

Es posible elaborar una explicación de los procesos macroevolutivos alternativa a la que ofrece el neodarwinismo.

La Teoría del Equilibrio Puntuado. Una alternativa al Neodarwinismo

ADOLFO OLEA FRANCO*

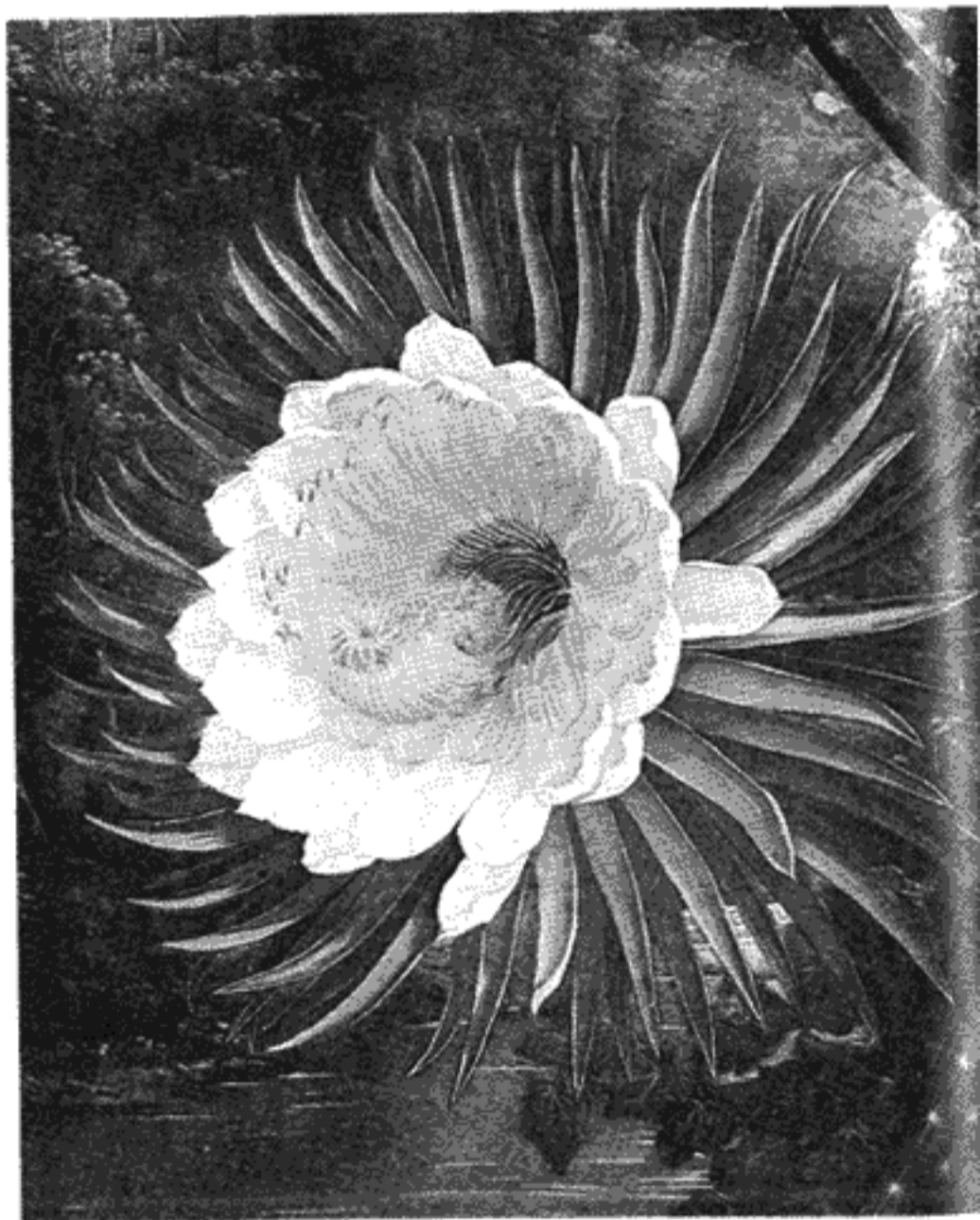
Las teorías fundamentales del pensamiento científico y filosófico contemporáneo fueron fundadas en el siglo XIX. El desarrollo de sus elementos principales ha conducido, por un lado, a incrementar el conocimiento que de la realidad natural y social tenemos, y, por otro, a describir la complejidad del mundo de acuerdo con fórmulas pre-establecidas, que a veces parecen más bien conjuros mágicos que hacen creer que todo es comprensible mediante el esquema aceptado.

Así, no es extraño que ante problemas todavía no resueltos, suela decirse simplemente que son falsos problemas o problemas mal planteados, ya que si fueran reales o estuvieran bien planteados, la teoría todopoderosa daría cuenta de ellos.

De ese modo, se abre un espacio de discusión que transita entre dos extremos: de una parte, el dogmatismo más cerrado que niega todo derecho a la imaginación, de la otra, la imaginación desbordada que trata de romper las amarras de toda teoría y pensar libre y desprejuiciadamente, como si las formas novedosas de entender el mundo surgieran de un parto sin gestación, de un proceso súbito de ruptura total y definitiva con las raíces.

Mas, sin duda, es cierto que quien no sabe lo que critica o no se preocupa por indagar a dónde quiere ir, suele retornar a lo que pretendía abandonar, o, aún peor, presentar ideas inferiores en más de un sentido a las que concebía como camisa de fuerza de la crítica.

Entre estos dos extremos, toda crítica de los fundamentos teóricos avanza por dos vías simultáneas: la del abandono de lo que hoy parece superado o superable y la del desarrollo y



* Programa Ciencia y Sociedad
Facultad de Ciencias, UNAM

perfeccionamiento de lo que parece ser lo mejor. Entonces, al mismo tiempo que se abandona se conserva, al mismo tiempo que se combate se defiende; pero, por supuesto, esto no pasa con todas las teorías, sólo con las que podríamos llamar, sin entrar a explicar qué entendemos por ello, las mejores.

Una de ellas, la teoría darwiniana sobre la evolución de los seres vivos a través de la selección natural, ha guiado el desarrollo de la biología durante los últimos cien años. No sólo las disciplinas biológicas directamente conectadas con la evolución de la vida, sino también otras más bien relacionadas con la biología funcional y descriptiva, se han planteado problemas de investigación para poner a prueba planteamientos evolutivos. Claro está que ninguna teoría, por compleja y fecunda que sea, puede constituirse en la rectora única de la biología.

Otras teorías biológicas, provenientes de la citología, la morfología, la genética, la ecología y la bioquímica, han contribuido a erigir el contexto en el que se entiende la evolución, pero también a poner en tela de juicio algunas ideas darwinianas.

Desde finales del siglo pasado y el comienzo de éste, la teoría darwiniana de la evolución no había enfrentado una crítica como la actual, sólida y proveniente de diversas áreas de la biología. Después de la confrontación con las teorías deístas, neolamarckianas, ortogenistas y mutacionistas sobre la evolución de los organismos la teoría darwiniana superó un eclipse momentáneo y salió fortalecida de esos combates (Bowler, 1985).

Hoy, nuevamente, desde posiciones materialistas y evolucionistas —como también desde posiciones idealistas y anti-evolucionistas, que aquí no se discuten—, se esgrimen argumentos novedosos contra la ortodoxia darwiniana y neodarwiniana.

