvo en todo momento que cualquier cambio evolutivo debía ser *consistente* con

¹⁷²Gould, 1994, p. 6767.

los principios de la genética moderna, hecho que representó una limitación para el alcance de su propósito original y, por tanto, propició que la paleontología se mantuviera como una disciplina obsecuente de los fundamentos de la genética de poblaciones¹⁷³ y limitada a la presentación de la evidencia que corroborara el modo en el que esta última dictaba que la evolución ocurría.¹⁷⁴

Sin embargo, un importante número de evolucionistas no quedaron conformes con la resolución propuesta por la Síntesis, en especial porque este modelo parecía incapaz para explicar los fenómenos que involucraban la enorme ráfaga de novedades morfológicas mostradas en el registro geológico, como las caracterizadas en la era neoproterozóica o en el periodo Cámbrico; es de esta manera que, ante el insistente reclamo de que la paleontología no apoyaba un patrón gradual de cambio evolutivo tal como el que se predijo o asumió en la Teoría Sintética, en 1972, los paleontólogos Niles Eldredge y Stephen Jay Gould formularon la Teoría de los Equilibrios Puntuados. Esta teoría retomó los viejos pero controversiales reconocimientos de la llamada *estasis morfológica* y del *cribado de especies* exhibidas en el registro fósil como los bastiones para combatir el extrapolicionismo de la Síntesis en su propósito de explicar el origen de la dimensión macroevolutiva.¹⁷⁵

¹⁷³Actualmente, gracias a las reflexiones teóricas de Stebbins & Ayala (1981) y Ayala (1982), la Teoría Sintética admite una autonomía macroevolutiva epistémica (mas no ontológica) de los principios que rigen a la microevolución. Esto es, pese a que insisten en que los mecanismos causales del fenómeno macroevolutivo deben ser consistentes con los fundamentos genético-poblacionales identificados en la dimensión microevolutiva, los patrones de la macroevolución son impredecibles con la simple apelación y extrapolicación de los mecanismos microevolutivos pues reconocen que la macroevolución ostenta propiedades emergentes.

¹⁷⁴Gould, 1994; Folguera, 2009.

¹⁷⁵Carroll, 2000; Erwin, 2000; Theßen, 2005; De Renzi, 2009.

Esta teoría paleontológica planteó que todos los eventos de evolución virtualmente relevante¹⁷⁶ ocurren bajo el modelo de largos periodos geológicos de estabilidad morfológica — fase de equilibrio — interrumpidos por cortos y rápidos episodios de especiación¹⁷⁷ — fase puntuada —.^{178 y 179} Una de las consecuencias de asumir este modelo fue que los cambios evolutivos se concentraban en los eventos de especiación y ya no dentro del continuum temporal de las especies.¹⁸⁰

La evolución no es la transformación de partes anatómicas y piezas, lenta y sostenida que fue tradicionalmente considerada de ser. En vez, no pasa mucho por los verdaderos periodos largos de tiempo. Cuando la evolución ocurre, lo hace muy rápidamente, en poblaciones geográficamente aisladas. Este es el conjunto de ideas centrales de lo que pronto se llamará “equilibrios puntuados.”¹⁸¹

¹⁷⁶*Relevante* en términos de la paleontología, pues esta disciplina es incapaz de abordar el estudio de los cambios en las frecuencias alélicas dentro de las poblaciones, por lo tanto, asume a la evolución como los cambios morfológicos entre los diferentes linajes.

¹⁷⁷Según esta teoría, a diferencia del modelo sintético, la mayor parte del cambio evolutivo no procede por las transformaciones morfológicas de poblaciones ancestrales a poblaciones descendientes sin derivarse (anagénesis), sino, en cambio, mediante un modelo de especiación que genera bifurcaciones (cladogénesis), en el que la población ancestral persiste en su forma original (Eldredge & Gould, 1972; Pagel, 2002).

¹⁷⁸Mayr señala que esta teoría se fundó en los cimientos de su mecanismo de especiación peripátrica (1963), la cual sugiere que una nueva especie se originaría a partir de una pequeña población aislada de otra ya existente. A causa del reducido tamaño de la población apartada, el cambio evolutivo sería relativamente rápido con una mayor influencia de la deriva genética. La gran restricción espaciotemporal de dicha población intuiría como consecuencia que la transición gradual fuese muy improbable de registrarse en términos paleontológicos (Mayr, 1982; De Renzi, 2009).

¹⁷⁹Sober, 1982; Ayala, 1982; Maurer, *et al.*, 1992; Hull & Ruse, 1998; Kutschera & Niklas, 2004; De Renzi, 2009.

¹⁸⁰De Renzi, 2009, p. 235.

¹⁸¹Eldredge, 2008, p. 113.

En este aspecto, los equilibrios puntuados no hicieron ninguna observación adicional acerca del patrón que exhibía el registro fósil, en cambio, simplemente aceptaron de manera íntegra el predominio de la estasis morfológica y la aparición abrupta de los linajes como los datos literales de la mayoría de las morfoespecies.¹⁸²

La tesis de los equilibrios puntuados surgió como una explicación que, en un principio, buscaba que los estudios paleontológicos fueran congruentes con el mecanismo de la especiación peripátrica de Mayr (1954), pues se había hecho evidente una contradicción disciplinar e ideológica del modelo de la especiación geográfica con el patrón darwiniano clásico del gradualismo filético o anagénesis — el cual no intuye derivaciones, por lo que se mantiene una misma especie en todo momento —. Por otro lado, al reconocer el origen abrupto y la estasis como un fenómeno auténtico del cambio evolutivo, Eldredge y Gould pretendieron cambiar la perspectiva convencional que se tenía sobre el registro fósil bajo el paradigma uniformitarista el cual lo consideraba *imperfecto*; de esta manera, bajo el nuevo enfoque, el registro fósil quedaría entendido plenamente sin la necesidad de generar explicaciones auxiliares que dieran cuenta del porqué de su incompletitud.¹⁸³

De acuerdo con lo anterior, el modelo puntuacionista habría surgido como una teoría complementaria de la Síntesis, sin embargo, a los pocos años de su creación, los artífices de la Teoría de los Equilibrios Puntuados radicalizaron sus concepciones al proponerse que la macroevolución se apreciara como un campo de estudio autónomo, independiente de la llamada *teoría microevolutiva* derivada de los fundamentos de la genética de poblaciones. Esto ocurrió cuando juzgaron

¹⁸²Pagel, 2002, p. 964.

¹⁸³Cf. Cachón y Barahona, 2002.

pertinente establecer una diferencia procesual básica entre los mecanismos que conducían a la microevolución y aquellos responsables de la especiación *per se*.¹⁸⁴

Para sustentar tal proposición, plantearon a las especies como los individuos legítimos de la dimensión macroevolutiva, ya que, si la evolución ocurre como eventos discretos en vez de proceder en un extenso continuo,¹⁸⁵ esto necesariamente implicaría que las especies tienen efectivamente un nacimiento, una persistencia y una muerte definidas, por tanto, éstas poseerían propiedades únicas e irreducibles al nivel evolutivo inferior.¹⁸⁶

En este sentido, Gould (1994) subrayó que “para ser una unidad de selección, los objetos biológicos deben incorporar cinco propiedades básicas: puntos de nacimiento, puntos de muerte, suficiente estabilidad a través de su existencia, reproducción y, herencia de rasgos paternos mediante la prole. (Las tres primeras propiedades son requeridas para individualizar cualquier elemento nombrado como una entidad distinta en vez de un segmento arbitrario de un continuo; las últimas dos son prerequisites para los agentes de la selección darwiniana, definidos como éxito reproductivo diferencial” (p. 6769).

Con base en el bosquejo que hicieron Eldredge y Gould sobre los patrones de especiación y extinción que distinguirían al nivel macroevolutivo, así como las discusiones sobre la autonomía de las especies para considerarlas verdaderas uni-

¹⁸⁴*Ibidem*, p. 90.

¹⁸⁵Según la perspectiva del uniformitarismo evolutivo, si las poblaciones mantienen un flujo genético constante, entonces no es posible clamar por un estatus de individualidad para las especies, que es, como entidades que pueden convertirse en unidades activas de la evolución por derecho propio (Pagel, 2002, p. 967).

¹⁸⁶Ayala, 1982; Gould, 1982; Thompson, 1982; Erwin, 2000.

dades evolutivas, Steven Stanley en 1975 propuso la *selección de especies* como un mecanismo análogo a la selección de individuos en la dimensión macroevolutiva.¹⁸⁷ La selección natural en el nivel del individuo es entendida en términos de reproducción diferencial y supervivencia de los organismos causadas por la variación heredable que influye sobre la aptitud, la cual, a su vez, es un producto de la interacción entre los rasgos de un organismo y su ambiente. En el nivel de la especie, la selección se referirá a la reproducción diferencial y/o extinción de especies ocasionada por la variación heredable en aptitud.¹⁸⁸ En otras palabras, la selección de especies es *la interacción entre variación de caracteres emergentes heredables y el ambiente el cual causa diferencias en especiación y/o ritmos de extinción entre variantes de especies dentro de un grupo monofilético*.¹⁸⁹

En este tenor, los puntuacionistas aceptaban entonces la acción de las dinámicas evolutivas clásicas, pero únicamente dentro de los periodos de equilibrio, mientras que los *eventos de evolución relevantes* — especiación — eran generados por el mecanismo de la selección de especies y las macromutaciones guiadas por las constricciones del desarrollo.¹⁹⁰

El atributo extremista de los Equilibrios Puntuados que los distinguiría de las consideraciones del modelo sintético fue que Eldredge y Gould estimaron que, durante los periodos de estasis, las poblaciones son incapaces de responder de ma-

¹⁸⁷Maurer, *et al.*, 1992; Dietrich, en Ayala & Arp, 2010.

¹⁸⁸Grantham, 1995, p. 305.

¹⁸⁹Vrba, 1984, en Ho & Saunders, p. 323; cursivas mías.

¹⁹⁰Gould, en Milkman, 1982b; Sober, 1982; Cachón y Barahona, 2002.

nera adecuada a la selección natural debido a las constricciones genéticas,¹⁹¹ dichas las cuales pueden flexibilizarse si la población en cuestión experimenta un cuello de botella. En este sentido, la deriva genética puede iniciar la evolución hacia un equilibrio genético diferente, en la que se constituiría una nueva especie aislada de la especie madre. Por tanto, la evolución morfológica ocurre de manera concertada con el evento de especiación; en consecuencia, la *especie hija* se origina como una población pequeña y geográficamente localizada, en el que la transición evolutiva de un fenotipo a otro se produce rápidamente, por consiguiente, su existencia sólo puede ser documentada en el registro fósil si extienden su rango geográfico.¹⁹²

En el sentido más inmediatamente práctico, los Equilibrios Puntuados definieron a la estasis morfológica como un fenómeno relevante y legítimo — en consecuencia, se ostentó como una singularidad bastante desconcertante para las expectativas del gradualismo darwiniano —. Previo a la propuesta de Eldredge y Gould, los paleontólogos solían interpretar los ya bien conocidos periodos extensos de invariabilidad morfológica como una *vergüenza* que sólo evidenciaba el fracaso del registro geológico por documentar la evolución, por tanto, consideraban despreciable su estudio activo como un fenómeno interesante y genuino.¹⁹³

¹⁹¹Cachón y Barahona (2002) señalan que los autores de la Teoría de los Equilibrios Puntuados, en su *versión fuerte* (Hoffman, 1992), asumieron que los eventos de especiación debían de ser muy rápidos, casi instantáneos, a causa de las revoluciones genéticas que interpretaron de manera similar a las macromutaciones de Goldschmidt, las cuales conducirían al surgimiento *inmediato* de nuevos taxones supraespecíficos (p. 90).

¹⁹²Futuyma, 2015, en Serelli & Gontier, pp. 41-42.

¹⁹³Pagel, 2002, p. 966.

Originalmente, los periodos de estasis morfológica fueron interpretados como consecuencia de la selección estabilizadora debido a la constancia de las condiciones ambientales, no obstante, como posteriormente se demostró a través de diversas investigaciones, las especies permanecían estáticas, aunque los componentes bióticos y abióticos de sus respectivos ambientes cambiasen pronunciadamente. Es por ello que, particularmente Eldredge, optó por redirigir la explicación de la estasis al fenómeno del seguimiento del hábitat. Esto es, las especies tenderían a migrar hacia regiones con condiciones ambientales similares a las que estuvieran adaptadas previamente, en vez de permanecer en un mismo territorio para *forzar* su evolución.¹⁹⁴ En este sentido, la estasis, para Eldredge y Gould, implicaba una fuerte estabilidad fenotípica debida a la cohesión del genotipo inherente a los organismos que se impondría frente a las diversas presiones de selección, por lo que, este fenómeno se entendió como una ausencia de variación dentro de las poblaciones.¹⁹⁵

Sin embargo, de manera casi simultánea, algunos partidarios de la Teoría Sintética realizaron diversos esfuerzos explicativos para apropiarse del fenómeno de la estasis, el concepto más desafiante de los Equilibrios Puntuados hacia la Síntesis, en consonancia con los principios causales que rigen ese modelo evolutivo. En consecuencia, algunas de las propuestas más importantes en este sentido versaron en el rechazo de la ausencia absoluta de variación y, en cambio, se invocó el mecanismo de la selección normalizadora (Williams, 1992) la cual explicaría que la variación se siguió produciendo de manera continua, pero, dicha variación, nunca difirió mucho de las formas ancestrales, las cuales resultarían

¹⁹⁴Bokma, 2015, en Serelli & Gontier, p. 98.

¹⁹⁵Cf. Cachón y Barahona, 2002.

mucho más constantes en términos geológicos, por lo cual, los representantes de las variantes innovadoras, al tener un periodo de vida más breve, pasarían prácticamente inadvertidos para el registro fósil, hasta que ocurriese un evento de especiación verdadera.¹⁹⁶

De esta manera, pese a que los defensores del puntuacionismo pretendieron desbancar al paradigma sintético como el modelo teórico más afortunado para explicar la evolución,¹⁹⁷ finalmente, la Teoría Sintética, al lograr agenciarse la causalidad de la estasis, demostró que esta hipótesis no era incompatible con sus principios experimentales de la genética de poblaciones ni atentaba contra su núcleo teórico, por tanto, fue muy bien incorporada al seno explicativo de esta teoría.¹⁹⁸

Sin embargo, como lo recalca Sober (1982), tanto el gradualismo como el puntuacionismo no deben ser vistos como causas del fenómeno evolutivo sino como efectos. Esto es, si la evolución ha sido lenta y gradual o, en cambio, ha procedido por un modelo de *ajustes* y *arranques* es una cuestión meramente acerca del qué pasó, no del por qué.

En relación con el argumento anterior, debemos distinguir los dos grandes pilares filosóficos de la Teoría Sintética de la Evolución: el principio de la gradualidad y el principio del continuo. La Teoría de los Equilibrios Puntuados no desafió a ambos principios, sino únicamente a aquel del continuo en el sentido de la constancia u ocurrencia incesante del proceso como lo reflexionó Darwin.

¹⁹⁶*Ibidem*, p. 102.

¹⁹⁷Cachón y Barahona, 2002; Kutschera & Niklas, 2004.

¹⁹⁸Ayala, 1982; Cachón y Barahona, 2002.

Una vez que la evolución había ocurrido — a través de una ráfaga veloz de cambio en especiación — las cosas parecieron ralentizarse a un arrastramiento evolutivo — por millones de años. Esta estabilidad — ahora conocida como *estasis* — fue lo que siempre hizo parecer a los “equilibrios puntuados” tan antidarwinista para muchos biólogos [...] El mensaje eterno de Darwin fue que el cambio evolutivo es continuo, gradual y progresivo en su totalidad. Dado el paso de suficiente tiempo, el cambio evolutivo de este tipo sería virtualmente inevitable.¹⁹⁹

Por consiguiente, Sober (1982) y Dawkins (1996) precisaron a esta teoría como una mera hipótesis de ritmos evolutivos diferenciales, es decir, *una modificación del modelo gradualista de Darwin, no una teoría saltacionista*.²⁰⁰ Por este motivo, la Teoría de los Equilibrios Puntuados persiste en la actualidad como un modelo de aplicación limitada para casos particulares de la evolución, situación que la identifica como una teoría de rango medio que, por tanto, constituye ahora parte del *cinturón protector* de la Teoría Sintética de la Evolución.²⁰¹

Empero, como lo apunta Bokma (2015), a pesar de la supuesta conciliación entre los Equilibrios Puntuados y la Síntesis, aún persiste una *relación insatisfactoria* entre la genética y la paleontología, ya que, si la evolución es un proceso tan obvio, e incluso inevitable, como lo sostiene la Teoría Sintética, entonces ¿por qué las especies frecuentemente fallan en adaptarse al cambio ambiental? Puesto de otra manera, si los principios que sustenta la Síntesis para dar cuenta de la inevitabilidad de la adaptación, entonces, cuando el seguimiento del hábitat ya no es posible, la selección natural debería haber actuado sobre las especies para que se adaptasen

¹⁹⁹Eldredge, 2008, p. 112.

²⁰⁰Dawkins, 1996, citado en Pérez, *et al.*, 2010, p. 863; cursivas mías.

²⁰¹Cf. Cachón y Barahona, 2002.

al cambio ambiental. No obstante, esto raramente sucede y, por lo tanto, la extinción, que es el destino de la mayoría de las especies, es la mejor evidencia de que las especies fallaron en adaptarse, en vez de una exclusión competitiva a causa de los mecanismos microevolutivos.²⁰²

Esto es a lo que diversos autores se han referido como los descuidos de la Teoría Sintética por explicar los patrones y causas de la extinción de manera apropiada. En 1985, la paleontóloga américo-alemana Elisabeth Vrba, identificó y describió periodos intensos de reestructuración taxonómica y ecológica relativamente rápidos, a los cuales denominó pulsos de renovación — *turnover pulses* —. Para ella y otros autores, estos pulsos son los principales impulsores que moldean los patrones taxonómicos y las tendencias de su disparidad y diversidad, los cuales, usualmente involucran dinámicas estocásticas y no lineales provocadas por perturbaciones ambientales de magnitud variable.²⁰³

En años más recientes, Eldredge ha sido el principal sustentante y desarrollador de la Teoría del Balde de Chapoteo — *Sloshing Bucket Theory* — la cual parte de la hipótesis de los *turnover pulses* de Vrba —. La Teoría del *Sloshing Bucket* sostiene una relación directamente proporcional entre la magnitud de los cambios que se suscitan en el contexto ecológico debido a perturbaciones de naturaleza biótica y/o abiótica, con la magnitud de un eventual episodio de diversificación biológica que reconstituya, rehabilite o reemplace el ecosistema impactado dependiendo del grado de la afectación sufrida.²⁰⁴

²⁰²Maynard-Smith, 1989; Reznick & Ricklefs, 2009; Bokma, 2015, en Serelli & Gontier, 2015.

²⁰³Tëmkin & Eldredge, 2015, en Serelli & Gontier, p. 216.

²⁰⁴Cf. Eldredge, 2007; Eldredge, en Eldredge, *et al.*, 2016.

Mientras mayor sea la magnitud del evento ambiental, mayor será el cambio en los ecosistemas, incluyendo la magnitud de la pérdida de diversidad a través de la extinción; mientras mayor sea la pérdida de taxones superiores, más diferentes serán los taxones recién evolucionados, y por lo tanto la naturaleza de los ecosistemas subsiguientes que reemplazaron los sistemas perturbados anteriores. Pensando en nuestro diagrama, es como agua chapoteando en el balde (el tamaño de los derrames depende de qué tan fuerte es sacudido el balde).²⁰⁵

En este contexto, Eldredge considera que la mayoría de los eventos evolutivos ocurren en *renovaciones* — *turnovers* — regionales de magnitud intermedia, cuando la extinción de especies conduce a la rápida de nuevas especies. Bajo esta lógica, no pasa mucho en términos de evolución morfológica discernible hasta que el cambio ambiental es suficientemente severo. Es decir, una perturbación de pequeña magnitud (que incluye el perecimiento de los individuos) no conducirá a un cambio apreciable. Por el contrario, una devastación de grandes dimensiones, puede conducir a la extinción de taxones enteros — fomentando la evolución de otros grupos taxonómicos de mayor inclusión —. Finalmente, en escalas espaciotemporales intermedias — donde son solo las especies individuales las que son llevadas a la extinción, mas no lo taxones supraespecíficos — las nuevas especies evolucionan poblando los ecosistemas modificados.²⁰⁶

Bajo este paradigma, el gradualismo amparado por la Síntesis, empíricamente se revela como una fantasía, pues, al igual que en los tiempos de Lamarck — el primero en interpretar la transformación gradual de las especies a lo largo del tiempo para explicar el controvertido fenómeno del reemplazo recurrente de especies en el

²⁰⁵*Ibidem*, p. 14.

²⁰⁶*Ibidem*.

registro fósil — cuando sustentó que las especies no eran entidades estables debido a que evolucionaban constantemente fuera de existencia mientras evolucionaban a sus descendientes de manera *lenta, suave e intergradicional*, los ilustrados de la época que admitían la mutabilidad o *trasmutación* de las especies lidiaron con la autenticidad del modo evolutivo gradual a causa de la falta de evidencia en los estratos geológicos, situación que enfatizó la propia Teoría de los Equilibrios Puntuados.²⁰⁷

En conclusión, es posible intuir que estas propuestas teóricas innovadoras desde la paleontología — los equilibrios puntuados, la selección de especies, los pulsos de renovación y el balde de chapoteo — plantean una aproximación sobre el estudio de la evolución en el que el principio conservador del reduccionismo sintético pierde protagonismo, pues, si bien, la Síntesis Moderna, o la Teoría Evolutiva Estándar, ha insistido en poner el énfasis en la simplificación del fenómeno evolutivo a los aspectos genético-moleculares — también reconocida como la visión atemicista — la teorización e identificación de propiedades emergentes en las unidades y patrones evolutivos de la dimensión macroevolutiva, vislumbra la noción de una estructura jerárquica de la evolución.²⁰⁸

²⁰⁷Cf. Eldredge, en Eldredge, *et al.*, 2016.

²⁰⁸De Renzi, 2009, p. 236.

Evo-devo, jerarquía evolutiva, síntesis extendida y autoorganización: propuestas contemporáneas para la reconciliación de la micro y la macroevolución

La vida no es sino una etapa más en la inevitable evolución de la materia. Por ello es de esperarse que exista en diversos confines del universo y que la vida en la Tierra tal como la conocemos, sea un mero ejemplo de un proceso generalizado, una consecuencia de la inalcanzable fuente creativa del universo en expansión.

– Miramontes, 2009

La preservación y la defensa del gradualismo filético y otras posturas de la Síntesis asociadas al principio del uniformitarismo evolutivo como los únicos fundamentos válidos en el estudio de la evolución requirió de un esfuerzo en conjunto y concreto por desacreditar las perspectivas antagónicas. Es esto a lo que Gould describió acertadamente como el *endurecimiento de la Teoría Evolutiva*, postura que suscitó una creciente insistencia, por parte de este modelo, en enfatizar el carácter adaptativo de los rasgos de todos los organismos, lo cual culminó en la instauración del llamado programa adaptacionista.²⁰⁹

Este *endurecimiento* ha logrado instalarse en una parte importante de los análisis realizados en la actualidad respecto a la relación macroevolución-microevolución presentándola como un debate ya resuelto y al que sólo algunos nostálgicos se aferran.²¹⁰

²⁰⁹Cf. Vergara-Silva, 2002.

²¹⁰Folguera, 2010, p. 292; cursivas mías.

En este sentido, es necesario reconocer que la actual Teoría Sintética de la Evolución surgió en una época reduccionista, ilustrada por la generación del movimiento *Unidad de la Ciencia* que fue promovido por los filósofos del Círculo de Viena y por el contexto intelectual denominado *modernismo*. El énfasis que caracterizó a este movimiento fue en lo abstracto, lo simplificado, lo completamente universal, los principios que subyacen en la construcción de lo complejo, desde lo más pequeño hasta lo general; por tanto, la idea de aceptar una autonomía teórica para la macroevolución que se viera reflejada en la concepción de una teoría macroevolutiva independiente de los postulados reconocidos en la microevolución, resultó una noción claramente antitética.²¹¹

Wagner y Laubichler (2004) expusieron que los fundadores de la Teoría Sintética hicieron afirmaciones demasiado extensas al establecer que la evolución debe ser gradual, continua y que los patrones macroevolutivos pueden ser explicados completamente por la sola acción de la selección natural y la adaptación al ambiente, por lo tanto, consideraron que esto había provocado que la Síntesis abandonara el reino de la ciencia y se convirtiera en una mera ideología.²¹²

La macroevolución puede abordarse desde su dimensión descriptiva y/o causal; no obstante, la extrapolación que practica el modelo sintético, al fundarse sobre la concepción canónica del cambio evolutivo que asumió Darwin a través de la acumulación, la gradualidad y la lentitud del proceso directriz — en la que *los procesos intraespecíficos observables en las pequeñas escalas y cortos tiempos en las poblaciones modernas, pueden, por la acumulación constante de pequeños*

²¹¹Gould, 1994, p. 6768.

²¹²Wagner & Laubichler, 2004, p. 97.

incrementos a través de la inmensidad del tiempo geológico, producir la panoplia completa de los patrones evolutivos observados en la integridad del árbol de la vida —²¹³ anula tajantemente la causalidad macroevolutiva y, en cambio, la restringe a un término descriptivo el cual sólo se invoca para caracterizar la magnitud taxonómica del cambio que produjeron los mecanismos de la microevolución.²¹⁴

Apenas una década después de la formulación de la Teoría de los Equilibrios Puntuados, Gould (1982b) sugirió que la tendencia evolutiva de la que daba cuenta este modelo — largos patrones de estasis interrumpidos ocasionalmente por rápidos eventos de cambio morfológico — debería ser el reflejo de una dinámica interna de los organismos relacionada con una reorganización súbita en los sistemas reguladores del genoma que, en consecuencia, fomentarían procesos de especiación previos a la adaptación, seguidos por la selección de las especies resultantes — en lugar de la selección de las variantes de individuos dentro de una especie —. La o las especies sobrevivientes de este proceso volverían a establecerse en estasis morfológica extensa gobernada por las constricciones internas de los sistemas de desarrollo.²¹⁵

En este sentido, los puntuacionistas afirmaban entonces que las mutaciones con grandes efectos fenotípicos — macromutaciones y mutaciones sistémicas — debieron haber sido responsables en gran medida del cambio macroevolutivo que estaría basado en la rapidez con la que las discontinuidades morfológicas están en

²¹³Pagel, 2002, p. E-24; cursivas mías.

²¹⁴Vera-Cortés, 1996-1999; Pagel, 2002.

²¹⁵Gould, en Milkman, 1982b, p. 36.

el registro.²¹⁶ Esto dio pie a que se argumentara que la especiación rápida fue la causante de generar una brecha entre la micro y la macroevolución.²¹⁷

Si bien hay un amplio acuerdo de que existe el fenómeno de la microevolución, el problema se origina cuando se pretende extrapolar a la macroevolución bajo la premisa de que suficiente microevolución puede dar cuenta de las enormes diferencias entre los linajes, como una bacteria y un ser humano. Hay razones experimentales suficientemente contundentes para pensar que esto no es así, pues parece haber algún tipo de *envoltura de variabilidad limitada* que rodea a las especies. La mejor evidencia de esto es la selección artificial, pues a medida que plantas o animales son criados en una dirección determinada, nos topamos con un tipo de barrera que se refleja en términos de esterilidad o reversión a formas anteriores.²¹⁸

La aptitud de los organismos está determinada no solo por su ambiente externo, sino también, y tal vez de manera predominante, por qué tan bien funcionan de manera interna. Consecuentemente, los rasgos evolucionarían para formar complejos coadaptados. Este principio es en gran parte descuidado en la Teoría Sintética, la cual se enfoca casi exclusivamente en los factores evolutivos externos, pero ciertamente no es nuevo.²¹⁹

En 1965 el ingeniero industrial y financiero escocés Lancelot Law Whyte, en su libro *Internal factors in evolution*, propuso el concepto de *selección interna* como una segunda fuerza autónoma y directriz del cambio evolutivo a la par de la selección natural. Este concepto se consolidó a partir de los numerosos reclamos

²¹⁶Depew, 1986; Erwin, 2000.

²¹⁷Erwin, 2000, p. 78.

²¹⁸Hull & Ruse, 1998, p. 689.

²¹⁹Schwenk & Wagner, 2001; Seaborg, 1999, citados en Bokma, en Serelli & Gontier, 2015, p. 101.

hechos por diversos autores respecto a la omisión en la que el darwinismo había incurrido en torno a las exigencias de la coordinación interna de las partes que Georges Cuvier enfatizó en su *Principio de la correlación de las formas en los seres organizados* (1812), en las cuales, el naturalista francés, clamó por una correspondencia mutua de las partes que constituyen a los organismos.²²⁰

De acuerdo con lo anterior, Cuvier rechazó la noción de la gradualidad evolutiva debido a que sus estudios de anatomía comparada lo hicieron considerar a *los organismos como todos integrados, en los que cada forma y función de las partes fueron articuladas en el cuerpo entero. Ninguna parte podría ser modificada sin afectar su integridad funcional.*²²¹ La perspectiva de que los rasgos forman complejos coadaptados, sin embargo, implica que la aptitud de cualquier rasgo, y por tanto del organismo como un todo, depende de los rasgos y de sus relaciones mutuas, en vez de recaer en la relación simplista de los rasgos individuales con el ambiente exterior como lo asume la Síntesis.²²²

Con base en este principio *cuveriano*,²²³ Whyte concibió a la *selección interna* como el proceso encargado de actuar directamente sobre las mutaciones en los niveles molecular, cromosómico y celular en función de la *capacidad sistémica para una actividad coordinada* en vez de una cuestión de lucha y competición. En virtud de ello, Whyte estimaba que la coordinación interna era tan necesaria como la adaptación externa a las presiones impuestas por el ambiente.²²⁴

²²⁰Cf. Caponi, 2008.

²²¹Cuvier, 1798, en Rudwick, 1997, citado en Bokma, en Serelli & Gontier, 2015, p. 101.

²²²*Ibidem*, p. 102.

²²³Denominado "les conditions d'existence" (1798) (Bokma, en Serelli & Gontier, 2015, p. 102).

²²⁴Caponi, 2008, p. 165.

En este sentido, Whyte arguyó que cualquier cambio en las estructuras y funciones de todo organismo debían adecuarse a una serie de reglas de orden que tenían que ser satisfechas por las partes internas y procesos de cada ser vivo capaz de desarrollarse y vivir en un ambiente determinado, a las que denominó *Condiciones Coordinativas* (CC). Las CC de Whyte, por tanto, intuyeron una similitud con el *Principio de las condiciones de vida* de Cuvier en términos de la coherencia funcional; además, el razonamiento de este evolucionista no sólo se refirió a la coordinación interna de las partes en los organismos plenamente formados, sino también a la coordinación y coherencia de las distintas etapas de su ontogenia. En consecuencia, para Whyte, la ontogenia era teóricamente más importante que la filogenia, en tanto la filogenia no es más que una secuencia de relatos ontogenéticos.²²⁵ A este respecto, para que se haya logrado producir una modificación estructural en el estado adulto de un organismo, la evolución tuvo que haber incidido primero sobre el proceso embriológico responsable por tal rasgo.

Más tarde, a lo largo de la década de los 80, el evolucionista español Pere Alberch desarrolló estudios sobre la naturaleza genética de las teratologías no funcionales — claramente no adaptativas — presentes en los individuos de diversas especies. La justificación de centrar su análisis en estos rasgos fue que tales desviaciones del desarrollo a menudo resultan en formas letales y con una menor adaptación que la de sus antecesores. Por tanto, bajo la lógica adaptacionista, la selección natural debería impedir su origen o, incluso, contribuir a su pérdida. Empero, la realidad es que las teratologías no dejan de surgir de manera recurrente pese a la acción en contra de la selección natural.²²⁶

²²⁵*Ibidem*, pp. 165-166.

²²⁶García-Azkonobieta, 2005, pp. 102-103.

Los estudios de Alberch tuvieron un gran impacto en el campo de la macroevolución en tanto este investigador entrañó que las posibles transformaciones morfológicas no disponían de un fundamento azaroso, como lo asumía la Teoría Sintética, sino que ciertas alteraciones morfológicas serían más probables de generarse que otras a causa de la esencia no lineal del desarrollo embrionario, esto debido al establecimiento de tendencias internas las cuales delimitarían previamente las pautas de cambio disponibles para la selección natural.²²⁷

En este mismo orden de ideas, se adujo, particularmente por los embriólogos, que la ontogenia impone restricciones que determinan o encauzan las direcciones del cambio evolutivo.²²⁸ Tales características serían dependientes de los llamados *constraints* — o constricciones — las cuales son inherentes a los programas del desarrollo, que son el conjunto de factores genéticos y epigenéticos que definen la secuencia de eventos vinculados a la temporalidad y al orden que constituye la ontogenia de los organismos.²²⁹

Para proveer un contexto más detallado de lo anteriormente expuesto, en un artículo de 1982, Pere Alberch criticó el fundamento de la Síntesis Evolutiva que considera a la selección natural como la fuerza determinística única en el proceso de cambio evolutivo, pues alegó sagazmente que esta teoría es adecuada para pronosticar lo que es más probable de sobrevivir una vez que los organismos se produjeron, pero es incapaz de explicar los fenotipos que tienen mayor probabilidad

²²⁷De Renzi, 2009, p. 240.

²²⁸En consonancia con Whyte, para que las variaciones heredables pudiesen surgir y ser sujetas de la selección natural, éstas debían antes producir cambios compatibles con las Condiciones Coordinativas; consecuentemente, las CC impondrían restricciones sobre la generación de variación (Cf. Caponi, 2008).

²²⁹Alberch, 1982; Müller & Wagner, 1991, citados en Vasallo, 1995, p. 45.

de generarse. En virtud de lo anterior, propuso un enfoque alternativo a esta visión en la que hizo énfasis en la organización interna de los organismos a través de postular las constricciones del desarrollo como los verdaderos factores determinísticos del proceso evolutivo, en tanto estos encauzamientos serían los responsables de establecer las vías sobre las cuales el cambio podría suscitarse.

En este mismo trabajo, Alberch apeló a un diagrama que exhibía poblaciones discretas y, tras establecer que la naturaleza no es un continuo irrestricto de formas, planteó las dos soluciones viables que podrían argumentarse frente al problema de explicar la discontinuidad exhibida entre los linajes: 1) los espacios vacíos mostrados comprenden las formas no adaptativas que fueron eliminadas eventualmente por la selección natural y que a causa de la imperfección del registro fósil están ausentes; y 2) los espacios vacíos son el reflejo de las constricciones internas de los organismos, pues los programas de desarrollo no fueron compatibles con la generación de las aparentes morfologías intermedias predichas por la Síntesis Evolutiva.

Los patrones filogenéticos están determinados, en gran medida, por el carácter encauzador que presenta el programa de desarrollo. La variación morfológica, a nivel macroscópico, no está distribuida de forma continua, sino que lo hace según un conjunto finito de estados discretos.²³⁰

El problema del internalismo fue que la llegada del darwinismo supuso fundamentar la explicación de los principios de la organización biológica en la continuidad filogenética, por tanto, la *unidad de tipo*, la cual era el fundamento organizador de los formalistas, quedó imbuida en la noción del *origen común*.²³¹ De

²³⁰Alberch, 1980, citado en Vasallo, 1995, p. 45.

²³¹Amundson, 1998, citado en García-Azkonobieta, 2005, p. 131.

este modo, el estudio de los principios causales de la organización, que en ese entonces era una labor realizada primordialmente por la embriología, fue relegada a un papel secundario.

Darwin ya vislumbraba que las semejanzas embriológicas serían un argumento esencial a favor del vínculo entre los diferentes grupos de animales. No obstante, en la Teoría Sintética de la Evolución este elemento explicativo se omitió, es decir, la explicación en torno al ¿cómo las estructuras cambian? o al ¿por qué las nuevas estructuras surgen?²³² Sober señaló que esta omisión no fue trivial, pues el creer en el abrumador poder de la selección natural dejó poca cabida para los mecanismos que atendieran el origen de la forma de los organismos, de modo tal que las restricciones hipotetizadas sobre el influjo de la selección siempre fueron superadas por la excesiva confianza en la capacidad rectora de la selección misma.²³³

La llave para acceder a las respuestas de las cuestiones arriba planteadas es la biología evolucionaria del desarrollo — *evo-devo* — pues es la disciplina que se encarga de estudiar cómo se originan y evolucionan las estructuras complejas, a partir del estudio de las dinámicas del desarrollo.²³⁴

La *evo-devo*, por tanto, se orienta al estudio de la filogenia de los genes de control del desarrollo, los fenómenos embriológicos y su papel en las propiedades de la evolución morfológica estimando a la heterocronía — alteraciones en la sincronización de las estructuras — y a la heterotropía — alteraciones en la posición de éstas — como los factores cardinales que inducen el cambio evolutivo.²³⁵

²³²Pérez, *et al.*, 2010, p. 865.

²³³Sober, 1982, p. 316.

²³⁴*Cf.* Pérez, *et al.*, 2010.

²³⁵*Cf.* Theßen, 2005.

En el 2000, Jablonski ya apuntaba a que la perspectiva micromutacional única del cambio evolutivo en las poblaciones parecía cada vez más insostenible debido al creciente número de estudios que señalaban que los genes de grandes efectos — la mayoría de ellos presumiblemente involucrados en el desarrollo regulador — ciertamente juegan un papel relevante tanto en los procesos de divergencia como en los de adaptación.²³⁶

En el mismo año, Carroll expuso que el desarrollo de los planes corporales más complejos conformados por una multitud de tipos celulares distintos, así como de estructuras anatómicas requirieron de un sistema de control genético innovador ausente en los organismos unicelulares. Sostuvo que la multicelularidad fue un fenómeno extraordinario que surgió con la evolución de los genes *Hox* a partir de los genes *homeobox* cerca del final del Precámbrico. Estos genes son los responsables del control de la segmentación corporal a través de la regulación de genes blanco a modo de cascada, río abajo.²³⁷

El estudio de los genes *Hox* ha revelado un patrón muy diferente del control genético sobre la expresión de rasgos estructurales que aquel teorizado tanto por la genética mendeliana como por la genética de poblaciones. Es por ello que, la evolución de la *gran escala* no debe ser entendida más como el simple resultado de la selección de alelos que determinan caracteres específicos, o como la progresiva acumulación de nuevas mutaciones en una tendencia aditiva, sino como un proceso que involucra una jerarquía del control genético que incluye la sincronización precisa y la posición de la expresión de los genes *Hox*, así como la regulación de una cascada de genes río arriba, junto con la interacción de los productos de otros genes

²³⁶Jablonski, 2000, p. 18.

²³⁷Carroll, 2000, p. 28.

Hox los cuales, a menudo, generan amplios resultados de carácter pleiotrópico en diversos tejidos y estructuras.²³⁸

Es con base, entonces, en la progresiva cantidad de evidencia que sugiere que las diferencias genéticas, incluso entre linajes íntimamente relacionados, a menudo involucran genes de grandes efectos, que una de las premisas más relevantes del campo de estudio de la macroevolución en la actualidad versa en torno al rechazo de la imperfección del registro fósil y a que la especiación rápida podría ser resultado de un pequeño número de mutaciones en genes reguladores con repercusiones en etapas tempranas del desarrollo.²³⁹

Consecuentemente, cualquier aproximación macroevolutiva debe dar cuenta distintivamente de la producción no aleatoria de la variación fenotípica en las grandes escalas espaciotemporales. Esta variación no aleatoria o anisotrópica ocurre en múltiples niveles jerárquicos. Desde otra arista, sus patrones, y mecanismos subyacentes, requieren de mucha atención ya que, el punto de partida del modelo referencial de la Síntesis asume que la variación ha sido producto de las aportaciones de mutaciones azarosas en todos los niveles y que todos los rasgos subyacen debajo de muchos genes con pequeños efectos aditivos que mutan independientemente, con la probabilidad de un incremento en aptitud inversamente asociado a la magnitud de sus efectos (Fisher, 1958).²⁴⁰

Futuyma (2015) señala que los eventos asociados a la llamada *evolución discontinua* son explicados desde la Síntesis como producto de efectos pleiotrópicos; sin embargo, y pese a que este modelo es poderoso para el estudio

²³⁸*Ibidem*, p. 29.

²³⁹Stanley, *et al.*, 1980; Jablonski, 2000; Carroll, 2000.

²⁴⁰Jablonski, 2017, p. 432.

de las poblaciones a corto plazo, cuando se considera la gran escala del cambio evolutivo, tal asunción debe relajarse o modificarse — no hacia los anticuados modelos de macromutación y saltación evolutiva, aunque eventos tales como la duplicación del genoma y la adquisición de endosimbiontes pueden representar encarnaciones modernas de tales discontinuidades — e incorporar el creciente conocimiento referente a la relación entre el desarrollo y la evolución.²⁴¹

De este modo, la fundación de la *evo-devo* ha permitido la revaloración de los supuestos saltacionistas encarnados, particularmente, en la Teoría de los Monstruos Esperanzados de Goldschmidt la cual se asienta en el origen de macromutaciones y mutaciones sistémicas. Así, tanto Theßen (2005) como Kutschera y Niklas (2008) pretendieron revivir la teoría *goldschmidtiana* bajo un nuevo contexto el cual involucraría, por un lado, la noción de mutantes homéoticos y, por otro, la inmediatez de los cambios fenotípicos provocados por efectos pleiotrópicos o re-arreglos genómico-sistémicos estimados en un breve número de generaciones, cuando mucho.