Sin embargo, es razonable esperar que la historia no se repita, pues las críticas actuales son diferentes, como también la coyuntura en que se presentan.

En primer lugar, la mayoría de las críticas contemporáneas, o por lo menos las que podrían resultar más interesantes en el desarrollo futuro del pensamiento evolutivo, presentan argumentos que no afectan la totalidad de lo que llamaré, y enseguida diré por qué, el núcleo teórico darwiniano.

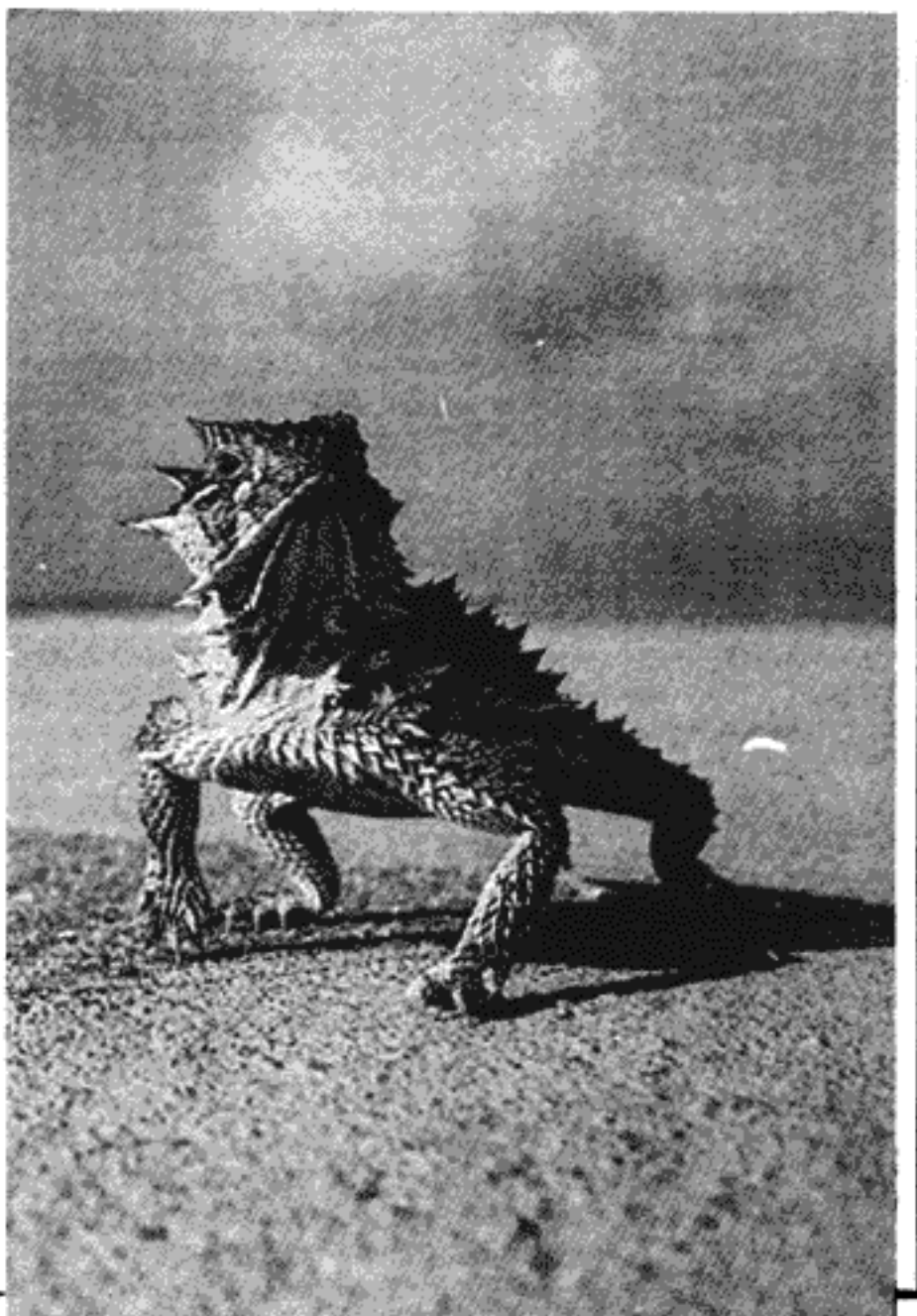
En segundo, quizás lo necesario en el porvenir no sea una teoría sintética, que meta en el mismo costal fenómenos de diversa índole y los *sintetice* bajo una sola explicación, sino más bien una teoría que tome en cuenta simultáneamente la unicidad y la multiplicidad de los procesos evolutivos. Dicho de otro modo, una teoría que siga siendo general y válida para todos los organismos y tiempos, pero que también respete la singularidad de los diversos niveles evolutivos (microevolución, especiación y macroevolución), y que busque una comprensión más dialéctica, menos mecánica o unidireccional, de las relaciones organismo-ambiente. En estas páginas se analizarán, luego de presentar sucintamente el contexto en que aparecen, los planteamientos de la teoría del equilibrio puntuado, pero quien desee conocer un enfoque que se interesa centralmente por defender la inseparabilidad de la evolución de los organismos y de la evolución de los

ambientes puede consultar Lewontin (1981) y Levins y Lewontin (1985).

La caracterización que ofrezco del *núcleo teórico darwiniano* es, ciertamente, incompleta, pero apunta a los elementos que son hoy quizá los más importantes. Al comparar el darwinismo con las teorías que se le opusieron lograremos destacar los planteamientos que hacían que una cierta posición fuera darwiniana o antidarwiniana.

El neolamarckismo al centrar la atención en las variaciones adquiridas por uso y desuso y por la influencia directa del ambiente sobre los organismos, relegaba la selección natural a un lugar secundario, pues esas variaciones, por ser adquiridas en la confrontación de los seres vivos con el medio, serían *directamente adaptativas*, es decir, la producción de la variación y de la adaptación son un único fenómeno; las variaciones sin valor adaptativo están casi excluidas del esquema neolamarckiano. Esta concepción, y en esto coincidía con las ideas ortogenistas, también suponía que la evolución sigue una dirección predeterminada por la naturaleza o, más exactamente, por la organización estructural de los organismos.

Las teorías de evolución ortogenética llegaban incluso a atribuir a los organismos una capacidad intrínseca para cambiar en ciertas direcciones (aumento o disminución de tamaño corporal, aumento o reducción del número de partes, etc.) de manera independiente a las condiciones del ambiente y siguiendo vías no adaptativas, que, en cierto modo, los organismos parecían condenados a seguir debido a las tendencias de desarrollo impuestas por su propia morfología.





Con esto se oponían al planteamiento darwiniano sobre el papel del azar en la evolución. Para los neolamarckianos, las variaciones no se producirían al azar respecto al proceso adaptativo, pues serían directamente adaptativas; mientras que para los ortogenesistas, las variaciones serían causadas desde adentro del organismo, fueran adaptativas o no, y por ello esas variaciones estarían sujetas a un tipo de causalidad más bien determinística que estocástica. Para ambas escuelas evolucionistas, igualmente, el árbol de la vida no se ramificaría en direcciones múltiples, de ningún modo predeterminadas, sino que lo haría con un cierto fin.

En suma, ambas teorías concebían de modo antidarwiniano —aunque no debe olvidarse que el propio Darwin concedía un lugar secundario a las variaciones directamente adaptativas surgidas por uso-desuso o por influencia directa del ambiente (y con este planteamiento podían sentirse identificados los neolamarckianos), así como a las variaciones surgidas por correlación en el crecimiento (y esto lo desarrollaron los ortogenesistas hasta el límite)— el origen de la variación, la adaptación y la diversidad biológica. No sería la selección natural el mecanismo evolutivo para explicar la adaptación y la diversidad biológicas, los dos problemas centrales que Darwin quería explicar con su teoría, pues otros procesos son sobrepuestos a ella, y bien podría decirse que la aceptación de ese concepto era de dientes para afuera.

Por su parte, la teoría mutacionista sugería que la evolución ocurre a saltos, y no de manera gradual e insensible como defendió Darwin en *El Origen de las Especies*, y atribuía a la selección natural un papel fundamentalmente destructor y conservador, pero no creador. Posiblemente, a principios de siglo esta teoría fue la más exitosa como alternativa al darwinismo. La teoría mutacionista, decían sus defensores, no es

especulativa, pues se apoya en evidencias experimentales obtenidas a través de los métodos que la física y la química han utilizado con tanto éxito.

Contra el aforismo lineano adoptado firme por Darwin, *natura non facit saltum*, los mutacionistas negaban la importancia de las pequeñas variaciones continuas siempre presentes en las poblaciones, y con el apoyo de datos experimentales defendían el papel central en la evolución de las grandes variaciones discontinuas, que aparecerían por mutaciones súbitas. Así, algunas de estas grandes variaciones discontinuas resultaban por sí mismas adaptativas y la selección natural las conservaría, pero no las iría construyendo paso a paso mediante la acumulación gradual de pequeñas variaciones generación tras generación. Las variaciones desfavorables serían eliminadas por la selección natural y ésta sería la principal contribución de este mecanismo evolutivo. A diferencia de Darwin, para quien el surgimiento de una nueva especie era un proceso extremadamente lento, los mutacionistas creían que bastaba con una sola gran variación discontinua o mutación para producir una nueva especie en una cuantas horas.

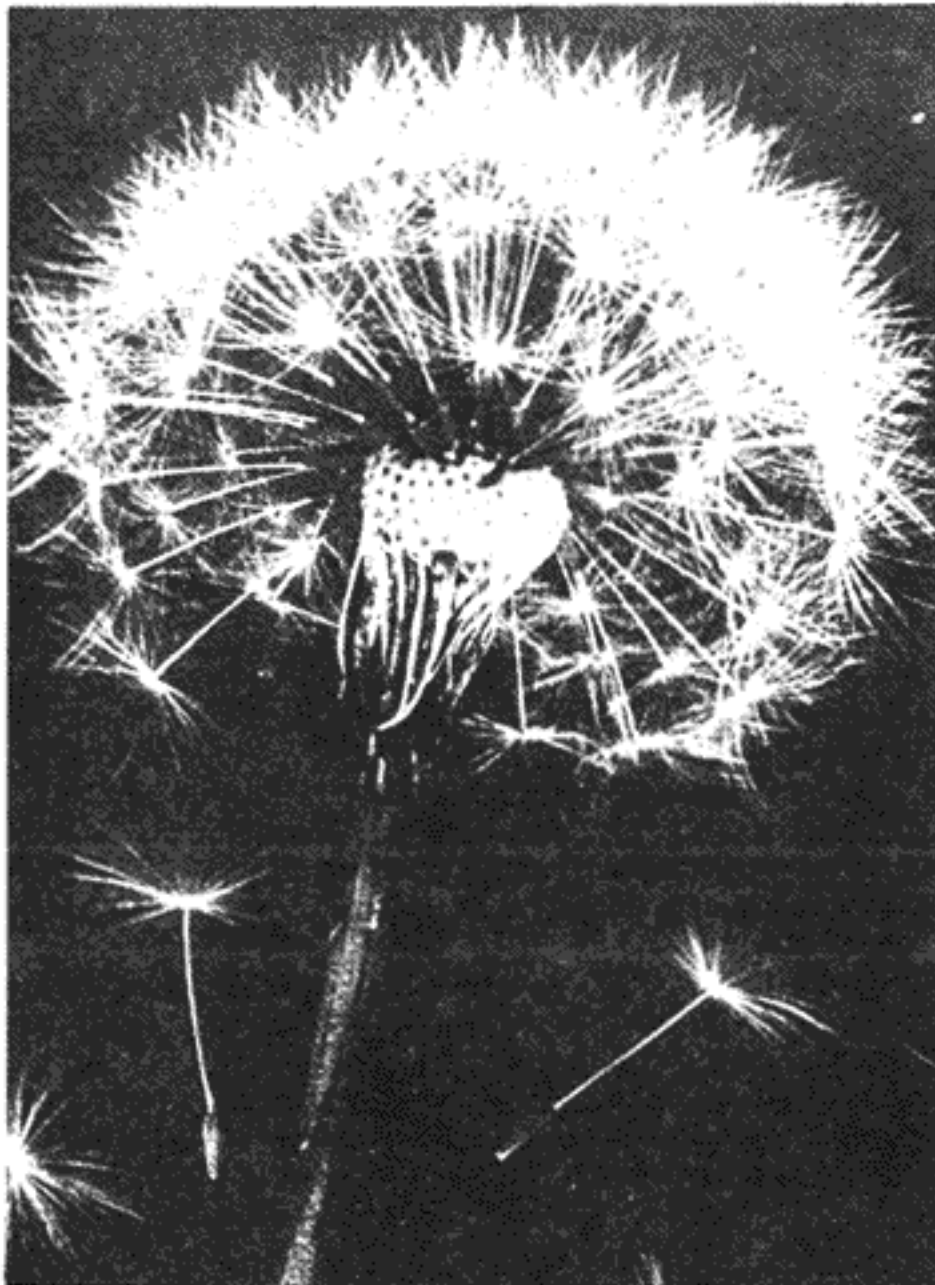
Los primeros genetistas mendelianos fueron mutacionistas, y a su rechazo del darwinismo unieron la preocupación por desentrañar los mecanismos de la herencia y por desterrar de la biología, tal como fue el deseo de August Weismann, la idea de herencia de los caracteres adquiridos.

Los planteamientos centrales del darwinismo son:

- 1) Las variaciones importantes en la evolución son pequeñas y aparecen en todas las direcciones sin conexión inmediata o directa con el proceso adaptativo.
- 2) La selección natural preserva las variaciones favorables a los organismos y elimina las desfavorables. De este modo, surgen las adaptaciones y la diversidad biológica: existen tantas especies porque la selección natural no sólo preserva las variaciones favorables, sino también y fundamentalmente las que son favorables y al mismo tiempo producen divergencia de los caracteres o separación de los lugares que los organismos ocupan en la economía de la naturaleza. La divergencia es estimulada por la selección natural porque disminuye la intensidad de la lucha por la existencia y posibilita que en una determinada localidad viva una mayor cantidad de organismos diferentes.
- 3) La selección natural *actúa* sobre los individuos —es decir, se conservan las variaciones favorables a los individuos en que aparecen—, y construye lenta y acumulativamente las adaptaciones y la diversidad. La selección natural es esencialmente un mecanismo creador, aunque también preserva variaciones directamente adaptativas y destruye las deletéreas.
- 4) Todos los procesos evolutivos son graduales, tanto la adaptación como la especiación y la extinción de especies. Las razones por las que Darwin era tan gradualista, a diferencia de sus partidarios Huxley y Haeckel, son múltiples: es una manera de oponerse al catastrofismo entonces dominante; lo gradual sería parte de todo proceso natural mientras que lo súbito parecería requerir de un creador, es parte de su adhesión al liberalismo en economía y política; de este modo se realza el papel constructor de la selección natural y refuerza la pretensión darwinista de que la teoría encuentra apoyo en el estudio de las variaciones de los organismos en domesticidad, en los cuales se van acumulando poco a poco variaciones por selección artificial (este es un argumento para buscarle a la teoría la evidencia empírica que la sustente). Incluso, hay suficientes motivos para sugerir

que una de las causas por las que Darwin abandonó sus ideas sobre la especiación geográfica y prefirió la especiación simpátrica, es que en la primera no es la selección natural la que conduce a la especiación, mientras que en la segunda ese mecanismo va produciendo gradualmente la divergencia.