De acuerdo con lo anterior, las nuevas perspectivas que apuntan hacia un *regreso de los monstruos esperanzados* bajo la esencia saltacionista sustentada por la evidencia proporcionada desde la *evo-devo* se fundamentan en el surgimiento de mutaciones homeóticas que implicarían el origen de innovaciones morfológicas clave en los individuos de una población original, los cuales, en consecuencia, tendrían el potencial de establecer un nuevo linaje evolutivo. Estas mutaciones, como lo argumentó Alberch, no serían precisamente infrecuentes, pues estarían determinadas por el cambio evolutivo que se suscitara en una de las escasas vías

²⁴¹Futuyma, en Serelli & Gontier, 2015; Jablonski, 2017.

de las que disponen los programas de desarrollo debido a los *constraints*. De esta manera, la reproducción entre los individuos con las mismas mutaciones sería factible, hecho que desembocaría en la propagación de estos nuevos rasgos, la cual, a su vez, propiciaría la conformación de una pequeña población aislada reproductivamente de la original a la que Bateman y DiMichele (2002) acuñaron como *proespecie*.²⁴²

Gould (1977a) admitió que el cambio saltacional que daría origen a los *monstruos esperanzados* ciertamente, en la mayoría de los casos, no produciría estructuras perfectamente adaptadas todas de una vez, sino que estas innovaciones morfológicas o *adaptaciones clave* servirían como el primer peldaño del proceso para la constitución de una nueva especie. En una segunda etapa de este proceso es donde sería plausible ver actuar al resto de las dinámicas evolutivas defendidas por la Síntesis en su modo más tradicional: el gradual.²⁴³

La evolución por arriba y por debajo del nivel de especie no está gobernada por procesos completamente diferentes, tanto los eventos graduales como los saltacionales “puentean” las “brechas” que Goldschmidt vio entre las especies.²⁴⁴

Puesto de esta manera, la evo-devo *no invalida el marco referencial formal de la Síntesis Moderna, sino que añade otro nivel de explicación. El alcance de la teoría evolutiva está expandido en lo que la evo-devo da cuenta no solo de qué tipos de variación van a ser mantenidos a través de la selección natural, sino también de qué*

²⁴²Bateman & DiMichele, 2002; Theßen, 2005.

²⁴³Cf. Gould, 1977a.

²⁴⁴Theßen, 2005, p. 363.

*tipos de variación pueden posiblemente surgir de un sistema de desarrollo específico.*²⁴⁵

Los puntos de partida de una perspectiva autónoma de la macroevolución son, por un lado, la revelación del control del desarrollo mediante una red de genes semi-jerárquica que produce variación de manera desproporcional o sesgada — debido a la intrincada relación que se mantiene entre los genes de control hacia los genes *efectores* cascada abajo, pero que también implica una retroalimentación por parte de los genes de niveles inferiores para modular a los genes de control — y por el otro, la modularidad del desarrollo — organización del desarrollo en módulos semi-independientes —, la cual puede influenciar en las probabilidades del cambio fenotípico en cualquier punto en el tiempo al promover la generación de direcciones particulares de cambio adicional.²⁴⁶

En este contexto, Jablonski (2017) razona que las novedades evolutivas explotan la modularidad y las redes reguladoras de genes o GNRs — que ostentan una naturaleza jerárquica — pues asegura que los eventos asociados tanto a la heterotropía como a la heterocronía son capaces de promover cambios fenotípicos más dramáticos y coordinados que los predichos por el modelo de la epistasis de Fisher; por tanto, estos cambios tendrían mayores probabilidades de ser adaptativos en contraste con las expectativas fisherianas porque se valdrían de vías ontogenéticas preexistentes.²⁴⁷

²⁴⁵Müller, 2007, p. 947, citado en Futuyama, en Serelli & Gontier, 2015, p. 58; cursivas mías.

²⁴⁶Carroll, *et al.*, 2005; Petes & Davidson, 2015; Reibeiz, *et al.*, 2015; Tëmkin & Eldredge, 2015; Salazar-Ciudad & Jernvall, 2010; Gerber, 2014, citados en Jablonski, 2017, pp. 433-434.

²⁴⁷*Ibidem*, p. 439.

A este respecto, pese a que la selección es una fuerza poderosa, esta solo puede operar en las variantes que le son presentadas, y el cambio evolutivo relevante usualmente involucra cambios en la temporización, velocidad y lugar de la expresión genética, la cual, gracias a los mecanismos epigenéticos, se facilita enormemente el origen de la variación en ciertas direcciones y combinaciones — variación anisotrópica —. Por este motivo, la llamada variación *no aleatoria*, la modularidad y las GNRs deben seguir siendo estudiadas e integradas como mecanismos evolutivos de cierta manera privativos del fenómeno de la macroevolución.²⁴⁸

El problema con la Teoría Sintética de la Evolución no es que su paradigma neo-Darwiniano sea incorrecto, sino que dicho canon, que sustenta y prima los mecanismos de la selección más la deriva genética, establece que ambas fuerzas son necesarias y suficientes para explicar todos los fenómenos evolutivos conocidos. La postura de diversos evolucionistas que interceden por un panorama plural de múltiples marcos conceptuales coexistentes, no avalan la suficiencia del paradigma neo-Darwiniano para dar cuenta de la totalidad de la evolución, pese a admitir que ciertamente es necesario. Incluso, divisan que no sea indispensable para explicar ciertos fenómenos particulares, por lo que no se trataría de una cuestión de una cosa u otra.²⁴⁹

En afinidad con el argumento anterior y procedente de las insistentes protestas de múltiples evolucionistas sobre la apreciación de propiedades emergentes en las especies, las cuales constituirían a éstas en verdaderas unidades evolutivas asocia-

²⁴⁸Cf. Jablonski, 2017.

²⁴⁹Eldredge, 1985; Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2017.

das a la macroevolución, Gould intuyó que el estudio de la evolución representaba una estructura jerárquica, *un mundo construido no como un suave y constante continuo, permitiendo la simple extrapolación del nivel más bajo al nivel más alto, sino como una serie de niveles ascendentes, cada uno ligado al siguiente de alguna manera e independiente en otras [...] las características emergentes no implícitas en la operación de procesos en los niveles más bajos pueden controlar eventos en los niveles más altos.*²⁵⁰

Bajo este orden de ideas, el preludeo de las diversas propuestas sobre una jerarquía evolutiva se asienta en las discusiones en torno a las unidades y niveles de selección que iniciaron en la biología en 1962 con la publicación del libro de Wynne-Edwards sobre la selección de grupo. Los debates que surgieron a raíz de este controvertido trabajo versaron sobre las posturas que estimaban factible que ciertos rasgos pudiesen intuir una aportación positiva a la aptitud de la especie como grupo, aunque éstos pasaran por alto la aptitud individual o implicaran una maladaptación para sus portadores — ej. el comportamiento altruista en especies de himenópteros —, y los que abogaban que los genes serían las últimas unidades que se beneficiarían de cualquier evento de selección — ej. la Teoría del Gen Egoísta de Richard Dawkins (1976) —.²⁵¹

Derivado de las disputas que surgieron con motivo de la polémica ya descrita, en las que se puso como centro de la contienda la identificación y descripción de las unidades de selección contextualizadas en la dualidad *replicadores* e *interactores*, David Hull fue el primero en enfatizar que el proceso de la selección se suscitaría en múltiples niveles: niveles donde la replicación ocurriese (nivel gené-

²⁵⁰Gould, 1980, p. 121; cursivas mías.

²⁵¹Gontier, 2010, p. 169.

tico y organísmico), y niveles donde la interacción se efectuase producto de la replicación diferencial (nivel de las poblaciones).²⁵²

Incidido por este panorama plural, Niles Eldredge, principalmente, se ha dedicado al desarrollo de la nombrada Teoría Jerárquica de la Evolución. Este modelo alberga la noción de la coexistencia e interacción recíproca de dos sistemas jerárquicos independientes en términos de la *jerarquía evolutiva* y la *jerarquía ecológica* entre las que se representan la ocurrencia de procesos diacrónicos y sincrónicos. En este escenario, la *jerarquía evolutiva* se basa en la replicación y transmisión de la información genética heredable, así como de la reproducción de un complejo de unidades anidadas — genes, organismos, demes, especies y taxones supraespecíficos —, mientras que la *jerarquía ecológica* recae en los patrones termodinámicos de la transferencia de materia y energía en un complejo de unidades de diferente ontología respecto a las presentes en la jerarquía evolutiva — proteínas, organismos, avatares, ecosistemas locales y ecosistemas regionales.²⁵³

El modelo de la Teoría Jerárquica de la Evolución hace evidente la apropiación del panorama de la dinámica evolutiva dual entre los *replicadores* y los *interactores*, ya que, según Eldredge, esta se basa *en el simple hecho de que los organismos solo hacen dos y solo dos tipos de cosas: se reproducen y procuran fuentes de materia y energía para sobrevivir (jerarquía evolutiva (genealógica) y jerarquía ecológica [respectivamente]).*²⁵⁴

²⁵²*Ibidem*, pp. 169-170.

²⁵³Eldredge, 2007; Tëmkin & Eldredge, en Serelli &Gontier, 2015; Eldredge, en Eldredge *et al.*, 2016.

²⁵⁴Eldredge, 2007, p. 13; cursivas mías.

La diferencia entre estar vivo y generar nueva vida puede ser visto en un marco de referencia conceptual que nos dice mucho. Primero, explica cómo los procesos en todos los niveles han interactuado para producir la historia de la vida que vemos tanto en el registro fósil, como en la estructura ecológica y filogenética como ahora existen en la Tierra. Y segundo, al mapear los patrones de la historia evolutiva de la vida actual en la Tierra en el esquema jerárquico produce una visión general del proceso evolutivo (lo llamo el “balde de chapoteo” (*sloshing bucket*) (Eldredge, 2003), que más allá creo que tiene profundas implicaciones para el desarrollo del currículum en todos los niveles educativos.²⁵⁵

En virtud de ello, Pievani (2016) percibe a los dos *muros* que constituyen el balde como la representación de las dos jerarquías descritas. Cada una yendo desde niveles microevolutivos a macroevolutivos y viceversa. Es en este sentido que la Teoría Jerárquica se postula como una *metateoría* al reunir y engranar a todos los principales patrones y mecanismos del cambio evolutivo para pretender dar cuenta de cualquier fenómeno asociado a este proceso.²⁵⁶

La Teoría Jerárquica se vale de un patrón de relación entre entidades basado en el principio de la inclusividad creciente — *jerarquía composicional anidada* — en el que las entidades ubicadas en un determinado nivel están compuestas de niveles inferiores y están propiamente establecidas dentro de entidades más extensivas. Dentro de este marco, en cualquier nivel dado, las entidades poseen atributos particulares que pueden ser de naturaleza *agregada* — cumulativa/combinada de propiedades de entidades en niveles inferiores — o *emergente*.²⁵⁷

²⁵⁵*Ibidem.*

²⁵⁶Cf. Pievani, en Eldredge, *et al.*, 2016.

²⁵⁷Tëmkin & Eldredge, en Serelli & Gontier, 2015, pp. 185-186.

El fundamento de la *jerarquía evolutiva* es el flujo de información a través del tiempo mediante la reproducción/replicación de las entidades genealógicas. En este sentido queda claro la interdependencia de las diversas entidades y niveles de la jerarquía, pues las entidades pueden replicarse de manera exitosa solo como parte de un gran todo.²⁵⁸ Por su parte, la dinámica de la *jerarquía ecológica* o económica reside en la interacción de sus entidades — bajo la concepción de sistemas abiertos — con el ambiente mediante el intercambio de materia y energía.²⁵⁹

Como ya se expresó, la interacción de los individuos en la jerarquía ecológica con su ambiente está causalmente asociada a la replicación diferencial de las entidades en la dimensión genealógica. De esta manera, un cambio en la información en un determinado nivel tiene un efecto en el patrón de diversidad de los individuos genealógicos. Esto es, el origen y cribado de la variación en un nivel focal, pueden estar relacionados de manera estrecha con la variación que fue filtrada en los individuos de un nivel inferior ya que, como se anticipó, los efectos de los diversos procesos actuando simultáneamente en todos los niveles del patrón evolutivo, pueden ser propagados indirectamente a otros niveles a través de la causación recíproca hacia arriba y/o hacia abajo.²⁶⁰

En el marco de la Teoría Jerárquica, Tëmkin y Eldredge (2015) apuntan que el fenómeno de la evolución ocurre como una respuesta a las perturbaciones ambientales *extrínsecas* que fueron lo suficientemente fuertes para disrumpir el

²⁵⁸Puesto de otra manera, el mecanismo físico de la transeferencia de información es la replicación del DNA, pero el destino histórico de la información depende de los procesos de replicación de individuos genealógicos en niveles superiores (Tëmkin & Eldredge, en Serelli & Gontier, 2015, p. 193).

²⁵⁹*Ibidem*, pp. 193-195.

²⁶⁰*Ibidem*, pp. 203-204.

estado estable de los sistemas, por lo que los mecanismos de amortiguamiento deben prevenir que fallen las dinámicas de transmisión de los efectos en cascada a través de los niveles. El desencadenamiento de tales efectos sustanciales puede provocar dos posibles resultados: que los sistemas colapsen — extinción — o que los sistemas biológicos busquen recuperar su equilibrio en un nuevo estado que constituiría la base de una transición evolutiva — especiación — resultado de la integración de procesos que afectan el origen y cribado de la variación a través de los niveles de la jerarquía genealógica.²⁶¹

En resumen, la dinámica del fenómeno evolutivo se inicia, entonces, con la ruptura del estado de equilibrio la cual conduce a un episodio de desestabilización a corto plazo durante el cual el sistema sufre una reorganización solo para recuperar un equilibrio bajo circunstancias alteradas, lo que puede posiblemente dar cuenta del patrón empírico de los equilibrios puntuados, caracterizados por un periodo prolongado de estasis fenotípica y una ráfaga relativamente breve de cambio fenotípico desencadenada por la especiación como es documentado en el registro fósil.²⁶²

En este contexto, la esencia de la respuesta evolutiva frente a una perturbación ambiental extrínseca estaría determinada por tres parámetros: el *alcance*, la *escala* y el *modo temporal* del impacto. El primero se refiere al rango de niveles en las jerarquías biológicas afectadas directamente por la perturbación; el segundo atañe a la extensión espacial del impacto al que puede llegar; mientras que el tercero alude a la temporización variable de los factores externos, pudiendo ser regulares

²⁶¹*Ibidem*, p. 208.

²⁶²Eldredge & Gould, 1972; Hunt, 2008; Mattila & Bokma, 2008; Strotz & Allen, 2013, citados en *ibidem*, p. 212.

— periódicos/recurrentes — o contingentes — únicos/aperiódicos —. La magnitud de la respuesta evolutiva es accidental sobre la naturaleza y escala espaciotemporal de las perturbaciones ambientales abióticas. Es en este sentido que la Teoría del *Sloshing Bucket* es congruente con el modelo jerárquico pues sostiene una correlación directa entre la magnitud de la perturbación y sus consecuencias evolutivas las cuales pueden ser expresadas como una serie de niveles progresando desde virtualmente ninguna perturbación, resultando en estasis, a perturbaciones masivas que afectan la biota global.²⁶³

Dentro de un rango normal de condiciones ambientales, las redes moleculares genéticas amortiguan las perturbaciones regulares a pequeña escala en los niveles moleculares, simultáneamente incrementan la evolvabilidad al acumular variación oculta (no expresadas) en el nivel molecular [...] Tales dinámicas del nivel molecular son traducidas a estabilidad fenotípica relativa en los niveles orgánico y celular. Cuando el nivel de la perturbación excede el umbral de la integridad estructural y, consecuentemente, la capacidad de amortiguamiento de las redes genéticas, las redes ya sea que colapsen o se reconfiguren, las cuales son manifestadas en niveles superiores como un incremento rápido de variación fenotípica como un resultado de la liberación de polimorfismos ocultos acumulados previamente.²⁶⁴

En afinidad con las perspectivas jerárquicas de la evolución y convencido de que una visión pluralista sería el mejor juicio que tendría que adoptar la Teoría Evolutiva para concebir la *maravillosa complejidad de la naturaleza*, Gould argumentó en rechazo del célebre reclamo de Simpson el cual estimaba que los

²⁶³*Ibidem*, pp. 208-209.

²⁶⁴*Ibidem*, p. 212.

múltiples estudios microevolutivos se harían un tanto irrelevantes y se debilitaría el estudio íntegro de la evolución si se demostrase que la micro y la son esencialmente diferentes:²⁶⁵

La micro y la macroevolución no son opuestas, pero tampoco una por extrapolación sigue a la otra. La existencia de una teoría macroevolutiva genuinamente independiente no implica que *los innumerables estudios de microevolución se volverían relativamente sin importancia*. Estos estudios son vitalmente importantes tanto para controlar en su propio dominio, y poderosamente contributivos a la macroevolución también. Contributivos, pero ni exclusivos ni decisivos. Ninguna dicotomía existe. No hay un camino de explicación reductiva. Nuestro mundo evolutivo es una jerarquía de niveles, cada uno de legitimidad y valía irreducible.²⁶⁶

En este tenor, la propuesta de la Síntesis Extendida surge de la necesidad de articular un nuevo marco de referencia para explicar la evolución frente al planteamiento de una serie de preguntas para las que la Teoría Sintética provee de respuestas parciales o ninguna en lo absoluto: *¿Qué papeles causales juega el desarrollo en la evolución? ¿El cambio evolutivo es siempre gradual (y qué queremos decir con “gradual”)? ¿La selección natural es el único principio organizador que produce la complejidad biológica? ¿La selección natural produce evolución en otros niveles jerárquicos en adición a los organismos, identificados por Darwin, y el gen, sumando después de la consolidación de la SM? ¿Hay, de una vez por todas, una discontinuidad de algún tipo entre las llamadas micro y macroevolución (y otra vez, podemos estar de acuerdo con el significado de estos términos)? ¿La cuestión de la herencia está completamente arreglada o hay meca-*

²⁶⁵Simpson, 1944, p. 97.

²⁶⁶Gould, 1994, p. 6768; cursivas mías.

*nismos adicionales además del genético estándar? ¿Cómo surgen los fenotipos nuevos, y representan una clase distinta de cambio fenotípico? ¿Cómo la ecología y la biología evolutiva se articulan; esto es, pueden las teorías ecológica y evolutiva estar relacionadas?*²⁶⁷

Para los proponentes de la Síntesis Extendida de la Evolución la postura genocentrista que caracteriza a la Teoría Sintética actual falla en capturar *la gama completa de procesos que dirigen la evolución. Piezas faltantes incluyen cómo el desarrollo físico influye la generación de la variación (sesgo de desarrollo); cómo el ambiente moldea directamente los rasgos de los organismos (plasticidad); cómo los organismos modifican los ambientes (construcción del nicho); y cómo los organismos transmiten más que genes a través de las generaciones (herencia extragenética).*²⁶⁸

En este sentido, la Síntesis Extendida reconoce la co-determinación causal — en términos de reciprocidad — en concierto con el desarrollo del complejo organismo-ambiente, así como el flujo causal tanto hacia arriba como hacia abajo. Consistentemente, la Teoría Jerárquica respalda la existencia de un flujo de reciprocidad causal en ambos sentidos. Bajo este orden de ideas, ambos marcos referenciales coinciden en rechazar la perspectiva lineal exclusiva de la causalidad que sostiene la Síntesis, así como considerar a las *propiedades emergentes de los sistemas biológicos* como elementos cruciales para atender la explicación de los patrones macroevolutivos.²⁶⁹

²⁶⁷Pigliucci, 2009, pp. 220-221; cursivas mías.

²⁶⁸Laland, *et al.*, 2014, p. 162; cursivas mías.

²⁶⁹Eldredge, 2008; Pigliucci, 2009; Laland, *et al.*, 2015; Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2017.

Los nuevos mecanismos evolutivos que pretende incorporar la Síntesis Extendida — plasticidad fenotípica, herencia extragenética (epigenética), canalización del desarrollo y construcción del nicho — seguirán proveyendo de variación fenotípica que necesitará ser filtrada por la selección natural; no obstante, estas contribuirán, en un sentido importante, a disminuir y limitar el poder creativo de la selección en el proceso evolutivo.²⁷⁰

Como es posible intuir, el conjunto de todas estas nuevas perspectivas acerca del fenómeno evolutivo rompió el paradigma clásico sostenido por la Síntesis en el que, como ya se exploró, las presiones selectivas ocasionadas por el ambiente serían las únicas en determinar la trayectoria filogenética de las poblaciones al definir la reproducción diferencial de ciertas formas en cada generación. Para ello, los externalistas tuvieron que recurrir a la concepción de las mutaciones azarosas, las cuales surgirían de manera isotrópica, como la base material de las variantes presentes en cada nueva generación. En contraste, los internalistas reflexionaron en que la *f fuente de orden* del cambio evolutivo debía residir en un orden previo basado en la noción de la autoorganización biológica, la cual restringe las posibilidades reales de los cambios en los organismos y, en adición, asume la noción jerárquica en la naturaleza.²⁷¹

El reconocimiento de los procesos de la autoorganización y su intento por aplicarlos en las explicaciones evolutivas han sido la consecuencia del campo de la biología evolucionaria del desarrollo. La autoorganización de los sistemas biológicos tiene un componente espacial predominante en los que *cada parte tiene un estado*

²⁷⁰Cf. Pigliucci, 2009.

²⁷¹Monod, 1972; Alberch, 1980; O'Neil, *et al.*, 1986; Maturana y Varela, 1990, citados en Vasallo, 1995, p. 46.