- 5) Aunque Darwin aceptaba que, considerada en conjunto la organización biológica, existe un progreso en el aumento de su complejidad, no pensaba que todos los procesos adaptativos conduzcan a incrementar la complejidad, como tampoco que la evolución sea una especie de compulsión natural a la que se ven empujados los organismos. No hay ninguna tendencia interna hacia la perfección, pues la complejidad de la organización puede aumentar o disminuir, los organismos pueden evolucionar o permanecer estables durante largos periodos de tiempo. Contemplado retrospectivamente, el curso que ha seguido la evolución no es la expresión de ninguna escala natural ni lo será en el futuro. En este caso, parece ser plenamente cierto que la expulsión de la teología va de la mano de la expulsión de la teleología.
- 6) Por selección natural Darwin entendía la conservación de las variaciones favorables, las sobrevivencia hasta la edad reproductiva y el éxito en dejar progenie. En él todavía no está claramente presente la idea de que la selección natural es en esencia un proceso de reproducción diferencial de los organismos y la plantea como un fenómeno de todo o nada es decir, o un organismo se reproduce o de plano no se reproduce. Sólo la genética matemática de poblaciones *desmetaforizará* (Conry, 1981) el concepto de selección natural y le dará su sentido de reproducción diferencial de los organismos.



Basta esta apretada revisión del darwinismo para advertir que algunos de los elementos de su núcleo teórico son puestos hoy en duda: que las variaciones discontinuas tengan un papel secundario, que todo ocurra gradualmente, que toda estructura biológica sea adaptativa, que la selección natural *actúe* sólo sobre los individuos, que la evolución de los organismos en el seno de las poblaciones baste para explicar todos los procesos evolutivos.

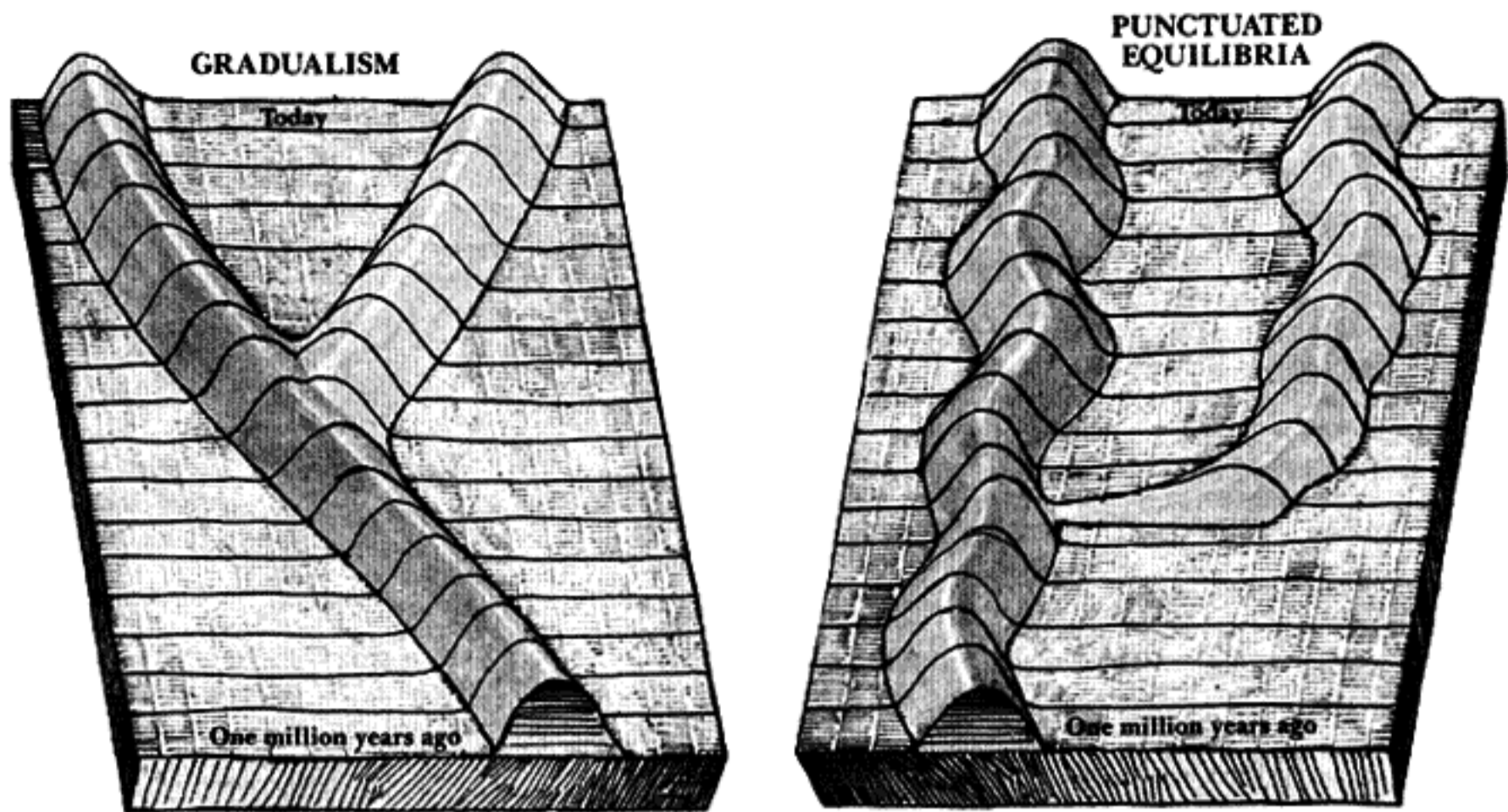
¿Qué queda, entonces, de ese supuesto núcleo? ¿Puede seguir siendo darwinista una teoría como la del equilibrio puntuado que difiere en tantos puntos con Darwin? Sí y no. No, porque se abandonan muchas ideas que para él eran centrales, pero con ese criterio muy poco de lo que hoy es llamado darwinismo merecería tal nombre, además de que el curso *normal* en el desarrollo de una teoría científica es la transformación de sus postulados y no la conservación de ciertas ideas en aras al respeto de una tradición. Sí, porque el intento de construir una nueva teoría hunde sus raíces en el esquema darwiniano y muchos de sus supuestos se conservan: la producción al azar de la variación, el papel central de la selección natural, la ausencia de metas o fines en el proceso evolutivo.