*determinado por las partes de su vecindario y los cuales son capaces de reconstituirse a sí mismos si fueron perturbados.*²⁷²

La noción de la autoorganización en la biología puede ser rastreada, quizás, hasta la propuesta del morfoespacio de David Raup en 1966. En tal año, este paleontólogo realizó un estudio comparativo de las conchas de cuatro grupos taxonómicos — braquiópodos, pelecípodos, gastrópodos y amonoideos — tras constatar la compartición de un gran número de características geométricas entre todos ellos. Dicho estudio tuvo como objetivo identificar el modo en el que estos grupos estaban distribuidos dentro del *espectro de formas geoméricamente posibles*.

Al concluir, Raup halló que la mayoría de las especies de los cuatro grupos analizados se encontraban en regiones no sobrepuestas, además observó que cerca del 75% del espacio teórico disponible carecía de formas existentes o que alguna vez hayan existido. Esto lo llevó a preguntarse, entonces, si las regiones *vacías* representaban formas de conchas fisiológicamente imposibles de generarse en los sistemas de desarrollo de las especies en cuestión, o bien, que la evolución de estos taxones no había tenido el tiempo suficiente para producir una mayor diversidad de formas.²⁷³

²⁷²Cf. Futuyma, en Serelli & Gontier, 2015.

²⁷³De acuerdo con la perspectiva de Whyte, las CC, además de establecer el morfoespacio que la evolución de los organismos habrá de ocupar, determina la secuencia en la que el morfoespacio podrá ser ocupado. De acuerdo con esto, las condiciones organizativas restringen a un espectro finito y discreto las posibles vías por las que el cambio evolutivo puede suscitarse (Caponi, 2008, p. 166).

En virtud de lo anterior, Raup arguyó, finalmente, que la limitada diversidad morfológica de las conchas en estos cuatro grupos taxonómicos, en todo caso, debía estar supeditada a las imposiciones funcionales de los organismos — posiblemente en términos de la musculatura y las uniones en bisagra que permiten la apertura de las conchas —.

Miramontes (2009) señaló que la razón por la cual no se ha incorporado aún al pensamiento evolutivo la posibilidad de que las dinámicas suscritas a la Síntesis puedan deberse, al menos de manera parcial, a restricciones autoorganizativas de los sistemas biológicos, no se debe a una cuestión de falta de evidencia o poder heurístico, sino a causa de la resistencia y rechazo de algunos, fruto de la devoción profesada al principio del uniformitarismo darwinista enfatizada en la Teoría Sintética.²⁷⁴

Este mismo fundamento que reside en la primacía de la selección natural para dotar de las fuerzas disruptivas, direccionales y estabilizadoras que caracterizan al proceso evolutivo ha sido el responsable de sustentar y permear el paradigma de las mutaciones al azar, el cual, por su parte, proyecta la idea de que los organismos no son más que la acumulación accidental de caracteres que se fijan; no obstante, es necesario tener presente que hasta la fecha nadie ha logrado adjudicarse la hazaña de haber generado experimentalmente una nueva especie a partir de la acumulación persistente de mutaciones, pese a lo mucho que se lo ha intentado.²⁷⁵

Frente al hipotético caso en el que se plantea la pregunta de ¿qué veríamos? al tener la posibilidad de repetir una y otra vez el origen de la vida en la Tierra, Mira-

²⁷⁴Miramontes, 2009, p. 38.

²⁷⁵*Ibidem.*

montes afirmó que si bien, en principio, hallaríamos formas innovadoras, o que nunca se hayan repetido debido a la naturaleza accidental del proceso generador, lo cierto es que, en contraste, certificaríamos el surgimiento de estructuras o atributos morfológicos recurrentes, los cuales podrían explicarse con base en diferentes premisas:

- 1) La recurrente selección de estos rasgos pues representan adaptaciones útiles.
- 2) La inherencia evolutiva en el surgimiento de estos rasgos. Es decir, estos caracteres manifestarían propiedades de los organismos tan fácilmente halladas en la evolución que es prácticamente ineludible que surjan.
- 3) La dependencia estructural basada en las propiedades inherentes de la materia que constituye a estos rasgos, así como a las leyes físicas que las gobiernan.

Son precisamente estas propiedades de la materia a las que Kauffman describió como universales y ahistóricas, es por tanto que la selección tendría un poder muy restringido y modesto para desviar o alterar el curso evolutivo de tales propiedades.²⁷⁶ De esta manera, la autoorganización ha ganado una capacidad explicativa y relevancia teórica creciente para postularse como el verdadero motor de la evolución en detrimento de la influencia del resto de las dinámicas poblacionales.²⁷⁷

Dado que una de las propiedades universales de la vida es su organización estructural multicomponente en redes complejas, las cuales poseen una topología

²⁷⁶*Ibidem*, p. 40.

²⁷⁷*Cf.* Chaos, 2014.

distintiva al del resto de la materia, éstas serían una característica que veríamos surgir periódicamente si pudiéramos hacer el experimento de rebobinar el origen de la vida en la Tierra una y otra vez. Desde este ángulo, la gran contribución que se obtendría del reconocimiento heurístico y adhesión del fundamento autoorganizativo a la biología evolutiva, es su capacidad por entrañar una ciencia verdaderamente predictiva.²⁷⁸

Con base en la postulación de estos marcos de referencia innovadores que abrazan un enfoque plural para intentar explicar el fenómeno evolutivo de manera más apropiada que el modelo Sintético es que, en la actualidad, se ha esbozado una nueva distinción entre las ópticas micro y macroevolutivas, en la que el pensamiento microevolutivo se asocia con el estudio de cómo la selección a nivel genético puede dar cuenta de los fenómenos de orden superior — como la especiación o la extinción —, mientras que los encuadres macroevolutivos contemporáneos perciben a las especies y a los taxones supraespecíficos como verdaderos individuos biológicos, además de atribuir causación evolutiva tanto a factores bióticos como abióticos que trascienden la selección genética.²⁷⁹

Siguiendo esta línea de pensamiento, la biología evolutiva contemporánea está haciendo claro que se requiere del desarrollo de un nuevo paradigma que permita la inclusión de nuevos modelos evolutivos además del de la selección natural en lo referente a la identificación de niveles y unidades de evolución, ya que, si bien, la selección natural es un mecanismo importante, no es el mecanismo exclusivo de acuerdo con el cual la vida evoluciona como se ha hecho cada vez más evidente con el creciente número de mecanismos evolutivos complementarios y alternativos

²⁷⁸Cf. Miramontes, 2009.

²⁷⁹Gontier, en Serelli & Gontier, 2015, p. 227.

que se han postulado — tal como la simbiogénesis, la hibridación, la construcción del nicho, las constricciones del desarrollo, la transferencia horizontal de genes, etc. —. Puesto de otra manera, en congruencia con esta postura evolutiva, se hace necesario no solo reconocer y avalar un pluralismo de las unidades y niveles de selección, sino también aceptar las consecuencias de la *pluralidad causal*.²⁸⁰

De esta forma, gracias a que, en un primer momento, la evo-devo resaltó las omisiones e incurias de la Teoría Sintética al rebatir la idea de la selección natural como la principal fuerza directriz de la evolución a través del planteamiento de las constricciones del desarrollo y las mutaciones en genes reguladores;²⁸¹ la introducción de un concepto jerárquico de la naturaleza que permitió abogar por una independencia teórica de la macroevolución; y, finalmente, el planteamiento de la autoorganización, el cual se ajusta idealmente con la noción de los *constraints* en el desarrollo y el surgimiento restrictivo de variación para perfilarse como el fenómeno impulsor esencial del cambio evolutivo, es que se ha logrado el reconocimiento, por parte de muchos evolucionistas, de la necesidad de *ampliar* la actual Síntesis Evolutiva.²⁸² En otros términos, los aspectos alternativos — internalismo, saltacionismo, jerarquía evolutiva y autoorganización — han demostrado tener una razón de ser, lo cual no debe implicar una confrontación entre perspectivas para determinar quién tiene la razón, sino apuntalar a una pluralidad de ópticas que sólo pueden beneficiar al estudio de la evolución,²⁸³ pues como ya lo señalaba Gould (2002), “nada acerca de la población genética microevolutiva, o cualquier otro as-

²⁸⁰Cf. Gontier, en Serelli & Gontier, 2015.

²⁸¹García-Azkonobieta, 2005; McBride, *et al.*, 2009.

²⁸²Cf. Folguera, 2010.

²⁸³De Renzi, 2009, p. 243.

pecto de la teoría microevolutiva, está mal o es inadecuado en su nivel. La Síntesis Moderna es incompleta, no incorrecta” (p. 975).

No obstante, al considerar lo anterior, surge la interrogante de si únicamente debe buscarse la ampliación del cuerpo teórico de la Síntesis o si, además, debe realizarse una reestructuración de las relaciones disciplinares y jerarquías procesuales en el seno de esta teoría.²⁸⁴ Es decir, una nueva teoría que articule de manera lógica todos los mecanismos evolutivos involucrados en la evolución biológica, comenzando con los procesos de naturaleza autoorganizativa, los factores internos asociados al desarrollo de los organismos y, finalmente, aquellas causas situadas en el ambiente. Una secuencia congruente de mecanismos que contribuyen cada uno en su propia dimensión para constituir, en conjunto, el fenómeno evolutivo pleno; desde esta tesis se propone contemplar a esta noción como una *triada evolutiva dimensional* en aras de adscribirse y continuar el fomento a un verdadero enfoque pluralista en la disciplina.

Estos primeros cuatro capítulos pretendieron desentrañar la historia de la polémica entre estos dos fenómenos para precisar el centro de la controversia, así como el estado actual del debate. En el capítulo siguiente se explorarán y presentarán las citas textuales sobre micro y macroevolución de las cinco obras de uso frecuente de la Facultad de Ciencias (UNAM) seleccionadas, en las que se identificó primariamente el problema de la ausencia de concisión y acuerdo respecto a las definiciones concernientes a estos dos conceptos.

²⁸⁴Folguera, 2010, p. 292.

Revisión de las definiciones de micro y macroevolución en libros de texto de uso frecuente de la Facultad de Ciencias (UNAM)

La motivación principal de esta tesis fue la contrastación de las definiciones tanto de micro como de macroevolución entre los autores de las obras sobre biología evolutiva, disponibles para el alumnado en la biblioteca de la Facultad de Ciencias, con el fin de evidenciar la falta de precisión y acuerdo entre las diferentes acepciones acerca de estos dos conceptos los cuales impactan sobre la formación de los futuros biólogos. En consecuencia, meditar y evaluar posibles soluciones a este problema se estimó crucial para optimizar y facilitar la enseñanza de la biología evolutiva.

Con este objetivo en mente, se procedió a la identificación de las 10 obras de uso frecuente sobre biología evolutiva a partir de un registro bibliotecario electrónico que comprendió un periodo reciente de cinco años — de diciembre de 2010 a enero de 2016 —, solicitado a la coordinación de la biblioteca de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

En un primer momento, se listaron todos los títulos disponibles en la sección de *biología evolutiva* de la biblioteca de la FC a agosto de 2016 para proceder con la búsqueda puntual en el registro bibliotecario a través de la ayuda de los códigos referenciales únicos de cada obra. Posteriormente, la selección de los 10 libros de uso frecuente se basó en el conteo de las repeticiones de las obras en cuestión que

se asentaron en el registro, sin importar las solicitudes de usuarios recurrentes. Cabe señalar que el registro bibliotecario, exclusivamente, asentó el número de veces que un ejemplar recibió solicitudes de préstamo exitosas.

Al finalizar la determinación de los 10 libros de texto de uso frecuente, se prosiguió con la revisión del contenido de estas obras referente a los temas de micro y macroevolución para establecer, en consecuencia, los cinco libros definitivos que serían objeto del análisis comparativo de acuerdo con el énfasis temático que albergaran respecto a estos dos fenómenos.

1. Callow, P. (1983). <i>Evolutionary principles</i> . (1ª edición). Glasgow y Londres: Blackie & Son Ltd.	6. Toledo, V. M. y García, A. B. (1972). <i>Evolución</i> . (1ª edición). México: Programa Nacional de Formación de Profesores – Asociación Nacional de Universidades e Institutos de Educación Superior.
2. Dodson, E. O. (1963). <i>Evolución, proceso y resultado</i> . (1ª edición). Barcelona: Ediciones Omega, S. A.	7. Morrone, J. J. y Magaña, P. (Eds.), (2009). <i>Evolución biológica: una visión actualizada desde la revista Ciencias</i> . (1ª edición). Ciudad de México: Facultad de Ciencias – UNAM.
3. Freeman, S. & Herron, J. C. (2007). <i>Evolutionary analysis</i> . (4ª ed.). EUA: Pearson Benjamin Cummings.	8. Futuyma, D. J. (1998). <i>Evolutionary biology</i> . (3ª ed.). Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.
4. Futuyma, D. J. (2009). <i>Evolution</i> . (2ª ed.). Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.	9. Ridley, M. (1996). <i>Evolution</i> . (2ª ed.). Massachusetts: Blackwell Science, Inc.
5. Hall, B. K. (2011). <i>Evolution: principles & processes</i> . (1ª edición). EUA: Jones and Barlett Publishers, LLC.	10. Dillon, L. S. (1978). <i>Evolution: concepts and consequences</i> . (2ª ed.). EUA: Mosby.

Tabla 1. Libros de uso frecuente sobre biología evolutiva de la biblioteca de la Facultad de Ciencias, UNAM (de diciembre de 2010 a enero de 2016) listados por orden de frecuencia.

<p>1. Freeman, S. & Herron, J. C. (2007). <i>Evolutionary analysis</i>. (4^a ed.). EUA: Pearson Benjamin Cummings.</p> <p>2. Futuyma, D. J. (2009). <i>Evolution</i>. (2^a ed.). Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.</p> <p>3. Hall, B. K. (2011). <i>Evolution: principles & processes</i>. (1^a edición). EUA: Jones and Barlett Publishers, LLC.</p>	<p>4. Futuyma, D. J. (1998). <i>Evolutionary biology</i>. (3^a ed.). Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.</p> <p>5. Ridley, M. (1996). <i>Evolution</i>. (2^a ed.). Massachusetts: Blackwell Science, Inc.</p>
---	---

Tabla 2. Libros de uso frecuente sobre biología evolutiva con mayor énfasis en los temas sobre micro y macroevolución.

Primeramente, Freeman y Herron (2007) definen a la microevolución como “cambios en las frecuencias génicas y la distribución de rasgos que ocurren dentro de las poblaciones y especies” (p. 803). Mientras que a la macroevolución como el “gran cambio evolutivo, usualmente en morfología; típicamente se refiere a la evolución de diferencias entre poblaciones que justifican su colocación en diferentes géneros o taxones de nivel superior” (p. 802).

Por otro lado, el par de autores señalan que *tradicionalmente, los cambios que toman lugar en escalas cortas de tiempo dentro de poblaciones han sido referidos como **microevolución**, mientras que los cambios que toman lugar en escalas largas de tiempo entre agrupaciones taxonómicas más amplias han sido denominados*

macroevolución. De esta manera, *los cambios a pequeña escala* [son] *microevolución* [...] y los *cambios dramáticos*, macroevolución.²⁸⁵

Más adelante, Freeman y Herron (2007) escriben que “la evidencia muestra que las especies cambian sobre tiempo en una escala pequeña, o microevolutiva (como cuando los insectos jaboncillo evolucionaron picos más cortos). Y muestra que las especies cambian sobre tiempo en una gran escala, o macroevolutiva (como cuando las aves evolucionaron de los dinosaurios)” (p. 49).

Finalmente, los autores refieren que:

uno de los debates más antiguos en Biología evolutiva ha sido si los cambios toman lugar dentro de las poblaciones debido a mutaciones, selección, deriva y flujo génico, quienes son los responsables por los tipos de cambios que distinguen grupos como los cordados contra crustáceos o musgos contra angiospermas. Tradicionalmente, los cambios que toman lugar en una escala de tiempo corta dentro de poblaciones han sido referidos como microevolución, mientras los cambios que toman lugar en escalas de tiempo largas entre agrupaciones taxonómicas más amplias han sido denominados macroevolución.²⁸⁶

Por su parte, Futuyma (2009) estima a la microevolución como “un término vago, [que] usualmente se refiere a los cambios evolutivos leves a corto plazo, dentro de las especies” (p. G-6); en tanto a la macroevolución como “un término vago [que] en general significa que la evolución de cambios fenotípicos substanciales, usualmente son suficientemente grandes como para colocar el linaje cambiado y sus descendientes en un género o taxón superior distinto” (p. G-6).

²⁸⁵Freeman & Herron, 2007, p. 40; cursivas mías.

²⁸⁶*Ibidem*, p. 748.

Este autor menciona que los fundadores de la Síntesis *discutieron de manera convincente que la mutación, recombinación, selección natural, y otros procesos operando dentro de las especies (a lo que Dobzhansky llamó **microevolución**) dan cuenta del origen de nuevas especies y las características principales y de mayor duración de la evolución (llamado **macroevolución**)*.²⁸⁷

En este sentido, Futuyma afirma que *los fenómenos de la evolución son con frecuencia divididos en **microevolución** (significando, principalmente, procesos que ocurren dentro de las especies) y **macroevolución**, el cual es a menudo definido como “evolución sobre el nivel de especie”*.²⁸⁸

Por último, Futuyma (2009) reitera que la “MICROEVOLUCIÓN [son] los cambios genéticos dentro y entre poblaciones y, [la] MACROEVOLUCIÓN [es] la evolución de taxones superiores en toda su gloriosa diversidad” (p. 497).

En el caso de Hall (2011), precisa a la microevolución como los “cambios evolutivos dentro de las poblaciones de una especie” (p. G-12) y a la macroevolución como “el patrón de evolución en y sobre el nivel de las especies. Los fósiles son la principal evidencia de macroevolución” (p. G-11).

Este autor señala que *el termino microevolución es empleado a veces para hacer referencia a la radiación adaptativa dentro de una especie, mientras que la macroevolución [es] para la evolución por encima del nivel de las especies*.²⁸⁹

²⁸⁷Futuyma, 2009, p. 9; cursivas mías.

²⁸⁸*Ibidem*, p. 495; cursivas mías.

²⁸⁹Hall, 2011, p. 112; cursivas mías.

Hall concluye que:

Dado que las nuevas especies evolucionan de especies existentes, la pregunta del origen de las especies es la cuestión de cómo las nuevas especies surgen. El cambio dentro de un linaje (microevolución) puede resultar en la formación de subespecies o variedades pero no la formación de una nueva especie. La diversificación de especies ocurre si las separaciones y divisiones dentro de una línea ancestral en la aparición de más de una especie o un grupo de especies (un clado).²⁹⁰

En la perspectiva de Futuyma (1998), “la macroevolución es el origen y diversificación de taxones superiores” a la par que menciona que “muchos biólogos consideran el estudio de las especies y especiación para construir el puente entre micro y macroevolución” (p. 447).

Bajo este tenor, explica que *los procesos que causan leves cambios genéticos o fenotípicos dentro y entre poblaciones, son usualmente, suficientemente rápidos para nosotros observarlos en poblaciones naturales o de laboratorio, mientras aquellos que dan lugar a las diferencias entre géneros o todavía taxones superiores, frecuentemente no lo son.*²⁹¹

A continuación, Futuyma indica:

algunos pasos hacia la especiación pueden ocurrir suficientemente rápidos para nosotros estudiarlos directamente, pero la historia completa de los procesos es usualmente muy prolongada para que una generación, o incluso unas pocas generaciones de científicos la observen. Contrariamente, el proceso es igualmente muy “rápido” para ser completamente documentado

²⁹⁰Hall, 2011, p. 326.

²⁹¹Futuyma, 1998, p. 447; cursivas mías.

en el registro fósil, el cual es con frecuencia muy burdo para rastrear eventos en una escala de tiempo menor a unos pocos cientos miles de años. Así que el estudio de la especiación, el cual es raramente sensible tanto a estudios experimentales o paleontológicos, es basado, en gran parte, en inferencias de especies vivientes.²⁹²

Desde otro ángulo, Ridley (1996) refiere a la microevolución como “cambios evolutivos a pequeña escala, tal como los cambios en las frecuencias genéticas dentro de una población” (p. 670); en tanto a la macroevolución como “una evolución a gran escala. El término se refiere a eventos ocurridos por encima del nivel de las especies. El origen de un grupo superior, tal como el de los vertebrados, sería un ejemplo de un evento macroevolutivo” (p. 669).

De este modo, Ridley también establece que *muchos cambios morfológicos (grandes o pequeños) son producidos por cambios en el proceso de desarrollo. Haciendo alusión también, a que el modelo evolutivo general sugerido por los reptiles parecidos a mamíferos, es una de las acciones cumulativas de la Selección natural por un largo periodo (40 millones de años); donde, la acumulación de muchos cambios a pequeña escala resultaron en el cambio a gran escala de reptiles a mamíferos.*²⁹³

Por último, Ridley agrega:

La macroevolución toma lugar por el mismo proceso: *Selección natural* y mejora adaptativa, como ha sido observado dentro de las especies y en la especiación, pero el proceso está operando sobre un periodo mucho más largo. El Neo-Darwinismo explica a la microevolución por cambios en las frecuencias de variantes preexisten-

²⁹²*Ibidem.*

²⁹³Ridley, 1996, p. 586; cursivas más.

tes. De acuerdo con esta teoría, muchos rasgos muestran variación, y el rasgo evoluciona a la par de que su distribución de frecuencias es alterada por selección.²⁹⁴

A partir de las definiciones y citas sobre micro y macroevolución de los autores ya señalados, es posible percatarse del pronunciado disenso que existe en torno a estos dos conceptos, ya que, en algunos casos, parece confuso distinguir la demarcación taxonómica que consideran los autores respecto a cada dimensión. En este sentido, hay definiciones en las que no es claro el énfasis en el nivel de especie, lo que no puede atribuirse a otra cuestión más que a una falta de precisión; además, en ocasiones, se omite la referencia a la magnitud temporal — en términos del *corto* o *largo plazo* — así como a las dinámicas evolutivas asociadas, lo que genera una dificultad para el discernimiento de la perspectiva epistémica — extrapolacionismo, autonomía causal o jerarquía evolutiva — que los respectivos autores sustentan para definir a la micro y la macroevolución.

De acuerdo con lo anterior, se puede constatar que los biólogos en formación de la Facultad de Ciencias (UNAM) están expuestos a una literatura sobre biología evolutiva deficiente, intrincada y contrastante en los temas correspondientes a la micro y a la macroevolución en los que, en el mejor de los casos, se mencionan únicamente dos modelos evolutivos en pugna: la Teoría Sintética de la Evolución y la Teoría de los Equilibrios Puntuados. Es por ello que esta tesis se preocupa por ampliar y actualizar el marco teórico de la discusión en torno al vínculo entre estos dos fenómenos, así como de perfilar una propuesta didáctica innovadora, a la luz del panorama evolutivo contemporáneo, sobre micro y macroevolución.

²⁹⁴*Ibidem.*

Unidades de análisis para comprender micro y macroevolución

Con el objetivo de confrontar la información asociada a la micro y la macroevolución de los cinco libros de uso frecuente sobre biología evolutiva de la biblioteca de la Facultad de Ciencias (UNAM) con aquella expuesta en literatura especializada desde la disciplina para evidenciar los acuerdos y disensos que ayudaran a puntualizar ambos conceptos, se aspiró a la elaboración de un análisis comparativo con un enfoque epistemológico.

La información sobre micro y macroevolución contenida en los cinco libros de uso frecuente, previamente definidos, fue contrastada con la información de 12 obras académicas — artículos y libros — dedicadas, específicamente, al abordaje de la problemática teórica y biológica entre estos dos fenómenos. La selección de la literatura suplementaria fue resultado de una búsqueda intensiva en las bases de datos de diversas revistas científicas, así como de la remisión a la bibliografía citada en fuentes primarias. De igual modo, estas publicaciones fueron exhaustivamente examinadas para determinar su utilidad en el estudio con base en la relevancia explicativa y puntualización conceptual de los fenómenos micro y macroevolutivos.

Finalmente, las cuatro unidades de análisis en las que se basó este estudio se determinaron en función a los atributos más frecuentemente invocados en la literatura general de biología evolutiva para caracterizar tanto a la micro como a la macroevolución: demarcación taxonómica, magnitud temporal y velocidad, magnitud del cambio evolutivo y, dinámicas evolutivas asociadas.

En las siguientes cuatro secciones se expone una selección de citas textuales, extraídas de las 17 fuentes establecidas, en las que se pretende dar cuenta específicamente de la propiedad a la que cada unidad de análisis alude. Es necesario señalar que, en ciertos casos, la referencia explícita para definir cada aspecto en ambos conceptos es omitida, por lo que se recurre a una interpretación reflexiva de lo expuesto por los autores para intentar esclarecer sus juicios; en estas circunstancias, se identifica a la cita en cuestión como *sin referencia explícita*. Otros casos se determinan *sin mención* cuando la búsqueda por una definición puntual o información aprovechable para realizar una interpretación reflexiva que precise una de las cuatro propiedades, haya sido infructuosa.

VI.I. Unidad de análisis 1: Demarcación taxonómica

Microevolución

1) Freeman & Herron (2007):

- a) Cambios en las frecuencias génicas y la distribución de rasgos que ocurren dentro de las poblaciones y especies (p. 803).
- b) [...] los cambios que toman lugar en escalas cortas de tiempo dentro de poblaciones han sido referidos como **microevolución** (p. 40).

2) Futuyma (2009):

- a) Un término vago, [que] usualmente se refiere a los cambios evolutivos leves a corto plazo, dentro de las especies (p. G-6).
- b) los fenómenos de la evolución son con frecuencia divididos en **microevolución** (significando, principalmente, procesos que ocurren dentro de las especies) (p. 495).
- c) MICROEVOLUCIÓN [son] los cambios genéticos dentro y entre poblaciones (p. 497).

3) Hall (2011):

- a) Cambios evolutivos dentro de las poblaciones de una especie (p. G-12).
- b) El cambio dentro de un linaje (microevolución) puede resultar en la formación de subespecies o variedades pero no la formación de una nueva especie (p. 326).

4) Futuyma (1998): Sin mención explícita

- a) Los procesos que causan leves cambios genéticos o fenotípicos dentro y entre poblaciones, son usualmente, suficientemente rápidos para nosotros observarlos en poblaciones naturales o de laboratorio [...] (p. 447).

5) Ridley (1996):

- a) Cambios evolutivos a pequeña escala, tal como los cambios en las frecuencias genéticas dentro de una población (p. 670).

6) Reznick & Ricklefs (2009):

- [...] modificaciones adaptativas dentro de las poblaciones a través del tiempo ahora son referidas como microevolución (p. 837).

7) Grantham (2007):

- a) La 'microevolución' es típicamente entendida como la evolución 'debajo del nivel de especie' [...] (p. 76).

8) Folguera (2010):

- a) [...] la evolución de las poblaciones (microevolución de aquí en más) se ratificó como el ámbito principal de evolución [...] (p. 278).

9) Meraz (2011):

- a) [...] la microevolución se aboca al estudio del cambio en las frecuencias alélicas, o frecuencia de cualquier gen prescrito en una muestra o población (p. 46).

10) Stanley (1979):

- a) [...] en contraste con la microevolución, que se centra en comprender el origen de las diferencias subespecíficas, raciales o ecográficas.²⁹²

11) Stanley (1981): Sin mención

12) Vargas (2012):

- a) [...] los cambios se miden en la variación de las frecuencias génicas, genotípicas o fenotípicas en una población. Es lo que constituye la microevolución (p. 123).

13) Padian (2010): Sin mención

14) Ayala & Arp (2010):

- a) La microevolución usualmente se refiere a los cambios en las frecuencias alélicas dentro de una especie que ultimadamente afecta el fenotipo de los organismos que constituyen esa especie (p. 165).

15) Soler (2003):

- a) Los procesos evolutivos que conducen a modificaciones en poblaciones naturales de una misma especie (p. 551).

16) Theßen (2005): Sin mención

17) Heams, *et al.* (2015):

- a) La microevolcuión es definida como la evolución que ocurre debajo del nivel de las especies [...] (p. 300).

²⁹⁵Stanley, 1979, citado en Vasallo, 1995, p. 44.

10 de las 17 fuentes (58.82%) — Hall, 2011; Ridley, 1996; Reznick & Ricklefs, 2009; Grantham, 2007; Folguera, 2010; Meraz, 2011; Stanley, 1979; Vargas, 2012; Ayala & Arp, 2010; Heams, *et al.*, 2015 — concordaron en que la microevolución se sitúa a nivel poblacional o nivel subespecífico exclusivamente. Mientras que, tan solo tres fuentes (17.64%) — Freeman & Herron, 2007; Futuyma, 2009; Futuyma, 1998 — consideraron que la microevolución comprende tanto el nivel poblacional como el nivel específico. El resto, cuatro fuentes (23.52%) no hicieron mención de esta característica en sus definiciones.

Macroevolución

1) Freeman & Herron (2007):

- a) Gran cambio evolutivo, usualmente en morfología; típicamente se refiere a la evolución de diferencias entre poblaciones que justifican su colocación en diferentes géneros o taxones de nivel superior (p. 802).

2) Futuyma (2009):

- a) Un término vago [que] en general significa que la evolución de cambios fenotípicos substanciales, usualmente son suficientemente grandes como para colocar el linaje cambiado y sus descendientes en un género o taxón superior distinto (p. G-6).
- b) [...] y **macroevolución**, el cual es a menudo definido como 'evolución sobre el nivel de especie' (p. 495)

c) [la] MACROEVOLUCIÓN [es] la evolución de taxones superiores en toda su gloriosa diversidad (p. 497).

3) Hall (2011):

a) [...] el patrón de evolución en y sobre el nivel de las especies. Los fósiles son la principal evidencia de macroevolución (p. G-11).

4) Futuyma (1998):

a) La macroevolución es el origen y diversificación de taxones superiores (p. 447).

b) Los procesos que causan leves cambios genéticos o fenotípicos dentro y entre poblaciones, son usualmente, suficientemente rápidos para nosotros observarlos en poblaciones naturales o de laboratorio, mientras aquellos que dan lugar a las diferencias entre géneros o todavía taxones superiores, frecuentemente no lo son (p. 447).

5) Ridley (1996):

a) Una evolución a gran escala. El término se refiere a eventos ocurridos por encima del nivel de las especies. El origen de un grupo superior, tal como el de los vertebrados, sería un ejemplo de un evento macroevolutivo (p. 669).

6) Reznick & Ricklefs (2009):

a) [...] macroevolución (especiación y el origen de las divisiones de la jerarquía taxonómica sobre el nivel de las especies, y el desarrollo de órganos complejos (p. 837).

b) El término macroevolución, en contraste, se refiere al origen de nuevas especies y divisiones de la jerarquía taxonómica sobre el nivel de las especies, y también al origen de adaptaciones complejas, tal como el ojo de los vertebrados (p. 837).

7) Grantham (2007) Sin mención

8) Folguera (2010):

a) [...] la evolución de las poblaciones (microevolución de aquí en más) se ratificó como el ámbito principal de evolución, relegando a la evolución de los taxones superiores, conocida como macroevolución (p. 278).

9) Meraz (2011):

a) La macroevolución [...] tiene como fundamento interpretar la aparición de nuevas especies o grupos grandes [...] (p. 45).

10) Stanley (1979):

a) En general se denomina macroevolución al proceso responsable del surgimiento de los taxones de rango superior (es decir, sobre el nivel de especie) [...] ²⁹⁶

11) Stanley (1981):

a) [...] los cambios evolutivos en las propiedades biológicas de un taxón superior existente, o a los cambios evolutivos que producen el origen de un nuevo taxón superior (p. 471).

²⁹⁶ Stanley, 1979, citado en Vasallo, 1995, p. 44.

12) Vargas (2012):

- a) La especiación (el cambio a nivel de especies) es lo que ha estudiado la macroevolución (p. 133).

13) Padian (2010):

- a) La macroevolución significa los patrones y procesos por encima del nivel del cambio poblacional y la diferenciación. Estos patrones y procesos siguen a los eventos de especiación. Lo que significa, en efecto, es que la especiación — la producción de nuevas especies — es la materia prima de la macroevolución (p. 207).
- b) El asunto importante es que cuando hablamos de macroevolución estamos discutiendo los patrones y procesos que suceden usando a las especies y otros clados superiores (grupos que comprenden especies relacionadas) (p. 207).

14) Ayala & Arp (2010):

- a) La macroevolución se refiere a los cambios que atraviesan las especies, tal como cuando un nuevo género, phyla, o familia emerge (formas de especiación), o cuando las especies se extinguen (p. 165).

15) Soler (2003):

- a) Los fenómenos evolutivos que afectan a especies y taxones de nivel superior, que por su escala temporal se estudian a través de los fósiles, se incluyen en la denominación general de macroevolución (Braga & Ricas en Soler, 2003, p. 323).

16) Theßen (2005):

- a) La macroevolución es usualmente definida como la evolución en y sobre el nivel de especie (p. 351).

17) Heams, *et al.* (2015):

- a) [...] la macroevolución, en la gran escala de tiempo, comienza con la especiación; y, con variaciones en una escala incluso mayor (emergencia y extinción de clados, etc.) (Huneman en Heams, *et al.*, 2015, p. 60).

Ocho de las 17 fuentes (47.05%) — Hall, 2011; Reznick & Ricklefs, 2009; Meraz, 2011; Padian, 2010; Vargas, 2012; Theßen, 2005; Soler, 2003; Heams, *et al.*, 2015 — concuerdan en que la macroevolución se estima a partir del nivel de especie. Tres fuentes (17.64%) — Freeman & Herron, 2007; Futuyma, 2009; Futuyma, 1998 — juzgan a la macroevolución a partir del origen del nivel genérico. Otras cuatro fuentes (23.52%) — Ridley, 1996; Folguera, 2010; Stanley, 1979; Ayala & Arp, 2010 — exhiben una confusión respecto a su definición previa de *microevolución*, pues parecen omitir el nivel específico, es decir, no son claros en asociar el nivel de especie a alguna dimensión evolutiva. Finalmente, la definición de un solo autor (5.88%) — Stanley, 1981 — no pudo ser categorizada pues resultó ininteligible la alusión a *el origen de un nuevo taxón superior*, mientras que otro (5.88%) fue el único en no hacer mención sobre este atributo.

VI.II. Unidad de análisis 2: Magnitud temporal y velocidad

Microevolución

1) Freeman & Herron (2007):

- a) Los cambios que toman lugar en escalas cortas de tiempo dentro de poblaciones han sido referidos como **microevolución** [...] (p. 40).

2) Futuyma (2009):

- a) Un término vago, [que] usualmente se refiere a los cambios evolutivos leves a corto plazo, dentro de las especies” (p. G-6).

3) Hall (2011): Sin mención

4) Futuyma (1998):

- a) [...] los procesos que causan leves cambios genéticos o fenotípicos dentro y entre poblaciones, son usualmente, suficientemente rápidos para nosotros observarlos en poblaciones naturales o de laboratorio [...] (p. 447).

5) Ridley (1996): Sin mención explícita

- a) La macroevolución toma lugar por el mismo proceso: *Selección natural* y mejora adaptativa, como ha sido observado dentro de las especies y en la especiación, pero el proceso está operando sobre un periodo mucho más largo (p. 586).²⁹⁷

6) Reznick & Ricklefs (2009): Sin mención

²⁹⁷Con base en su definición de macroevolución, Ridley, consecuentemente, intuiría que el proceso microevolutivo consiste en periodos cortos.

7) Grantham (2007): Sin mención explícita

a) En contraste, el dominio macroevolutivo incluye fenómenos en grandes escalas temporales [...] (p. 76).²⁹⁸

8) Folguera (2010): Sin mención

9) Meraz (2011): Sin mención explícita

a) La macroevolución toma lugar por el proceso de selección natural [...] sobre un periodo de tiempo muy grande (p. 45).²⁹⁹

10) Stanley (1979): Sin mención

11) Stanley (1981): Sin mención

12) Vargas (2012): Sin mención explícita

a) [...] los cambios se miden en la variación de las frecuencias génicas, genotípicas o fenotípicas en una población. Es lo que constituye la microevolución. Estos cambios pueden observarse ya de una generación a otra y hacen de esta definición de evolución algo más fenoménico que la macroevolución (p.123).³⁰⁰

13) Padian (2010): Sin mención

14) Ayala & Arp (2010): Sin mención

²⁹⁸Derivado de su definición sobre macroevolución, Grantham ubicaría a la microevolución en cortas escalas temporales.

²⁹⁹Meraz vislumbra, indirectamente, a la microevolución como un proceso sobre periodos cortos.

³⁰⁰Al estimar a la microevolución como “cambios observables de una generación a otra”, Vargas entrevería a este fenómeno como un proceso en el corto plazo.

15) Soler (2003): Sin mención explícita

- a) Bajo el concepto de macroevolución se engloban todos aquellos procesos de aparición, expansión y extinción de especies y taxones superiores a lo largo del tiempo geológico [...] (Braga & Ricas en Soler, 2003, p. 323).³⁰¹

16) Theßen (2005): Sin mención

17) Heams, *et al.* (2015):

- a) A la genética de poblaciones le concierne la microevolución en periodos de tiempo que no son muy largos con variaciones ambientales limitadas [...] (p. 60).

Nueve de las 17 fuentes (52.94%) — Freeman & Herron, 2007; Futuyma, 2009; Futuyma, 1998; Ridley, 1996; Grantham, 2007; Meraz, 2011; Vargas, 2012; Soler, 2003; Heams, *et al.*, 2015 — consideran que la microevolución es un proceso que ocurre en el corto plazo. El resto de las ocho fuentes (47.05%) omitió esta característica en sus definiciones. Desde otro ángulo, sólo dos autores (11.76%) — Futuyma, 1998; Vargas, 2012 — caracterizaron explícitamente a la microevolución como un proceso *rápido*.

³⁰¹Braga & Ricas establecerían, de manera indirecta, a la microevolución en un tiempo breve (no suficientemente grande para considerarse geológico).

1) Freeman & Herron (2007):

- a) [...] los cambios que toman lugar en escalas largas de tiempo entre agrupaciones taxonómicas más amplias han sido denominados **macroevolución** (p. 40).

2) Futuyma (2009): Sin mención

3) Hall (2011): Sin mención

4) Futuyma (1998): Sin mención explícita

- a) los procesos que causan leves cambios genéticos o fenotípicos dentro y entre poblaciones, son usualmente, suficientemente rápidos para nosotros observarlos en poblaciones naturales o de laboratorio, mientras aquellos que dan lugar a las diferencias entre géneros o todavía taxones superiores, frecuentemente no lo son (p. 447).³⁰²

5) Ridley (1996):

- a) La macroevolución toma lugar por el mismo proceso: *Selección natural* y mejora adaptativa, como ha sido observado dentro de las especies y en la especiación, pero el proceso está operando sobre un periodo mucho más largo (p. 586).

6) Reznick & Ricklefs (2009): Sin mención

³⁰²En este caso, Futuyma aludiría a que los procesos macroevolutivos serían lentos a diferencia de los microevolutivos.

7) Grantham (2007):

- a) En contraste, el dominio macroevolutivo incluye fenómenos en grandes escalas temporales, geográficas o taxonómicas como la diversidad del gradiente latitudinal, las extinciones masivas, los patrones de diversificación a largo plazo, los patrones geográficos y temporales en el origen de grandes novedades evolutivas, y patrones en la ocupación del morfoespacio (p. 76).

8) Folguera (2010): Sin mención

9) Meraz (2011):

- a) La macroevolución toma lugar por el proceso de selección natural, es decir la reproducción diferencial de los individuos, y la mejora adaptativa sobre un periodo de tiempo muy grande (p. 45).

10) Stanley (1979): Sin mención

11) Stanley (1981): Sin mención

12) Vargas (2012): Sin mención

13) Padian (2010): Sin mención

14) Ayala & Arp (2010): Sin mención

15) Soler (2003):

- a) Bajo el concepto de macroevolución se engloban todos aquellos procesos de aparición, expansión y extinción de especies y taxones

superiores a lo largo del tiempo geológico, que se estudian habitualmente a través del registro fósil (Braga & Ricas en Soler, 2003, p. 323).

16) Theßen (2005): Sin mención

17) Heams, *et al.* (2015):

- a) [...] la macroevolución, en la gran escala de tiempo, comienza con la especiación; y, con variaciones en una escala incluso mayor (emergencia y extinción de clados, etc.) (Huneman en Heams, *et al.*, 2015, p. 60).

Siete de las 17 fuentes (41.17%) — Freeman & Herron, 2007; Futuyma, 1998; Ridley, 1996; Grantham, 2007; Meraz, 2011; Soler, 2003; Heams, *et al.*, 2015 — coinciden en ubicar al proceso macroevolutivo en una escala grande de tiempo. El resto de las 10 fuentes (58.82%) omitieron esta característica en sus definiciones. Finalmente, sólo un autor (5.88%) — Futuyma, 1998 — señaló que, mientras los procesos microevolutivos usualmente son muy rápidos, los macroevolutivos *no*, es decir, serían lentos.

VI.III. Unidad de análisis 3: Magnitud del cambio evolutivo

Microevolución

1) Freeman & Herron (2007):

- a) La evidencia muestra que las especies cambian sobre tiempo en una escala pequeña, o microevolutiva (como cuando los insectos jaboncillo evolucionaron picos más cortos) (p. 49).

2) Futuyma (2009):

- a) Un término vago, [que] usualmente se refiere a los cambios evolutivos leves a corto plazo, dentro de las especies (p. G-6).

3) Hall (2011): Sin mención

4) Futuyma (1998): Sin mención explícita

- a) Los procesos que causan leves cambios genéticos o fenotípicos dentro y entre poblaciones, son usualmente, suficientemente rápidos para nosotros observarlos en poblaciones naturales o de laboratorio [...] (p. 447).³⁰³

5) Ridley (1996):

- a) Cambios evolutivos a pequeña escala, tal como los cambios en las frecuencias genéticas dentro de una población (p. 670).