En todo caso, debe ser claro que está en juego algo más que un nombre. De una parte, los planteamientos actuales intentan superar ciertas concepciones, pero de otra, pretenden conservar algunas ideas nodales del darwinismo, que lo oponen en bloque a teorías hoy abandonadas. Como dice Stephen Jay Gould, se propone algo más que una cómoda extensión del darwinismo, pero mucho menos que una revolución conceptual; la síntesis evolutiva moderna estaría incompleta, más que ser incorrecta en su conjunto.

Desde el punto de vista estratégico, para quienes defienden posiciones no ortodoxas es muy importante tratar de evitar que sus reflexiones sean, simple y llanamente, identificadas y revestidas con la apariencia de neolamarckismo, ortogénesis o mutacionismo, pues no se trata, en verdad, de lo mismo.

A algunos científicos les basta con hacer esa operación de colocar viejas etiquetas a las posiciones novedosas para luego apresurarse a defender la fortaleza darwiniana, supuestamente amenazada por enemigos que hoy renacen de sus cenizas. La actitud de algunos biólogos y filósofos (por ejemplo, A.J. Cain y M. Ruse), muestra que no estoy exagerando, ya que ambos se han opuesto a autores como Lewontin y Gould como si se tratara de enemigos del pensamiento evolucionista y como si sus reflexiones se hallaran al mismo nivel y merecieran el mismo tratamiento *exorcista* que las pergeñadas por los creacionistas. Es un viejo truco identificar a los enemigos como abanderados de las peores causas y reservar para uno la trinchera de la ortodoxia.

La defensa de una determinada concepción es mucho más que la defensa de ideas, involucra al mismo tiempo la defensa de **posiciones en el terreno social, político y filosófico**. Es decir, las ideas no se defienden sólo porque parezcan mejores que otras para entender la realidad, sino también porque guardan una relación compleja con posiciones que cada quien ocupa en la vida social, y más específicamente en la vida institucional y cultural. Sin pretender siquiera entrar al análisis de tan delicada cuestión, lo único que me interesa destacar es que las discusiones contemporáneas en evolución surgen no sólo, quizá ni siquiera principalmente, porque se busque una mejor comprensión de los mecanismos de la evolución.



Posiblemente, las polémicas contemporáneas tienen como blanco menos a Darwin que a la teoría sintética, pues, en todo caso, él ya no está aquí para defenderse, y quienes dicen defenderlo están más bien defendiendo sus propias posiciones, que están siendo amenazadas como concepciones completas y exclusivas para explicar la evolución.

La síntesis moderna, nacida de la fusión de tradiciones de investigación previamente vistas como antagónicas (Mayr, 1980), ha dominado la investigación en evolución durante los últimos cincuenta años. Se cuenta entre sus innegables méritos el haber conciliado intereses, metodologías y problemas de investigación tan diferentes, en principio, como los de paleontólogos y genetistas de poblaciones. Debe destacarse también el impulso que dio a la investigación, ya que, con frecuencia, la seguridad que posee una buena teoría, desde el punto de vista metodológico, predictivo y heurístico, estimula tanto el trabajo individual como la asignación social de recursos para la investigación. Pero, por supuesto, el apoyo económico masivo que la investigación biológica ha recibido después de la segunda guerra mundial, no se debe, estrictamente hablando, a ninguna teoría, sino a otras cuestiones sociales que tienen que ver con los proyectos históricos de las clases en el poder (cfr. la excelente obra de G. Menahem, *La ciencia y la institución militar*).

Si hoy existe una crisis del Neodarwinismo es porque antes existió un auge, manifiesto en una producción riquísima en amplitud y contenido. Esta crisis en el desarrollo del pensamiento evolutivo no debe concebirse como un obstáculo a su crecimiento, sino como una condición de posibilidad de su profundización a lo largo de vías todavía no exploradas porque han sido excluidas por los programas de investigación surgidos del neodarwinismo.

Al igual que Darwin intentó cobijar bajo el principio de la selección natural disciplinas tan dispares como la biogeografía y la embriología, la síntesis moderna, que bien podríamos llamar la segunda síntesis, puesto que la darwiniana *ya era* una síntesis, incorpora disciplinas tan antiguas como la historia natu-

ral y tan recientes como la biología molecular. Es, quizá, esta ilusión de comprenderlo todo a través de una teoría unitaria lo que presta su poder de fascinación a las teorías generales.

La teoría sintética reinauguró la tradición darwiniana soltando los lastres del neolamarckismo, la ortogénesis y el mutacionismo, e incorporando los avances de la genética experimental y formal, así como los provenientes del trabajo de los naturalistas o ecólogos de poblaciones. A mi modo de ver, otras disciplinas, como la paleontología, simplemente se hicieron consistentes con la síntesis y es posible que fueran más los beneficios que de ella obtuvieron que lo que contribuyeron a su construcción.

Los planteamientos centrales de la síntesis pueden resumirse así:

- 1) Se reconocen tres fuentes de variación genética, a saber, la mutación, la recombinación y el flujo génico. También se reconoce que existe variación fenotípica resultante de la interacción entre genotipo y ambiente. Sin embargo, la variación que cuenta evolutivamente es la genotípica y no la fenotípica. Como quiera que sea, la teoría sintética está atravesada por una gruesa contradicción: lo que se transmite hereditariamente son los genotipos, y por ello es la variación genética la que importa, pero lo que determina que esos genotipos sean transmitidos son los fenotipos. En otras palabras, se trata de una reproducción diferencial de los genotipos, pero los que se reproducen son los fenotipos. La genética de poblaciones elaboró una teoría sobre la evolución de los genotipos, ahora hace falta otra sobre la evolución de los fenotipos.
- 2) Los procesos que determinan cuáles de esas variaciones se perpetúan evolutivamente, son la reproducción diferencial de los organismos (selección natural) y la perpetuación al azar de alelos en poblaciones pequeñas en que el acervo génico de las especies está representado sólo por una pequeña fracción del total (deriva génica). La selección natural perpetúa fundamentalmente, aunque no exclusivamente los organismos que presentan variaciones favorables, mien-

tras que la deriva génica está menos atada al marco adaptativo, pues lo que determina la transmisión de ciertos alelos no es que confieran ventajas adaptativas, sino procesos estocásticos. En la síntesis, la deriva génica es considerada más bien la excepción que la regla, y como toda excepción, se supone, finalmente caerá bajo el dominio de la norma.

- 3) El origen de adaptaciones finas a los ambientes y el cambio de las frecuencias génicas en las poblaciones locales (microevolución), es el modelo para todos los demás fenómenos evolutivos, tales como la especiación y la macroevolución (radiaciones adaptativas, tendencias evolutivas, etc.). Es decir, todo cambio evolutivo se realiza de la manera gradual y acumulativa de los cambios microevolutivos. Claro está, esto requiere de dar el paso previo de considerar que tienen una frecuencia relativamente baja los procesos súbitos como las inversiones cromosómicas y la poliploidía. El gradualismo y el extrapolacionismo son, en términos del más agudo crítico contemporáneo de esas posiciones, dos caras de una misma moneda.
- 4) Aunque la síntesis acepta que no todas las características de los organismos tienen un origen adaptativo por selección natural, y hasta acepta que ésta puede preservar variaciones deletéreas, el punto de vista realmente dominante es que casi en su totalidad la morfología, fisiología y conducta tiene un origen adaptativo. En algunos casos, la propia selección natural sería la responsable del origen de estructuras que no alcanzan el óptimo en cuanto a diseño porque existen presiones de selección en conflicto. Cada uno de los rasgos de los organismos es concebido como el resultado de presiones selectivas para optimizarlo. Así, el organismo se atomiza en caracteres individuales supuestamente unitarios para cada uno de los cuales es siempre posible imaginar una historia adaptativa que sea teóricamente plausible y consistente con las funciones actuales de una estructura y con lo que se sabe de la historia evolutiva de una especie o de un grupo de especies (Gould y Lewontin, 1979; Lewontin, 1981; Levins y Lewontin, 1985). Estos autores han caracterizado a la síntesis como la expresión de un programa panglossiano o adaptacionista.

La teoría sintética, como toda teoría que se respete, pretende poder integrar casi todo: tanto variaciones favorables como neutras y deletéreas; un proceso más bien determinístico como la selección natural y otro de carácter más bien estocástico como la deriva génica; cambios graduales como el cambio de las frecuencias génicas y otros tan súbitos como la poliploidía; especies relativamente poco variables y otras que lo son a tal grado que merecen el nombre de politípicas. Y es que, efectivamente, la realidad no es unívoca sino contradictoria, y esa capacidad para conciliar bajo un mismo esquema fenómenos que apuntan en direcciones aparentemente opuestas, puede considerarse más como una virtud que como un defecto. O bien, Thomas Kuhn está en lo cierto, y los paradigmas son como aspiradoras que todo lo absorben hasta que revientan bajo la presión de otro paradigma que interpreta mejor de los hechos y merece una buena recepción en el contexto teórico y social. Problema difícil y sí los hay.

Hasta el momento, ningún planteamiento pretende sustituir *in toto* la teoría sintética. Más aún ciertas ideas de las figuras de proa del neodarwinismo —Mayr, Dobzhansky, Simpson—, o de otras figuras que, a pesar de su importancia, fueron dejadas en la popa, como Sewall Wright, o de plano fuera de borda, como Richard Goldschmidt y C.H. Waddington, son puntos de arranque de algunas reflexiones críticas. Que las ideas de Goldschmidt y Waddington, sean críticas del



neodarwinismo a nadie extraña, pero que las de Dobzhansky y Simpson previas a lo que Gould llama el endurecimiento de la síntesis, quizá por no llamarlo la dogmatización, y las en apariencia del todo ortodoxas de Mayr de *Animal species and evolution* (1963), puedan tener consecuencias no del todo compatibles con la síntesis que ellos y muchos otros forjaron, ya no resulta tan esperable.

Muchos de los cabos sueltos que dejaron los arquitectos de la síntesis y los que se opusieron a ella, no fueron atados a su estructura ni tampoco esclarecidos. La vigencia que hoy adquieren algunos de ellos no se desprende del gusto por desenterrar reliquias ni del mero deseo de ir contra la corriente, sino de la naturaleza problemática e inconclusa de toda teoría científica que merezca tal nombre.

Viejas ideas, abandonadas en un determinado contexto teórico, pueden reaparecer transfiguradas y adquirir un valor inusitado en una nueva coyuntura teórica: Newton prefirió interpretar la luz como un corpúsculo y no como una onda, Darwin consideró un mejor enfoque la idea de herencia por mezcla que la de herencia particulada, los mutacionistas rechazaron el concepto de selección natural, etc.

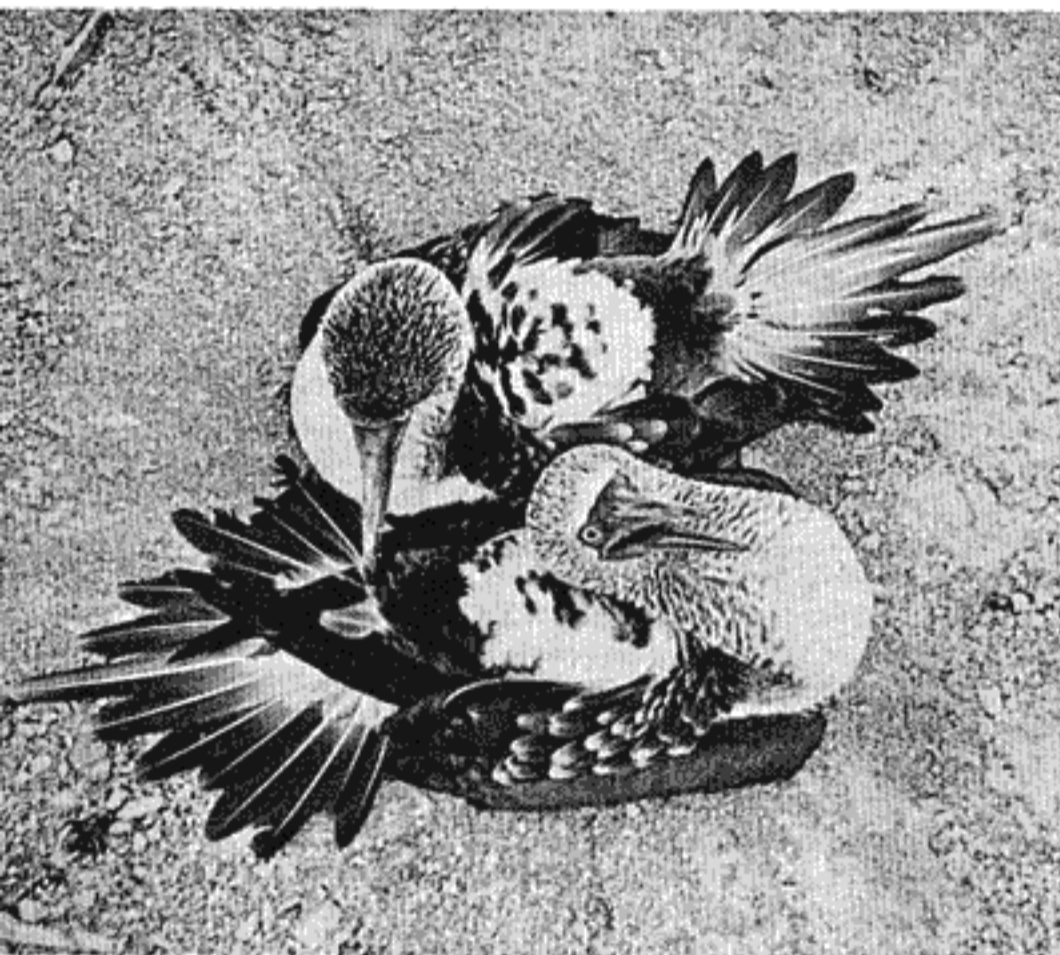
Además, hay cuestiones que de suyo parecen irresolubles porque son planteadas de acuerdo con antinomias absolutas. Considérese, por ejemplo, la dificultad de establecer como explicación única, exclusiva, si los factores importantes en la evolución son los internos o los externos a los organismos (en este caso, los términos interno y externo no son adecuados para tratar el problema de la mutua codeterminación de los organismos y de los ambientes); si los procesos históricos son determinísticos o estocásticos, si el desarrollo es continuo e insensible o por el contrario está jalonado por cambios revolucionarios. Como planteamiento exclusivo, ninguno de los dos extremos parece aceptable, pero tampoco se trata de combinarlos de una manera que asigne porcentajes de importancia a cada uno de ellos. Dos procesos pueden en aparien-

cia seguir dinámicas opuestas sin ser por ello mutuamente excluyentes. Un proceso determinístico puede generar resultados estocásticos y un proceso al azar puede producir efectos determinísticos.