6) Reznick & Ricklefs (2009): Sin mención

7) Grantham (2007): Sin mención

8) Folguera (2010): Sin mención

³⁰³Al escribir “los procesos que causan leves cambios genéticos o fenotípicos dentro y entre poblaciones”, Futuyma se refiere a la microevolución.

9) Meraz (2011): Sin mención

10) Stanley (1979): Sin mención explícita

- a) [...] en contraste con la microevolución, que se centra en comprender el origen de las diferencias subespecíficas, raciales o ecográficas^{304 y 305}

11) Stanley (1981): Sin mención

12) Vargas (2012): Sin mención explícita

- a) Microevolución (cambio de frecuencias genéticas) (p. 121).³⁰⁶

13) Padian (2010): Sin mención

14) Ayala & Arp (2010): Sin mención explícita

- a) La microevolución usualmente se refiere a los cambios en las frecuencias alélicas dentro de una especie que ultimadamente afecta el fenotipo de los organismos que constituyen esa especie (p. 121).³⁰⁷

15) Soler (2003): Sin mención explícita

- a) Los procesos evolutivos que conducen a modificaciones en poblaciones naturales de una misma especie (p. 551).³⁰⁸

16) Theßen (2005): Sin mención

³⁰⁴Cuando Stanley menciona “diferencias subespecíficas, raciales o ecográficas” alude a cambios de pequeña magnitud.

³⁰⁵Stanley, 1979, citado en Vasallo, 1995, p. 44.

³⁰⁶Vargas refiere al “cambio de frecuencias genéticas” como modificaciones de pequeña magnitud.

³⁰⁷Para Ayala y Arp “los cambios en las frecuencias alélicas” constituyen cambios de pequeña magnitud.

³⁰⁸En el caso de Soler, es posible entrever que las “modificaciones en poblaciones” no debieran ser de tal magnitud para constituir un evento de especiación.

17) Heams, *et al.* (2015): Sin mención explícita

- a) La microevolución es definida como la evolución que ocurre debajo del nivel de las especies y, debido al éxito de la genética de poblaciones como el cambio en las frecuencias genéticas dentro de una población de organismos a través del tiempo o el proceso por el cual las nuevas especies son creadas (especiación) (Nicoglou en Heams, *et al.*, 2015, pp. 300-301).³⁰⁹

Nueve de las 17 fuentes (52.94%) — Freeman & Herron, 2007; Futuyma, 2009; Futuyma, 1998; Ridley, 1996; Stanley, 1979; Vargas, 2012; Ayala & Arp, 2012; Soler, 2003; Heams, *et al.*, 2015 — concuerdan en que la microevolución genera cambios de pequeña magnitud vistos, generalmente, en términos de frecuencias alélicas o genéticas. El resto de las ocho fuentes (47.05%) omitieron esta propiedad en sus definiciones.

Macroevolución

1) Freeman & Herron (2007):

- a) Gran cambio evolutivo, usualmente en morfología; típicamente se refiere a la evolución de diferencias entre poblaciones que justifican su colocación en diferentes géneros o taxones de nivel superior (p. 802).
- b) Los cambios a pequeña escala [son] microevolución [...] y los cambios dramáticos, macroevolución (p. 40).

³⁰⁹Cuando Nicoglou menciona “cambio en las frecuencias genéticas dentro de una población”, el autor estima a los cambios evolutivos de pequeña magnitud como resultado de la microevolución.

2) Futuyma (2009):

- a) Un término vago [que] en general significa que la evolución de cambios fenotípicos substanciales, usualmente son suficientemente grandes como para colocar el linaje cambiado y sus descendientes en un género o taxón superior distinto (p. G-6).

3) Hall (2011): Sin mención

4) Futuyma (1998): Sin mención explícita

- a) Los procesos que causan leves cambios genéticos o fenotípicos dentro y entre poblaciones, son usualmente, suficientemente rápidos para nosotros observarlos en poblaciones naturales o de laboratorio, mientras aquellos que dan lugar a las diferencias entre géneros o todavía taxones superiores, frecuentemente no lo son (p. 447).³¹⁰

5) Ridley (1996): Sin mención explícita

- a) Una evolución a gran escala. El término se refiere a eventos ocurridos por encima del nivel de las especies. El origen de un grupo superior, tal como el de los vertebrados, sería un ejemplo de un evento macroevolutivo (p. 669).³¹¹

³¹⁰Al hacer referencia a “diferencias entre géneros o [...] taxones superiores” es posible entrever que Futuyma hace alusión a la macroevolución a través de cambios de magnitudes considerables.

³¹¹Al hablar del surgimiento de “un grupo [taxonómico] superior”, se entendería que éstos debieron presentar rasgos innovadores lo suficientemente radicales para ser clasificados en categorías sistemáticas iguales o superiores al nivel de especie.

6) Reznick & Ricklefs (2009): Sin mención explícita

- a) El término macroevolución [...] se refiere al origen de nuevas especies y divisiones de la jerarquía taxonómica sobre el nivel de las especies, y también al origen de adaptaciones complejas, tal como el ojo de los vertebrados (p. 837).³¹²

7) Grantham (2007):

- a) [...] el dominio macroevolutivo incluye fenómenos en grandes escalas temporales, geográficas o taxonómicas como la diversidad del gradiente latitudinal, las extinciones masivas, los patrones de diversificación a largo plazo, los patrones geográficos y temporales en el origen de grandes novedades evolutivas, y patrones en la ocupación del morfoespacio (p. 76).

8) Folguera (2010): Sin mención

9) Meraz (2011): Sin mención explícita

- a) Este tipo de evolución tiene como fundamento interpretar la aparición de nuevas especies o grupos grandes, así como también las extinciones en masa, con la subsecuente proliferación de nuevos grupos. Desde esta perspectiva, el proceso aleatorio entre la cladogénesis, formación de nuevos linajes evolutivos, y la extinción debiera tener importantes consecuencias al nivel macroevolutivo (p. 45).

³¹²Al señalar el surgimiento de especies o categorías taxonómicas supraespecíficas se intuye la generación de cambios evolutivos sustanciales.

10) Stanley (1979): Sin mención explícita

- a) En general se denomina macroevolución al proceso responsable del surgimiento de los taxones de rango superior (es decir, sobre el nivel de especie) [...] ³¹³

11) Stanley (1981): Sin mención explícita

- a) Sugiero que la macroevolución sea definida como los cambios evolutivos en las propiedades biológicas de un taxón superior existente, o a los cambios evolutivos que producen el origen de un nuevo taxón superior (p. 471).

12) Vargas (2012): Sin mención

13) Padian (2010): Sin mención explícita

- a) [...] cuando hablamos de macroevolución estamos discutiendo los patrones y procesos que suceden usando a las especies y otros clados superiores (grupos que comprenden especies relacionadas) [...] (p. 207).

14) Ayala & Arp (2010): Sin mención explícita

- a) La macroevolución se refiere a los cambios que *atraviesan* las especies, tal como cuando un nuevo género, phyla, o familia emerge (formas de especiación), o cuando las especies se extinguen (p. 165).
- b) [...] la macroevolución ha sido usada para describir tanto los taxones linneanos (phyla, clases, etc.) y la cantidad de tiempo a partir de la cual dos linajes divergen (Erwin en Ayala & Arp, 2010, p. 183).

³¹³Stanley, 1979, citado en Vasallo, 1995, pp. 43-44.

15) Soler (2003): Sin mención explícita

- a) Los fenómenos evolutivos que afectan a especies y taxones de nivel superior, que por su escala temporal se estudian a través de los fósiles, se incluyen en la denominación general de macroevolución (Braga & Ricas en Soler, 2003, p. 323).
- b) **Macroevolución:** Los procesos evolutivos que dan lugar a grupos taxonómicos amplios (p. 551).

16) Theßen (2005): Sin mención

17) Heams, *et al.* (2015): Sin mención explícita

- a) [...] la macroevolución, en la gran escala de tiempo, comienza con la especiación; y, con variaciones en una escala incluso mayor (emergencia y extinción de clados, etc.) (Huneman en Heams, *et al.*, 2015, p. 60).

13 de las 17 fuentes consultadas (76.47%) — Freeman & Herron, 2007; Futuyma, 2009; Futuyma, 1998; Rilley, 1996; Reznick & Ricklefs, 2009; Grantham, 2007; Meraz, 2011; Stanley, 1979; Stanley, 1981; Padian, 2010; Ayala & Arp, 2010; Soler, 2003; Heams, *et al.*, 2015 — caracterizan al proceso macroevolutivo a través de cambios dramáticos o sustanciales, en ocasiones haciendo referencia al surgimiento de especies y categorías taxonómicas supraespecíficas. El resto de las cuatro fuentes (23.52%) omitieron la consideración de esta particularidad en sus definiciones.

VI.IV. Unidad de análisis 4: Procesos o dinámicas evolutivas asociadas

Microevolución

1) Freeman & Herron (2007):

- a) Uno de los debates más antiguos en Biología evolutiva ha sido si los cambios toman lugar dentro de las poblaciones debido a mutaciones, selección, deriva y flujo génico, quienes son los responsables por los tipos de cambios que distinguen grupos como los cordados contra crustáceos o musgos contra angiospermas. Tradicionalmente, los cambios que toman lugar en una escala de tiempo corta dentro de poblaciones han sido referidos como microevolución [...] (p. 748).

2) Futuyma (2009):

- a) Estos autores [fundadores de la Teoría Sintética] discutieron de manera convincente que la mutación, recombinación, selección natural, y otros procesos operando dentro de las especies (a lo que Dobzhansky llamó **microevolución**) dan cuenta del *origen de nuevas especies y las características principales y de mayor duración de la evolución* (llamado **macroevolución**) (p. 9).

3) Hall (2011): Sin mención explícita

- a) El termino microevolución es empleado a veces para hacer referencia a la radiación adaptativa dentro de una especie [...] (p. 112).³¹⁴

4) Futuyma (1998): Sin mención

³¹⁴El referir a la radiación adaptativa implica la consideración del modelo darwiniano clásico de la evolución por variación heredable y selección natural.

5) Ridley (1996): Sin mención explícita

- a) [...] el modelo evolutivo general sugerido por los reptiles parecidos a mamíferos, es una de las acciones cumulativas de la selección natural por un largo periodo (40 millones de años); donde, la acumulación de muchos cambios a pequeña escala resulta en el cambio a gran escala de reptiles a mamíferos (p. 586).³¹⁵

6) Reznick & Ricklefs (2009): Sin mención explícita

- a) Los biólogos evolutivos han buscado durante mucho tiempo entender la relación entre microevolución (adaptación) [...] (p. 837).³¹⁶
- b) Tales modificaciones adaptativas dentro de las poblaciones a través del tiempo ahora son referidas como microevolución (p. 837).

7) Grantham (2007):

- a) La “microevolución” es típicamente entendida como la evolución “debajo del nivel de especie”, incluyendo, pero no limitada, a los siguientes procesos: mutación, recombinación, flujo genético, deriva, selección, interacciones locales entre especies (tal como el parasitismo, depredación y competencia), y mecanismo de especiación (p. 76).

8) Folguera (2010): Sin mención

³¹⁵Para Ridley, claramente los fenómenos distintivos de la macroevolución son producto de la acumulación persistente de los cambios provocados, principalmente, por la selección natural.

³¹⁶En esta definición, Reznick y Ricklefs equiparan a la microevolución con el fenómeno de adaptación, el cual necesariamente involucra a la selección natural.

9) Meraz (2011):

a) En la genética de poblaciones, el neodarwinismo explica la microevolución como cambios en las frecuencias de las variantes pre-existentes; la mayoría de los caracteres muestran variación y el carácter evoluciona en función de la alteración, por selección, de su distribución de frecuencias, de generación en generación, dentro de una población o un deme (subpoblación reproductiva). Desde esta perspectiva, la microevolución se aboca al estudio del cambio en las frecuencias alélicas, o frecuencia de cualquier gen prescrito en una muestra o población. Por esta razón es importante su estudio por medio de la aproximación poblacional, ya que es a este nivel donde tiene sentido la variación en el número de alelos disponibles para pasar a la siguiente generación. Es en este nivel que la selección natural es incuestionable en operación, así como la deriva génica y la mutación (p. 46).

b) [...] la aproximación microevolutiva tiene como especial interés la herencia de los rasgos seleccionados [...] (p. 47).

10) Stanley (1979): Sin mención

11) Stanley (1981): Sin mención

12) Vargas (2012): Sin mención

13) Padian (2010): Sin mención

14) Ayala & Arp (2010): Sin mención

15) Soler (2003):

- a) La especiación es producto de procesos microevolutivos que producen divergencia gracias a la adaptación local y la diferenciación geográfica. La diferenciación puede ser debida tanto a factores estocásticos (deriva genética) como a procesos selectivos (adaptación) (Perfectti en Soler, 2003, p. 312).

16) Theßen (2005):

- a) [...] el proceso gradual de evolución por selección natural que opera dentro de las poblaciones y especies (a menudo nombrada microevolución) [...]

17) Heams, *et al.* (2015): Sin mención explícita

- a) A la genética de poblaciones le concierne la microevolución en periodos de tiempo que no son muy largos con variaciones ambientales limitadas [...] (Huneman en Heams, *et al.*, 2015, p. 60).³¹⁷

Seis de las 17 fuentes (35.29%) — Hall, 2011; Ridley, 1996; Reznick & Ricklefs, 2009; Meraz, 2011; Theßen, 2005; Soler, 2003 — consideran que la microevolución sólo se debe a la selección natural; mientras que otros cuatro autores (23.52%) — Freeman & Herron, 2007; Futuyma, 2009; Grantham, 2007; Heams, *et al.*, 2015 — sopesan que, además de la selección, procesos como la mutación, la deriva, la recombinación y el flujo genético también están involucrados en la dimensión microevolutiva. Las siete fuentes restantes (41.17%) omitieron este aspecto en sus definiciones.

³¹⁷Cuando se refiere a la genética de poblaciones como la disciplina responsable del estudio de la microevolución, se vincula la injerencia de la mutación, la selección natural, la deriva y el flujo genético.

- 1) Freeman & Herron (2007): Sin mención
- 2) Futuyma (2009): Sin mención
- 3) Hall (2011): Sin mención
- 4) Futuyma (1998): Sin mención
- 5) Ridley (1996):
 - a) La macroevolución toma lugar por el mismo proceso: Selección natural y mejora adaptativa, como ha sido observado dentro de las especies y en la especiación, pero el proceso está operando sobre un periodo mucho más largo (p. 586).
- 6) Reznick & Ricklefs (2009): Sin mención explícita
 - a) El término macroevolución, en contraste, se refiere al origen de nuevas especies y divisiones de la jerarquía taxonómica sobre el nivel de las especies, y también al origen de adaptaciones complejas, tal como el ojo de los vertebrados (p. 837).³¹⁸
- 7) Grantham (2007): Sin mención
- 8) Folguera (2010): Sin mención

³¹⁸Cuando Reznick y Ricklefs hacen referencia al “origen de adaptaciones complejas” es posible entrever que consideran que la selección natural debe incidir en el nivel macroevolutivo.

9) Meraz (2011):

- a) La macroevolución toma lugar por el proceso de selección natural, es decir la reproducción diferencial de los individuos, y la mejora adaptativa sobre un periodo de tiempo muy grande (p. 45).

10) Stanley (1979): Sin mención

11) Stanley (1981): Sin mención

12) Vargas (2012): Sin mención

13) Padian (2010): Sin mención

14) Ayala & Arp (2010): Sin mención

15) Soler (2003): Sin mención

16) Theßen (2005): Sin mención

17) Heams, *et al.* (2015): Sin mención

Sólo tres de las 17 fuentes (17.64%) — Ridley, 1996; Reznick & Ricklefs, 2009; Meraz, 2011 — concordaron en que únicamente la selección natural se vería involucrada en la producción de patrones macroevolutivos. El resto de las 14 fuentes (82.35%) omitieron este elemento en sus definiciones.

Identificación de núcleos conceptuales a partir de coincidencias en las fuentes consultadas

Con base en los resultados obtenidos del análisis comparativo de las citas textuales de las 17 fuentes seleccionadas — incluyendo a aquellas de los libros de uso frecuente — efectuado a través de cuatro unidades de análisis, establecidas en función de criterios sobre frecuencias y relevancia tanto descriptiva como didáctica para ambos fenómenos, fue posible la construcción de los núcleos conceptuales que a continuación se muestran:

Microevolución	Macroevolución
<ul style="list-style-type: none"> - Nivel poblacional - En el corto plazo - Cambios de pequeña magnitud - Influencia prevalente de la selección natural (aunque también se admite el actuar de la mutación, la deriva y el flujo genético) 	<ul style="list-style-type: none"> - Nivel específico y supraespecífico - A largo plazo - Cambios de gran magnitud - Influencia prevalente de la selección natural

Tabla 3. Identificación de núcleos conceptuales sobre micro y macroevolución con base en los aspectos con mayor índice de coincidencias halladas en las fuentes consultadas mediante el análisis comparativo.

Es posible apreciar que, en general, todas las propiedades que distinguen entre sí a la micro y a la macroevolución son aspectos aparentemente opuestos, a excepción del último atributo que invoca por igual la injerencia de la selección natural para dar cuenta de ambos fenómenos. Esto sólo puede remitirnos a pensar sobre el *uniformitarismo evolutivo* el cual es la base filosófica sobre la que se fundamenta el modelo de la Teoría Sintética de la Evolución a través del extrapolacionismo. Es decir, el resultado del análisis comparativo demostró que la mayoría de los evolucionistas consultados, mantienen una perspectiva *clásica* respecto a la distinción entre la micro y la macroevolución, que es el gradualismo sostenido por la Síntesis.

Vale la pena resaltar que el gran porcentaje de omisiones que se tuvo particularmente en la última unidad de análisis concerniente al nivel macroevolutivo, permitió que las visiones *extrapolacionistas* de los autores que incluyeron este atributo en sus definiciones imperara y, en consecuencia, se viera reflejado como la cualidad con mayor confluencia entre las fuentes seleccionadas. Esto es, pese al supuesto de que la mayoría de los autores no apoyaran el principio uniformitarista, el pretermitir algún mecanismo distinto al de la selección natural en sus acepciones sobre macroevolución, en este caso, favoreció la prevalencia del enfoque extrapolacionista gracias a los pocos autores que estimaron importante referirlo.

Cualquiera que sea el caso, los núcleos conceptuales antes establecidos evidencian la perspectiva epistémica que predomina y permea, no sólo en la literatura dedicada al ámbito educativo, sino en la literatura académica especializada, la cual constituye la llamada *ciencia erudita*.³¹⁹

³¹⁹Sanmartí, 2002, citado en Foguera y Galli, 2012, p. 14.

VII.I. Ideas convergentes y controversias

Partiendo de los resúmenes que se adelantaron al final de cada una de las unidades de análisis en relación con ambos conceptos — micro y macroevolución — a continuación, se presenta una discusión más detallada sobre estos resultados:

- 1) Unidad de análisis 1: Demarcación taxonómica: pese a que la mayoría de las fuentes (58.82%) juzgó delimitar la dimensión microevolutiva exclusivamente en el nivel poblacional o subespecífico, lo cierto es que tres fuentes (17.64%) consideraron también incluir al nivel de especie; esto puede interpretarse como un sesgo de la perspectiva uniformitarista derivada del modelo sintético la cual se abordó en los capítulos II y III de esta tesis. Por otro lado, 47.05% de las fuentes concordaron en estimar a la dimensión macroevolutiva a partir del nivel de especie en contra de un 17.64% las cuales abogaron por delimitarla desde el nivel de género.³²⁰ Respecto a esta dimensión, se identificó el caso de cuatro fuentes que presentaron una inconsistencia en relación con su definición previa sobre microevolución pues no fueron explícitos en asociar el nivel de especie a alguna dimensión evolutiva.

Este último punto resulta el más problemático para la enseñanza-aprendizaje de estos fenómenos, pues mientras no se precise concretamente cuándo acaba uno y cuándo empieza el otro, además de consentir la difusión de definiciones vagas y negligentes tanto en la literatura *escolar* como en la *académica*, será inasequible un acuerdo en la disciplina que contribuya a una homogeneización del lenguaje que se emplee en la biología evolutiva y que, por tanto, se vea replicado en las aulas.

³²⁰Estos autores resultaron ser los mismos tres que restringieron a la microevolución al nivel poblacional.

2) Unidad de análisis 2: Magnitud temporal y velocidad: en ambos casos — la dimensión microevolutiva y la macroevolutiva — tuvieron el aparente acuerdo absoluto de las fuentes que dotaron a sus definiciones de este atributo — 52.94% y 41.17% respectivamente —. Es decir, no hubo controversias entre las acepciones de los diferentes autores; consecuentemente, se acordó que la microevolución se establecería como un proceso de periodos cortos, mientras la macroevolución como un proceso de periodos prolongados. Con respecto al atributo de la velocidad, sólo dos fuentes en la dimensión microevolutiva — 11.76% — indicaron que la microevolución sería un proceso rápido; en tanto, un autor — 5.88% — en la dimensión macroevolutiva, intuyó que ésta se caracterizaría por ser un proceso lento. Con base en esto, parece pertinente hacer una acotación en este sentido, pues si se asume que la micro y la macroevolución suceden a través de los mismos procesos — mutación, selección, deriva y flujo genético —, como lo sustenta la Síntesis, entonces, cuando se habla de que la microevolución es un fenómeno que ocurre en *el corto plazo* se vislumbra, en consecuencia, que es un proceso rápido. Por el contrario, bajo esta lógica, cuando se señala que la macroevolución es un fenómeno en *el largo plazo*, se alude, por tanto, a que, para acreditar resultados característicos de esta dimensión, debe transcurrir un periodo más extenso de los necesarios para observar resultados microevolutivos.³²¹

³²¹Es necesario aclarar, por consiguiente, que no es que el proceso como tal, consistente en la influencia de la mutación, selección, deriva y flujo genético, sea rápido o lento, sino que, para atestiguar los resultados distintivos de cada una de las dos dimensiones, los micro y los macroevolutivos, bajo la perspectiva de la Síntesis, es necesario el transcurso de un periodo corto o largo respectivamente. De este modo, la generación de resultados microevolutivos sería rápida, mientras que la de los macroevolutivos, lenta o prolongada.

- 3) Unidad de análisis 3: Magnitud del cambio evolutivo: nuevamente, en esta unidad, se manifestó un acuerdo total entre las fuentes que confirieron esta cualidad a sus definiciones tanto para la micro como para la macroevolución — 52.94% y 76.47% respectivamente —. Dicho lo anterior, la microevolución sería vista como un proceso que genera cambios minúsculos, en tanto la macroevolución como un proceso que resulta en cambios más sustanciales o grandes.
- 4) Unidad de análisis 4: Procesos o dinámicas evolutivas asociadas: en la dimensión concerniente a la microevolución, 35.29% de las fuentes consideraron que el único mecanismo responsable de los patrones asociados a este fenómeno sería la selección natural, mientras que un 23.52% además, integraron a la mutación, la deriva y el flujo genético, no obstante, primaron a la selección sobre estos tres últimos. Por el otro lado, en la dimensión macroevolutiva — el inciso con mayor porcentaje de omisiones — el 17.64% correspondiente a los únicos autores que expresaron este atributo en sus definiciones, coincidieron en que la macroevolución es producto exclusivamente de la selección natural.

En relación con este último punto, como ya se adujo en la primera parte del presente capítulo, el resultado obtenido se atribuye al gran número de omisiones en los respectivos significados que cada fuente proporcionó sobre macroevolución en este sentido y, al hecho de que las únicas fuentes que concedieron esta cualidad a sus definiciones lo hicieron bajo el influjo de la perspectiva extrapolacionista, hecho

que necesariamente implica la alusión a los mismos mecanismos que operan en la microevolución.

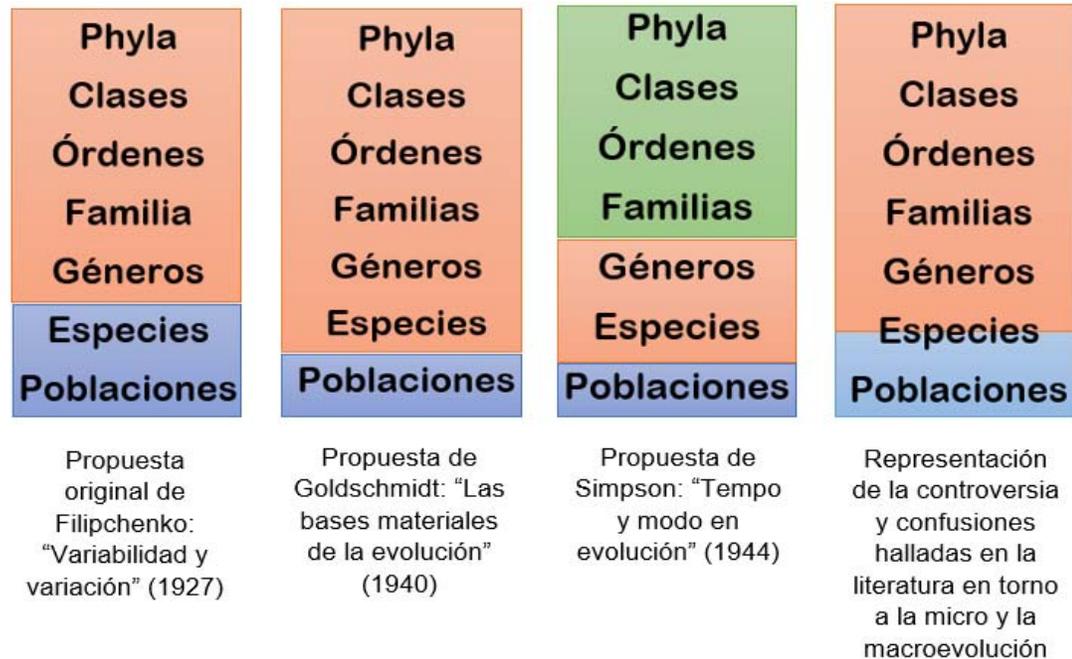


Figura 1. Ilustración de las tres propuestas más relevantes sobre micro y macroevolución en función de la demarcación taxonómica, en contraste con la interpretación que manifiesta la confusión hallada en la literatura contemporánea de biología evolutiva en torno a esta característica.

La última columna de la *Figura 1* revela que en la literatura vigente sobre biología evolutiva existen diferentes criterios de demarcación respecto a la micro y a la macroevolución. En este aspecto, es posible apreciar dos situaciones al compararse con las tres propuestas planteadas:

Actualmente la megaevolución no se toma en cuenta y, el nivel de especie en algunos casos se estima como microevolución, mientras que en otros como macroevolución. Este problema, como se señaló con anterioridad, intuye la promoción de confusiones y dificultades en el proceso de enseñanza-aprendizaje en torno a estos dos fenómenos. Por otro lado, se favorece la perduración de la polémica asociada al vínculo entre ambos conceptos. Es por ello que, en esta tesis, se cuestiona la pertinencia y la utilidad que acarrea la prevalencia de estos términos en la biología evolutiva.

VII.II. Hacia una propuesta didáctica

Pese a los persistentes intentos por desacoplar a la macroevolución de la microevolución mediante diversas teorías innovadoras provenientes de disciplinas como la paleontología y la biología evolucionaria del desarrollo, las cuales han criticado agudamente la validez del principio del uniformitarismo evolutivo a la luz del nuevo conocimiento, la realidad es que la visión extrapolacionista continúa permeando en la biología evolutiva contemporánea y, los esfuerzos por esclarecer y puntualizar los conceptos de micro y macroevolución de manera definitiva han sido fallidos.

A raíz del desarrollo de esta tesis, para la didáctica de la biología evolutiva para biólogos en formación se propone sustituir los términos *microevolución* y *macroevolución* por una nomenclatura más precisa y descriptiva en términos de *evolución intraespecífica* y *especiación*.

En este contexto, se sugiere definir a la *evolución intraespecífica* como aquella que resulta de la combinatoria de dinámicas evolutivas — mutación, selección natural, deriva genética y flujo genético — al interior de las poblaciones de una misma especie.

En contraste, se sugiere hacer hincapié en que en la enseñanza del concepto de *especiación* se enfaticen equitativamente no sólo los factores o mecanismos reconocidos plenamente por la Teoría Sintética — los cuales suelen ser representados en la instrucción de los modelos clásicos de especiación alopátrica, peripátrica y simpátrica —. En este sentido, se propone contemplar, pero no limitar-

se a incluir los conceptos de macromutaciones — particularmente en relación con las mutaciones en genes reguladores del desarrollo —, endosimbiosis, hibridación, selección de especies, herencia epigenética, constricciones del desarrollo, construcción del nicho, plasticidad fenotípica, el modelo de la jerarquía evolutiva — junto con la Teoría del *Sloshing Bucket* — así como la noción de la *triada evolutiva dimensional* que previamente se esbozó³²² como mecanismos igualmente plausibles para dar cuenta de las dinámicas del fenómeno evolutivo.

Frente a la cuestión del porqué no se considera el origen y/o la evolución de las categorías taxonómicas supraespecíficas, en esta propuesta, la razón reside en la condición de existencia plena que las especies poseen de manera exclusiva. En otras palabras, de acuerdo con Eldredge y Cracraft (1980) cuando se habla de que la macroevolución es el proceso responsable del surgimiento de los *taxones de rango superior* se está empleando un lenguaje metafórico, pues las especies son las únicas que *surgen* ya que son el único taxón que tiene un estatus ontológico.³²³ De acuerdo con esto, cuando nuevas especies se originan, éstas pueden además ser catalogadas por nosotros — seres humanos — como las especies representantes

³²² Un ejemplo de cómo precisar a la *triada evolutiva dimensional* como un modelo que ayude a dar cuenta de la evolución es mediante la articulación de los mecanismos causales más importantes de las tres dimensiones en pugna: en este contexto, el surgimiento de variación genética podría ser visto como producto de procesos autoorganizativos inherentes de la materia orgánica, en primer lugar. Esta variación, una vez generada, debería ser compatible con las *Condiciones Coordinativas* a manera de constricciones del desarrollo que intuye el concepto de selección interna para que esta, por consiguiente, se materialice en rasgos viables que puedan ser sujetos de la selección natural en última instancia. En este marco, la *triada evolutiva dimensional* debería ser un fenómeno intrínseco e igual de relevante tanto para la *evolución intraespecífica* como para el fenómeno de la *especiación*.

³²³Eldredge & Cracraft, 1982, pp. 249-250.

de categorías taxonómicas de mayor inclusión que el de la especie en función del grado de cambio que apreciemos en ellas.³²⁴

Es necesario destacar que, al decantarse por la instrucción de estos dos conceptos para sustituir los términos de micro y macroevolución, sería útil prescindir intencionalmente de la alusión a la magnitud temporal, la velocidad y cualquier patrón evolutivo continuo y/o disruptivo; en cambio, se recomienda presentar los conceptos de *evolución intraespecífica* y, particularmente, el de *especiación* como fenómenos que se suscitan en función de la posible injerencia de una diversidad de mecanismos y modelos que pueden adecuarse a una perspectiva gradualista o no.

Desde otro ángulo, una de las virtudes que provee esta nomenclatura es la de abogar por un desistimiento de la percepción de la evolución biológica en dos dimensiones — la micro y la macro — con el fin de restaurar y resaltar el carácter fenoménico pleno del cambio que se aprecia al interior de las especies y el surgimiento de éstas.

En consonancia con lo expresado por Folguera y Galli (2012), una parte considerable de la literatura especializada en la enseñanza de la biología evolutiva asume que los modelos a enseñar son *a-problemáticos*, es decir, consideran que estos modelos están formulados de manera precisa — libres de ambigüedades o contradicciones que obstaculicen su comprensión —, sin la existencia de zonas nebulosas en las que se admita la necesidad de mayores esfuerzos de indagación.³²⁵ En contraste, los trabajos que provienen directamente desde la academia, en su mayoría, son enfáticos en reconocer que, en ciertos aspectos, se

³²⁴Cf. Vasallo, 1995.

³²⁵Folguera y Galli, 2012, p. 5.

mantienen discusiones enérgicas las cuales reflejan la naturaleza científica de la disciplina.

En virtud de lo anterior, los profesores tendrían que advertir a los alumnos de la existencia de diferentes explicaciones vigentes en la biología evolutiva, así como evitar la confusión de equiparar a la Teoría Sintética con evolución. Bajo este tenor, los estudiantes, como futuros investigadores, tendrían que ser conscientes de la diversidad de modelos y enfoques bajo los cuales el fenómeno evolutivo puede abordarse dado que sucede en múltiples niveles.

En este sentido, se reconoce asimismo la disyuntiva pedagógica que puede surgir: frente al limitado tiempo disponible para enseñar los modelos científicos que gozan de un estado de aprobación total ¿es pertinente invertir tiempo en la enseñanza de modelos en discusión? o, ¿es necesario procurar la introducción de conceptos y modelos actualmente en pugna desde la biología evolutiva en virtud de expandir la perspectiva disciplinar de los alumnos para acercarlos a una representación más realista y contemporánea de esta ciencia?

Esta tesis busca interceder por la ampliación del panorama curricular en la enseñanza de la biología evolutiva, la cual procure presentar un escenario próximo al estado actual de la disciplina. Por esta razón, se exhorta a la instrucción de los modelos y conceptos evolutivos en discusión, o alternos de los tradicionalmente sustentados por la Teoría Sintética, siempre y cuando se informe a los estudiantes cuál es el estatus consensual de éstos en aras de hacerlos conscientes sobre la naturaleza de la ciencia.

De cara al problema en el que algunos autores han resaltado y criticado la tendencia en la didáctica en general a semejar *evolución* con *selección natural*,³²⁶ hecho que promueve un sesgo teórico entre los alumnos, este trabajo plantea priorizar la enseñanza de los modelos bien establecidos, pero sin descuidar ni omitir, en la medida de lo posible, la incorporación instructiva de los modelos y conceptos suplementarios de los que reconoce con plenitud la Teoría Sintética de la Evolución.

³²⁶*Ibidem*, p. 11.

Conclusiones

En la biología evolutiva contemporánea, a la luz del nuevo conocimiento desde campos de estudio innovadores como la *evo-devo*, la epigenética o la biología de sistemas, se ha logrado el creciente reclamo de que el cuerpo teórico para elucidar el fenómeno de la evolución debe ampliarse o *extenderse*, hecho que ha promovido, a su vez, innumerables discusiones entre los científicos acerca de qué nuevos conocimientos incorporar y cómo. Este aspecto recurrente de la biología evolutiva en el que surgen constantemente nuevos debates y en el que el conocimiento generado no es inamovible es ciertamente el reflejo de la naturaleza científica que alberga esta disciplina. No obstante, al trasladar nuestra atención a la didáctica de la biología evolutiva, a menudo, el carácter polémico y cambiante que la caracterizan no es explícito o es pasado por alto. En consecuencia, esto promueve que los alumnos sean propensos a forjarse una idea errónea del quehacer de la ciencia. Desde esta arista, en realidad, podría considerarse afortunado la enseñanza del conocimiento en discusión o los nuevos modelos y conceptos suplementarios — pese a no contar con el consenso pleno de la comunidad científica — ya que favorece que los estudiantes conciban una visión de la ciencia más acertada al ponerlos de frente al disenso y el debate como aspectos centrales de la naturaleza de las ciencias.³²⁷

A través del análisis comparativo entre las 17 obras sobre biología evolutiva seleccionadas, se pretendió puntualizar los aspectos distintivos tanto de la micro como de la macroevolución para esclarecer concluyentemente ambos conceptos. No obstante, esta tesis mostró que la perspectiva gradualista continúa predominan-

³²⁷Cf. Folguera y Galli, 2012.

do en la literatura contemporánea sobre biología evolutiva. En este contexto, también evidenció que las imprecisiones que suelen encontrarse en la bibliografía respecto a los fenómenos de micro y macroevolución se asocian particularmente con la demarcación taxonómica. De frente a este escenario, las definiciones de las diferentes fuentes seleccionadas para el estudio mostraron un acuerdo absoluto únicamente en los aspectos correspondientes a la magnitud temporal — en términos del corto y el largo plazo — y la magnitud del cambio evolutivo — en términos de cambios a pequeña o a gran escala —.

En respuesta, se propuso suspender la prevalencia y utilización de los términos de *microevolución* y *macroevolución*, en la didáctica de la biología evolutiva para educación universitaria, y sustituirse por los conceptos de *evolución intraespecífica* y *especiación* los cuales acentúan el carácter fenoménico de la evolución que ocurre al interior de las especies y, el surgimiento de éstas, además de sugerir la exclusión de la referencia a la magnitud temporal y la velocidad de los cambios, por un lado, y a las perspectivas evolutivas que se asocian con un patrón de cambio continuo o disruptivo, por el otro.

De esta manera, la *evolución intraespecífica* y la *especiación*, desde este trabajo, se perfilan como la solución a la histórica polémica que rememora la invocación de los términos de microevolución y macroevolución, ya que permiten la integración de mecanismos alternativos de los cuales valerse para dar cuenta de los fenómenos a los que aluden. Por otra parte, la utilización de esta nomenclatura vislumbra beneficios en el proceso de enseñanza-aprendizaje de la disciplina al favorecer el abandono de la perspectiva binaria sobre la evolución en términos de

la escala microevolutiva y la macroevolutiva, estrategia que puede contribuir a la estandarización del lenguaje de la biología evolutiva moderna.

Finalmente, se buscó aclarar y exponer los modelos explicativos para cada fenómeno, así como precisar el debate actual en torno a la micro y la macroevolución. En este aspecto, esta tesis avaló que la Teoría Sintética de la Evolución continúa dominando las explicaciones para elucidar ambos fenómenos a través de la extrapolación. Asimismo, se plantearon los mecanismos provenientes de disciplinas modernas como la *evo-devo* y la biología de sistemas las cuales sustentan, a las mutaciones en genes regulares del desarrollo embrionario junto con las constricciones del desarrollo, por un lado, y a los procesos autoorganizativos de la materia, por el otro, como los factores capitales de la evolución sobre aquellos defendidos desde el externalismo. En adición, se exploraron los modelos de la jerarquía evolutiva que se basa en una causalidad recíproca entre dimensiones semi-independientes que intuye una complementariedad en la dinámica del origen y cribado de variación a través de los niveles que componen la jerarquía, así como las nuevas propuestas de mecanismos que busca integrar la Síntesis Extendida para ampliar el conocimiento causal en la teoría evolutiva. Por su parte, este trabajo, intentó esgrimir la idea de la *triada evolutiva dimensional* que intuye la articulación lógica de los mecanismos más importantes sostenidos por cada una de las tres dimensiones en pugna — la autoorganizativa, la internalista y la externalista — en la que se aspira a promover un panorama complementario y no rival de los mecanismos que cada una sustenta.

Referencias

- Adams, M. B. (1994). *The Evolution of Theodosius Dobzhansky. Essays on his life and thought in Russia and America*. (1ª edición). Nueva Jersey: Princeton University Press.
- Alberch, P. (1982). Developmental constraints in evolutionary processes. En Bonner, J. T. (Ed.), *Evolution and development*. (1ª edición). (pp. 313-332). Berlin, Heidelberg, Nueva York: Springer-Verlag.
- Alfonsi, C., Pérez, J. E., Gómez, J. A. y Muñoz, C. (2013). Biología evolutiva. ¿Cómo debemos enseñarla? *Tecnociencia*, 15(2): 5-18.
- Alters, B. J. (2004). *Teaching biological evolution in higher education: methodological, religious, and nonreligious issues*. (1ª edición). Boston: Jones and Bartlett.
- Alters, B. J. & Alters, S. M. (2001). *Defending evolution: a guide to the creation/evolution controversy*. (1ª edición). Sudbury: Jones & Barlett.
- Alvarez-Pérez, E. (2015). *Conocimientos fundamentales de biología evolutiva: propuesta didáctica para educación secundaria*. (Tesis doctoral). Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Alvarez-Pérez, E. & Ruiz-Gutiérrez, R. (2015). Proposal for teaching evolutionary biology: a bridge between research and educational practice. *Journal of Biological Education*, DOI: 10.1080/00219266.2015.1007887
- American Association for the Advancement of Science (AAAS). *Benchmarks for science literacy*. (1ª edición). Nueva York: Oxford University Press

- Araujo-Llamas, R. y Roa-Acosta, R. (2011). Enseñanza de la evolución biológica. Una mirada al estado del conocimiento. Bio-grafía. *Escritos sobre la biología y su enseñanza*, 4(7): 15-35.
- Arnold, S. J., Pfrender, M. E. & Jones, A. G. (2001). The adaptive landscape as a conceptual bridge between micro- and macroevolution. *Genetica*, 112-113: 9-32.
- Ayala, F. J. (1982). Beyond Darwinism? The challenge of macroevolution to the Synthetic Theory of Evolution. *Proceedings of Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, 1982(2): 275-291.
- Ayala, F. J. & Arp, R. (Eds.). (2010). *Contemporary debates in philosophy of biology*. (1ª edición). Massachusetts: Wiley-Blackwell.
- Bateman, R. M. & DiMichele, W. A. (2002). Generating and filtering major phenotypic novelties: neoGoldschmidtian saltation revisited. En Cronk, Q. C. B., Bateman, R. M. & Hawkins, J. A. (Eds.), *Developmental genetics and plant evolution*. (1ª edición). (pp. 109-148). Londres: Taylor & Francis.
- Bateson, W. (2012). *Materials for the study of variation. Treated with especial regard to discontinuity in the origin of species*. Cambridge: Cambridge University Press. (Año de publicación original; 1894).
- Bock, W. J. (1970). Macroevolutionary sequences as a fundamental concept in macroevolutionary models. *Evolution*, 24(4): 704-722.
- Bokma, F. (2015). Evolution as a largely autonomous process. En Serelli, E. & Gontier, N. (Eds.), *Macroevolution. Explanation, interpretation and Evidence*. (Vol. 2). (pp. 87-112). Nueva York: Springer.