En 1972 los paleontólogos Niles Eldredge y S.J. Gould propusieron una nueva concepción sobre el despliegue de la especiación en el tiempo geológico, para reinterpretar el tiempo (ritmo) y modo de la evolución.

Recuperaban así una tradición inaugurada por la obra de Simpson *Tempo and mode in evolution* (1944), pero la cambiaban completamente.

En primer lugar, sugerían que el modo dominante del cambio evolutivo no es la transformación *in toto* de linajes evolutivos por la fijación gradual y adaptativa de variaciones favorables por selección natural, sino la especiación por ramificación. Esto es, a diferencia del planteamiento sintético que hacía residir el cambio evolutivo en la anagénesis (evolución filética), proponían que el modo dominante de transformación en el nivel de las especies y en niveles superiores es la especiación por ramificación o cladogénesis.



En segundo lugar, proponían que en cuanto al ritmo evolutivo, los eventos de cladogénesis son geológicamente instantáneos. Pero en contraste con este origen de las especies geológicamente instantáneo, sugerían que la mayoría de las especies permanecen durante varios millones de años en un largo período de estasis, vale decir una morfología más o menos constante que sólo experimenta ligeras fluctuaciones sin ninguna dirección aparente.

Asimismo, señalaban que el gradualismo filético ha funcionado como un prejuicio teórico que conduce, por un lado, a ignorar la posibilidad de cambios geológicamente rápidos, y por otro, a desdeñar como datos anómalos que no encajan en una teoría que trata sobre el *cambio*, las especies fósiles que mantienen una morfología más o menos *constante* a lo largo de millones de años.

Pero no se trataba solamente de una interpretación teórica sin consecuencias en el trabajo de investigación, sino de una proposición teórica que pretendía reorientar la teoría evolutiva en su conjunto, aunque inicialmente se presentaba, con la modestia normal de casi toda innovación, como una proposición de carácter sobre todo paleontológico.

Cuestionaban la interpretación uniformitarista elaborada por Charles Lyell en un contexto creacionista, y luego usada por Darwin en uno evolucionista, que atribuía las discontinuidades en el registro fósil a su carácter esencialmente fragmentario dadas las dificultades de la fosilización y al estudio todavía incompleto de las secuencias estratigráficas. De manera todavía más marcada que Lyell —quien admitía ciertas discontinuidades en el registro fósil debidas a la mano creadora de Dios—, Darwin asumía que entre una especie y otra o entre una morfología y otra existieron innumerables formas intermedias en que el paso de una a otra era insensible, pero simplemente no se preservaron en el registro fósil. Aunque hoy no veamos esas formas intermedias eso no significa que no hayan existido.

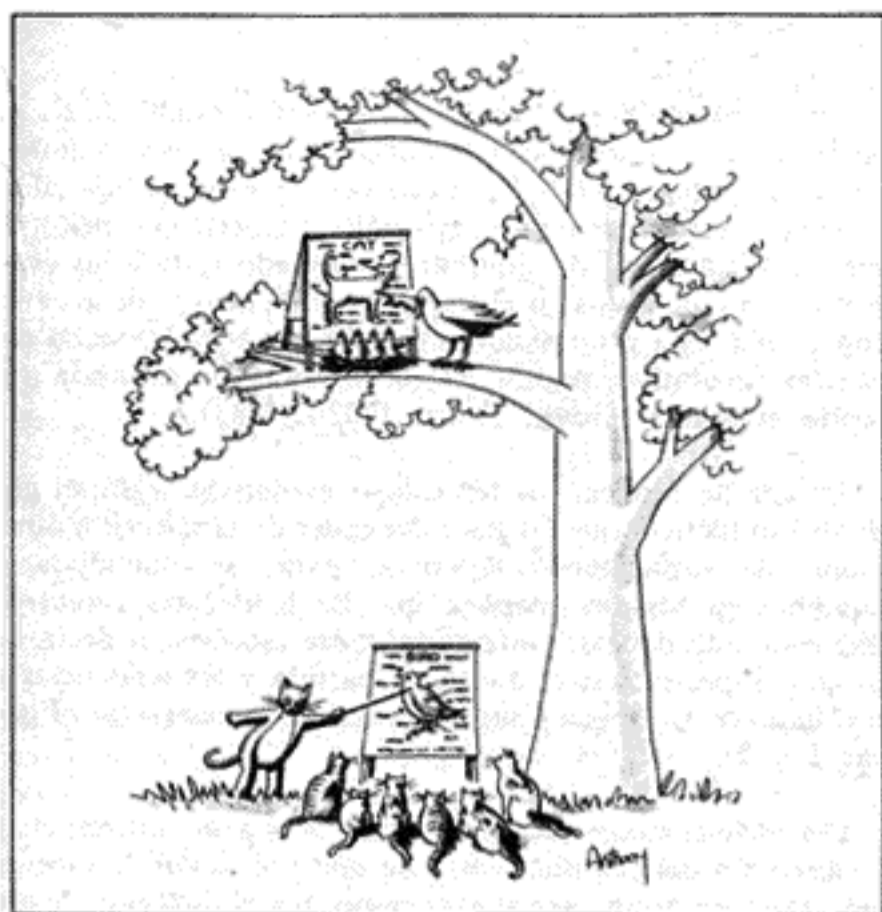
Gould y Eldredge proponían una interpretación alternativa al venerable argumento uniformitarista-actualista: las discontinuidades en el registro de especies fósiles son el resultado esperable si la mayoría de los eventos de especiación ocurrieron de acuerdo con el modelo de especiación en pequeñas poblaciones aisladas periféricamente (especiación peripátrica) propuesto por Mayr.

Años más tarde, Gould y Eldredge, en publicaciones conjuntas e individuales, señalaron que todos los modelos de especiación eran consistentes con su planteamiento, quizá con la excepción de la especiación resultante de la división alopatrica de una gran población en dos fragmentos de tamaño considerable. Juzgaban como muy favorables para su teoría los eventos de especiación ecológicamente instantáneos, pero añadían que su teoría no los implicaba ni requería, pues también era consistente con otros modos de especiación más graduales en el tiempo ecológico.

Gould y Eldredge bautizaron su teoría, apoyada poco después por Steven Stanley (1975, 1979) y otros autores, con el nombre de evolución por equilibrios puntuados. Los equilibrios se refieren a la estabilidad morfológica exhibida por las especies fósiles durante millones de años, en contraposición con el cambio gradual y continuo que postula la evolución filética. Las puntuaciones significan que los eventos de especiación son geológicamente instantáneos y que no están directa y necesariamente acoplados a los procesos adaptativos dirigidos por la fijación gradual y acumulativa de variaciones favorables por selección natural en el nivel de los individuos.

Desde 1954, Mayr afirmaba en su teoría de la especiación peripátrica que las poblaciones aisladas periféricamente poseen varios atributos que:

“son de gran interés... para quienes estudian los grandes cambios evolutivos. Me parece que los muchos fenómenos sorprendentes, particularmente los tratados por los paleontólogos, se esclarecen al estudiar esas poblaciones. Estos fenómenos incluyen tasas evolutivas desiguales (y particularmente las muy rápidas), discontinuidades en las secuencias evolutivas y saltos aparentes, y finalmente el origen de nuevos 'tipos'...La reorganización genética de las poblaciones aisladas periféricamente permite cambios evolutivos que son muchas veces más rápidos que los cambios dentro de las poblaciones que son parte de un sistema



continuo. He aquí, pues, un mecanismo que permitiría el surgimiento rápido de novedades macroevolutivas sin entrar en conflicto con los hechos conocidos de la genética". (citado por Mayr, 1982).