- Bowler, P. J. (1983). *The eclipse of Darwinism: Antidarwinian evolution theories in the decades around 1900*. (1ª edición). Baltimore-Londres: Johns Hopkins University Press.
- Browne, J. (2006). *Darwin's origin of species. A biography*. (1ª edición). Londres: Atlantic books.
- Cachón, V. y Barahona, A. (2002). La transición de la Teoría del Equilibrio Puntuado hacia una teoría de rango medio. *Asclepio, LIV(2)*: 83-107.
- Callow, P. (1983). *Evolutionary principles*. (1ª edición). Glasgow y Londres: Blackie & Son Ltd.
- Camazine, S. (2003). *Self-organization in biological systems*. (1ª edición). Nueva Jersey, EUA: Princeton University Press.
- Caponi, G. (2008). El concepto de selección interna y la sujeción de la Biología Evolucionaria del Desarrollo al modelo de explicación variacional. *Biotemas, 21(4)*: 163-178.
- Catley, K. M. (2006). Darwin's missing link — a novel paradigm for evolution education. *Science & Education, 90(1)*: 767-783.
- Carroll, R. L. (2000). Towards a new evolutionary synthesis. *TREE, 15(1)*: 27-32.
- Chaos-Cador, A. (2014). ¡Hay un dinosaurio en mi sopa! Una guía rápida sobre evolución biológica. (1ª edición). Ciudad de México: Fondo de Cultura Económica.
- Darwin, C. (2001). *On the origin of species*. Pennsylvania: The Pennsylvania State University Press. (Año de publicación original; 1859).

- Depew, D. J. (1986). Nonequilibrium thermodynamics and evolution: a philosophical perspective. *Philosophica*, 37: 27-58.
- De Renzi, M. (2009). Evolución y registro fósil: hacia una perspectiva más amplia. *Ludus vitalis*, XVII(32): 231-246.
- Dietrich, M. R. (2010). Microevolution and macroevolution are governed by the same process. En Ayala, F. J. & Arp, R. (Eds.), *Contemporary debates in philosophy of biology*. (1ª edición). (pp. 169-179). Massachusetts: Wiley-Blackwell.
- Dillon, L. S. (1978). *Evolution: concepts and consequences*. (2ª ed.). EUA: Mosby.
- Dobzhansky, T. (1951). *Genetics and the origin of species* (3ª ed.). Nueva York: Columbia University Press.
- Dobzhansky, T. (1955). *Evolution, genetics, and man*. (1ª edición). Nueva York: John Wiley & sons, Inc.
- Dobzhansky, T. (1970). *Genetics of the evolutionary process*. (1ª edición). Nueva York: Columbia University Press.
- Dobzhansky, T. (1973). Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *American Biology Teacher*, 35(1): 125-129.
- Dodick, J. (2007). Understanding evolutionary change within the framework of geological time. *McGill journal of education*, 42(2): 245-263.
- Dodson, E. O. (1963). *Evolución, proceso y resultado*. (1ª edición). Barcelona: Ediciones Omega, S. A.

- Eldredge, N. & Gould, S. J. (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En Schopf, T. J. M. (Ed.), *Models in paleobiology*. (pp. 82-115). San Francisco: Freeman, Cooper and Co.
- Eldredge, N. & Cracraft, J. (1980). *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. (1ª edición). Nueva York: Columbia University Press.
- Eldredge, N. (1985). *Unfinished synthesis. Biological hierarchies and molecular evolutionary thought*. (1ª edición). Nueva York: Oxford University Press.
- Eldredge, N. (2008). The early “evolution” of “punctuated equilibria”. *Evo Edu Outreach*, 1: 107-113.
- Eldredge, N. (2008). Hierarchies and the sloshing bucket: Toward the unification of evolutionary biology. *Evo Edu Outreach*, 1:10-15.
- Eldredge, N., Pievani, T., Serelli, E. & Tëmkin, I. (Eds.), (2016). *Evolutionary Theory: a hierarchical perspective*. (1ª edición). Chicago: Chicago University Press
- Erwin, D. H. (2000). Macroevolution is more than repeated rounds of microevolution. *Evolution & Development*, 2(2): 78-84.
- Erwin, D. H. (2010). Microevolution and macroevolution are not governed by the same processes. En Ayala, F. J. & Arp, R. (Eds.), *Contemporary debates in philosophy of biology*. (1ª edición). (pp. 180-193). Massachusetts: Wiley-Blackwell.
- Fábregas-Tejeda, A. & Vergaara-Silva, F. (2017). Hierarchy Theory of Evolution and the Extended Evolutionary Synthesis: Some epistemic bridges, some conceptual rifts. *Evol Biol*. DOI: 10.1007/s11692-017-9438-3.

- Feldman, S. R. y Weitz, D. A. (2001). Ventajas y limitaciones de los enfoques reduccionista y sistémico en el aprendizaje de biología. *Revista Argentina de Enseñanza de la Ingeniería*, 2(3): 27-31.
- Fitch, W. M. & Ayala, F. J. (1994). Tempo and mode in evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91: 6717-6720.
- Folguera, G. (2010). La relación entre micro y macroevolución desde la síntesis biológica: entre las diferencias y las similitudes. *Filosofía e história da biología*, 5(2): 277-294.
- Folguera, G. & Galli, L. (2012). La extensión de la síntesis evolutiva y los alcances sobre la enseñanza de la teoría de la evolución. *Escritos sobre la Biología y su Enseñanza*, 5(9): 4-18.
- Fourez, G. (1994). *Alfabetización científica y tecnológica*. (1ª edición). Argentina: Ediciones Colihue.
- Freeman, S. & Herron, J. C. (2007). *Evolutionary analysis*. (4ª ed.) EUA: Pearson Benjamin Cummings.
- Futuyma, D. J. (1998). *Evolutionary biology*. (3ª ed.). Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.
- Futuyma, D. J. (2009). *Evolution*. (2ª ed.). Sunderland: Sinauer.
- Futuyma, D. J. (2015). Can modern evolutionary theory explain macroevolution? En Serelli, E. & Gontier, N. (Eds.), *Macroevolution. Explanation, interpretation and Evidence*. (Vol. 2). (pp. 29-86). Nueva York: Springer.

- García-Azkonobieta, T. (2005). *Evolución, desarrollo y (auto)organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo*. (Tesis doctoral). San Sebastián: Universidad del País Vasco.
- Gianella, A. E. (1986). La relación de la epistemología en la ciencia. *Revista de Filosofía y Teoría Política*, 26(1): 261-266.
- Gontier, N. (2010). Evolutionary epistemology as a scientific method: A new look upon the units and levels of evolution debate. *Theory Biosci*, 129:167-182.
- Gontier, N. (2015). Uniting micro- with macroevolution into an extended synthesis: reintegrating life's natural history into evolution studies. En Serelli, E. & Gontier, N. (Eds.), *Macroevolution. Explanation, interpretation and Evidence*. (Vol. 2). (pp. 227-278). Nueva York: Springer.
- Grantham, T. A. (1995). Hierarchical approaches to macroevolution: recent work on species selection and the "effect hypothesis". *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 301-321.
- Grantham, T. A. (2007). Is macroevolution more than successive rounds of microevolution? *Paleontology*, 50(1): 75-85.
- Großschedl, J., Konnemann, C. & Basel, N. (2014). Pre-service biology teachers' acceptance of evolutionary theory and their preference for its teaching. *Education and Outreach*, 7: 18-34.
- Gould, S. J. (1977a). The return of hopeful monsters. *Natural. Hist.*, 86(6): 24-30.

- Gould, S. J. (1980). It's a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology*, 6: 119-130.
- Gould, S. J. (1982b). The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. En Milkman, R. (Ed.), *Perspectives in evolution*. (1ª edición). (pp. 83-104). Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.
- Gould, S. J. (1994). Tempo and mode in macroevolutionary reconstruction of Darwinism. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91: 6764-6771.
- Hall, B. K. (2011). *Evolution: principles & processes*. (1ª edición). EUA: Jones and Bartlett Publishers, LLC.
- Harrison, R. G. (1982). Return of the hopeful monster? *Paleobiology*, 8(4): 459-463.
- Hendry, A. P. & Kinnison, M. T. (2001). An introduction to microevolution: rate, pattern, process. *Genetica*, 8(1): 112-113.
- Hillis, D. M. (2007). Making evolution relevant and exciting to biology students. *Evolution*, 6(1): 1261-1264.
- Hofmann, J. R. & Weber, B. H. (2003). The fact of evolution: implications for science education. *Science and Education*, 12: 729-760.
- Hopkins, M. & Lidgard, S. (2016). *Oxford bibliographies: Gradualism*. Nueva Inglaterra, EUA. DOI: 10.1093/obo/9780199941728-0072.
- Hull, D. L. & Ruse, M. (Eds.). (1998). *The philosophy of biology*. (1ª edición). Nueva York: Oxford University Press.

- Jablonski, D. (2000). Micro- and macroevolution: scale and hierarchy in evolutionary biology and paleobiology. *The Paleontological Society*, 26(4): 15-52
- Jablonski, D. (2017). Approaches to macroevolution: 1. General concepts and origin of variation. *Evol Biol*, 44: 427-450.
- Jablonski, D. (2017). Approaches to macroevolution: 2. Sorting of variation, some overarching issues, and general conclusions. *Evol Biol*, 44: 451-475.
- Jaramillo-Echeverri, L. G. (2003). ¿Qué es epistemología? Mi mirar epistemológico y el progreso de la ciencia. *Cinta de Moebio*, 18(1): 1-6.
- Kardong, K. V. (2005). *An introduction to biological evolution*. (1ª edición). Washington state: McGraw Hill.
- Kutschera, U. & Niklas, K. J. (2004). The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. *Naturwissenschaften*, 91: 255-276.
- Kutschera, U. & Niklas, K. J. (2008). Macroevolution via secondary endosymbiosis: a neo-Goldschmidtian view of unicellular hopeful monsters and Darwin's primordial intermediate form. *Theory Biosci*, 127: 277-289.
- Laland, K. *et al.*, (2014). Does evolutionary theory need a rethink? *Nature*, 7521(514): 161-164.
- Lovejoy, A. O. (1983). *La gran cadena del ser. Historia de una idea*. (1ª edición). Barcelona, España: Icaria.
- Luna, M. (1995). Charles Darwin y el «Natura non facit saltus». *La Filosofía de los Científicos*, 1995: 133-145.

- Lyman, L. & O'Brien, M. J. (2001). On misconceptions of evolutionary archaeology: confusing macroevolution and microevolution. *Discussion and Criticism*, 42(3): 408-409.
- Majeurs, M., Amos, W. & Hurst, G. (1996). *Evolution: the four billion year war*. (1ª edición). Inglaterra: Longman.
- Makinistian, A. A. (2009). *Desarrollo histórico de las ideas y teorías evolucionistas*. (2ª ed.). España: Prensa Universitaria de Zaragoza.
- Maurer, B. A., Brown, J. H. & Rusler, R. D. (1992). The micro and macro in body size evolution. *Evolution*, 46(4): 939-953.
- Mayr, E. (1970). *Populations, species and evolution*. (1ª edición). Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Mayr, E. (1982). Speciation and macroevolution. *Evolution*, 36(6): 1119-1132.
- McBride, P. D., Gillman, L. N. & Wright, S. D. (2009). Current debates on the origin of species. *Journal of Biological Education*, 43(3): 104-107.
- McInerney, J. D. (2009). La enseñanza de la evolución siglo y medio después de El origen de las especies. *Ciencia Hoy*, 19(113): 76-83.
- Meraz, J. F. (2011). Macroevolución y microevolución. *Ciencia y mar XV*(44): 45-47.
- Miramontes, O. (2009). Evolución, autoorganización y otros números del montón. *Miscelánea Matemática*, 49: 33-49.
- Morrone, J. J. y Magaña, P. (Eds.), (2009). *Evolución biológica: una visión actualizada desde la revista Ciencias*. (1ª edición). Ciudad de México: Facultad de Ciencias – UNAM.

- Nadelson, L. S. (2009). Preservice teacher understanding and vision of how to teach biological evolution. *Evo. Edu. Outreach*, 2(1): 490-504.
- Nadelson, L. S. & Southerland, S. A. (2010). Development and preliminary evaluation of the Measure of Understanding of Macroevolution: Introducing the MUM. *The Journal of Experimental Education*, 78: 151-190.
- Nadelson, L. S. & Southerland, S. A. (2010). Examining the interaction of acceptance and understanding: how does the relationship change with a focus on macroevolution? *Evo Edu Outreach*, 3(1): 82-88.
- National Academy of Sciences (NAS). (2008). *Science, evolution, and creationism*. (1ª edición). Washington, DC: National Academy Press.
- National Research Council (NRC). (1996). *National science education standards*. (1ª edición). Washington, DC: National Academy Press.
- Novick, L. R. & Catley, K. M. (2012). Assessing students' understanding of macroevolution: concerns regarding the validity of the MUM. *International Journal of Science Education*, 34(17): 2679-2703.
- Novick, L. R., Schreiber, E. G. & Catley, K. M. (2014). Deconstructing evolution education: the relationship between micro- and macroevolution. *Journal of Research in Science Teaching*, 51(6): 759-788.
- Ochoa, C. (2017). *El eclipse del antidarwinismo. La teoría detrás de la teoría sintética de la evolución*. (1ª edición). Ciudad de México: Centro de estudios filosóficos, políticos y sociales Vicente Lombardo Toledano.
- Ochoa, C. y Barahona, A. (2014). *El jano de la morfología. De la homología a la homoplasia, historia, debates y evolución*. (1ª edición). Ciudad de

México: UNAM-Centro de estudios filosóficos, políticos y sociales Vicente Lombardo Toledano.

- Padian, K. (2010). How to win the evolution war: teach macroevolution! *Evo Edu Outreach*, 3(2): 206-214.
- Pagel, M. (Ed.). (2002). *Encyclopedia of evolution*. (Vol. 1). Nueva York, EUA: Oxford University Press.
- Pérez, J. E., Alfonsi, C. & Muñoz, C. (2010). Towards a new evolutionary theory. *Interciencia*, 35(11): 862-868.
- Pigliucci, M. (2010). An Extended Synthesis for evolutionary biology. *The Year in Evolutionary Biology 2009: Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1168: 218-228.
- Provine, W. B. (1986). *Sewall Wright and evolutionary biology*. (1ª edición). Chicago: University of Chicago Press.
- Raup, D. (1966). Geometric analysis of shell coiling: general problems. *Journal of paleontology*, 40(1): 1178-1190.
- Reznick, D. N. & Ricklefs, R. E. (2009). Darwin's bridge between microevolution and macroevolution. *Nature* 457(1): 837-842.
- Richards, R. A. (2008). Philosophical challenges in teaching evolution. *Evo Edu Outreach*, 1: 158-164.
- Ridley, M. (1996). *Evolution*. (2ª ed.). Massachusetts: Blackwell Science, Inc.
- Rodrigues-da Silva, P., Bologna-Soares de Andrade, M. A. & de Andrade-Caldeira, A. M. (2014). Biology teachers' conceptions of the diversity of life and the historical development of evolutionary concepts. *Journal of Biological Education*, DOI: 10.1080/00219266.2014.882377

- Ruiz-Gutiérrez, R., Alvarez-Pérez, E., Noguera-Solano, R. y Esparza-Soria, M. S. (2012). Enseñar y aprender biología evolutiva en el siglo XXI. *Escritos Sobre la Biología y su Enseñanza*, 5(9): 80-88.
- Salthe, S. N. (2015). Toward a natural philosophy of macroevolution. En Serelli, E. & Gontier, N. (Eds.), *Macroevolution. Explanation, interpretation and Evidence*. (Vol. 2). (pp. 163-182). Nueva York: Springer.
- Sánchez, A. L. *Los problemas de la evolución III. La Teoría Sintética*. Curso de doctorado. “Los problemas de la evolución”. Madrid: Depto. de Antropología, Lógica y Filosofía de la Ciencia. Facultad de Filosofía-UNED. Disponible en:
<http://www.interciencia.es/PDF/History/Evolucion%20III%20Teoria%20sintetica.PDF>.
- Savage, J. M. (1973). *Evolution*. (2ª ed.). Múnich: Holt, Rinehart and Winston, Inc.
- Schilders, M., Sloep, P., Peled, E. & Boersma, K. (2009). Worldviews and evolution in the biology classroom. *Educational Research*, 43(3): 115-120.
- Scott, E. C. (2005). *Evolution vs. creationism: an introduction*. (1ª edición). Berkeley: University of California.
- Sequeiros, L., Pedrinaci, E., Alvarez y Valdivia, J. (1997). James Hutton y su teoría de la Tierra (1795). Consideraciones didácticas para educación secundaria. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 5(1): 11-20.
- Sickel, A. J. & Friedrichsen, P. (2013). Examining the evolution education literature with a focus on teachers: major findings, goals for teacher

preparation, and directions for future research. *Education and Outreach*, 6(23): 1-15.

- Simons, A. M. (2002). The continuity of microevolution and macroevolution. *J. Evol. Biol.*, 15(1): 688-701.
- Simpson, G. G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*. (1ª edición). Nueva York: Columbia University Press.
- Sinatra, G. M., Brem, S. K. & Evans, E. M. (2008). Changing minds? Implications of conceptual change for teaching and learning about biological evolution. *Evo Edu Outreach*, 1: 189-195.
- Smith, C. M. (2011). A three-step method for teaching the principles of evolution to non-biology major undergraduates. *Evo Edu Outreach*, 4: 293-297.
- Smith, M. U. (2009). Current status of research in teaching and learning evolution: II. Pedagogical issues. *Sci & Educ*, 19: 539-571.
- Sober, E. R. (1982). The Modern Synthesis: Its scope and limits. *Philosophy of Science Association*, 2: 314-321.
- Soler, M. (Ed.). (2002). *Evolución: la base de la biología*. (1ª edición). España: Proyecto Sur.
- Stanley, S. M., Freeman, W. H. and Co. (1980). Microevolution in relation to macroevolution. *Paleobiology*, 6(2): 233-238. Pagel, M. (Ed.). (2002). *Encyclopedia of evolution*. (Vol. 1). Nueva York, EUA: Oxford University Press.

- Stanley, S. M. (1981). Macroevolution and the fossil record. *Evolution*, 36(3): 460-473.
- Stebbins, G. L. & Ayala, F. J. (1981). Is a new evolutionary synthesis necessary? *Science*, 4511(213): 967-971.
- Tëmkin, I. & Eldredge, N. (2015). Networks and hierarchies: Approaching complexity. En Serelli, E. & Gontier, N. (Eds.), *Macroevolution. Explanation, interpretation and Evidence*. (Vol. 2). (pp. 183-226). Nueva York: Springer.
- Theßen, G. (2006). The proper place of hopeful monsters in evolutionary biology. *Theory in Biosciences*, 124: 349-369.
- Thompson, P. (1983). Tempo and mode in evolution: punctuated equilibria and the modern synthetic theory. *Philosophy of Science*, 50: 432-452.
- Toledo, V. M. y García, A. B. (1972). *Evolución*. (1ª edición). México: Programa Nacional de Formación de Profesores – Asociación Nacional de Universidades e Institutos de Educación Superior.
- Van Dijk, E. M. & Reydon, T. A. C. (2010). A conceptual analysis of evolutionary theory for teacher education. *Sci & Educ*, 19(1): 655-677.
- Vasallo, A. I. (1995). Morfología, comportamiento y macroevolución. *Revista chilena de historia natural*, 68(1): 43-60.
- Vera-Cortés, J. L. (1996-1999). La teoría evolutiva, el gradualismo y el eslabón perdido. *Anales de Antropología*, 33(1996-1999): 53-65.
- Vergara-Silva, F. (2002). La homeosis y la macroevolución. *Ciencias*, 65: 42-50.

- Vrba, E. (1984). Patterns in the fossil record and evolutionary processes. En Ho, M. W. & Saunders, P. S. (Eds.), *Beyond neo-darwinism*. (1ª edición). (pp. 115-142). Londres: Academic Press.
- Wagner, G. P. & Laubichler, M. D. (2004). Rupert Riedl and the re-synthesis of evolutionary and developmental biology: body plans and evolvability. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)*, 302(B): 92-102.
- Yates, T. B. & Marek, E. A. (2014). Teachers teaching misconceptions: a study of factors contributing to high school biology students' acquisition of biological evolution-related misconceptions. *Education and Outreach*, 7: 7-24.

Índice de figuras

Figura

- | | | |
|----|---|-----|
| 1. | Ilustración de las tres propuestas más relevantes sobre micro y macroevolución en función de la demarcación taxonómica, en contraste con la interpretación que manifiesta la confusión hallada en la literatura contemporánea de biología evolutiva en torno a esta característica. | 150 |
|----|---|-----|

Tabla

- | | | |
|----|--|-----|
| 1. | Libros de uso frecuente sobre biología evolutiva de la biblioteca de la Facultad de Ciencias, UNAM (de diciembre de 2010 a enero de 2016) listados por orden de frecuencia. | 109 |
| 2. | Libros de uso frecuente sobre biología evolutiva con mayor énfasis en los temas sobre micro y macroevolución. | 110 |
| 3. | Identificación de núcleos conceptuales sobre micro y macroevolución con base en los aspectos con mayor índice de coincidencias halladas en las fuentes consultadas mediante el análisis comparativo. | 145 |