La revolución genética que se produce durante la especiación peripátrica sería, en palabras de Mayr, un proceso poblacional gradual, aunque enormemente acelerado. Presumiblemente, el evento más importante que ocurre en muchos casos de especiación peripátrica es la destrucción de la cohesión previamente existente en el genotipo y su remplazo por un nuevo sistema balanceado. Igualmente, es muy probable que la adquisición de un nuevo sistema homeostático facilite nuevos cambios evolutivos y explique el origen de nuevas taxa superiores y de novedades evolutivas (Mayr, 1982).

Sin embargo, anticipar un punto de vista, como sin duda lo hizo Mayr, no es elaborar una teoría y proporcionarle el sustento conceptual y empírico que requiere.

Dada la imposibilidad de tratar en estas páginas todas las proposiciones de la teoría de evolución por equilibrios puntuados, así como las evidencias a su favor y las críticas que ha suscitado, trataré sólo los aspectos que son a mi juicio los centrales:

1) La mayor parte del cambio evolutivo se concentra en los eventos de especiación en pequeñas poblaciones aisladas periféricamente. Entonces, la especiación por ramificación sería responsable de generar tanto la diversidad biológica (es decir, producir *nuevas* especies) como los cambios más importantes en morfología, fisiología y conducta en el curso de la evolución (papel que la síntesis atribuye a la evolución filética o evolución al interior de un solo linaje evolutivo; proceso que no genera dos o más especies a partir de otra preexistente, sino únicamente transforma una vieja en otra nueva).

Desde el punto de vista del tiempo geológico, esos eventos de especiación serían instantáneos, mientras que en el tiempo ecológico podrían ser graduales o también súbitos (poliploidía, inversiones cromosómicas, etc.).

2) Una vez establecidas, las nuevas especies entran en una larga fase de estasis, dominada por una constancia morfológi-

ca sólo perturbada por ligeras fluctuaciones sin dirección aparente. Esta ausencia de cambio morfológico significativo se debería a la estabilidad de los sistemas genéticos y de desarrollo embriológico, así como al efecto uniformizador proporcionado por los lazos reproductivos entre los organismos de la especie.

3) La evolución es un proceso jerárquico con modos de cambio complementarios pero diferentes en sus niveles principales: variación en el seno de las poblaciones, especiación y macroevolución.

Esto es, reducir toda la evolución a la reproducción diferencial de organismos individuales en las poblaciones locales y postular que la especiación y la macroevolución son sólo el efecto acumulado durante millones de años de esos cambios intrapoblacionales, es caer en el extrapolacionismo más absurdo, pues implica considerar a los organismos individuales y no a las especies como las unidades de la especiación y la macroevolución.

Aunque Darwin creyera que las diferencias entre los individuos de la misma especie se magnifican en el tiempo para transformarse en las diferencias entre las especies, no tenemos por qué seguirlo hasta el extremo de aceptar que las diferencias entre los clados (rama evolutiva constituida por una especie y todas las especies que de ella descienden) surgen de las diferencias entre los individuos.

No hay que olvidar que el énfasis darwiniano en los individuos está relacionado con el modo en que Darwin construyó su teoría, pues como ha mostrado Silvanus S. Schweber (1977, 1981), transfirió a la biología el argumento básico de la economía política de Adam Smith: para alcanzar una economía ordenada basta con que se deje competir libremente a los individuos en la búsqueda de beneficios personales, ya que de esa interacción resultará el predominio de los más capaces. Darwin intentó comprender el todo (la especie) por las interacciones de las partes (los individuos), asumiendo que la existencia ontológica pertenecía fundamentalmente a los segundos.

Una característica muy marcada del neodarwinismo, que el propio Sewall Wright ha criticado, es su énfasis en los individuos. En neodarwinianos *pop* como Edward O. Wilson (quien vulgariza a tal grado la teoría sintética que lo que presenta con ese nombre apenas alcanza a ser una caricatura), la selección de grupo y la selección de parentesco acaban siendo replanteadas como una consecuencia de la selección de individuos supuestamente altruistas, pero en el fondo profundamente egoístas, ya que esperarían cierta reciprocidad (en la selección de grupo) o bien garantizar que los genes de su familia, cuando no es posible que sean los propios, pasen a las siguientes generaciones (en la selección de parentesco). Así, este panegírico del individualismo no es más que un producto del tipo de sociedad en que vivimos y no una ley de la naturaleza.

4) En lugar de tal concepción reduccionista, se propone un enfoque jerárquico que reconoce que el mundo no está construido como un *continuum* uniforme y sin rupturas, sino como una serie de niveles ascendentes, cada uno de los cuales está unido al que está bajo él en algunas formas y es independiente en otras.

En los niveles superiores existen características nuevas que no se derivan únicamente de los procesos en los niveles inferiores: la especiación no es sólo una extensión de los cambios

en frecuencias alélicas en los individuos, sino una cuestión de poblaciones y son éstas las unidades importantes en la especiación, puesto que son características poblacionales (tamaño, estructura, distribución) y no individuales las relevantes en ella. En la macroevolución las unidades evolutivas son las especies y los fenómenos de interés son las tasas diferenciales de extinción y de surgimiento de nuevas especies. Sin embargo, eso no significa que los procesos microevolutivos no tengan ninguna consecuencia en los niveles superiores, sino que están subordinados en esos niveles a la operación de otros procesos.

Pero no se trata de invocar nuevas leyes o nuevos procesos de carácter desconocido, más bien se reconoce que los procesos básicos —mutación, selección, etc.— pueden entrar en las explicaciones en cualquier nivel, pero trabajan de maneras diferentes con los materiales característicos de los diversos niveles. Cada uno de los niveles tiene sus unidades individuales, sus fuentes de variabilidad, sus mecanismos para la reproducción diferencial de las unidades individuales, etc. Se establecen analogías entre los diferentes niveles, pero también se señalan las diferencias (ver Tablas 1 y 2).

des en la naturaleza y poseen coherencia y estabilidad. Al igual que los organismos individuales, las especies varían dentro de su población (clado en este caso) y exhiben tasas diferenciales de nacimiento (especiación) y muerte (extinción de especies). La teoría del equilibrio puntuado trata a las especies como individuos en el tiempo y el espacio y, de acuerdo con Gould, esta proposición, más aún que la relacionada con el ritmo evolutivo, podría ser su contribución primaria a la teoría evolutiva (Gould 1982a, 1982b, 1983).

En vez de explicar las tendencias evolutivas según el gradualismo filético, que las hace depender de la selección direccional de variaciones adaptativas para los individuos, el equilibrio puntuado propone que las tendencias evolutivas son resultado del éxito diferencial entre especies, es decir, las propias especies son el punto de partida y las tendencias el resultado de su origen y supervivencia diferenciales (ver Figuras 1 y 2).

Del mismo modo que la mutación es al azar con respecto a la dirección del cambio dentro de una población, la especiación también podría ser al azar respecto a la dirección de una

TABLA 1. Tres niveles distintos de la evolución a la luz de la analogía de Wright
Lo marcado con * no se traslada bien entre niveles (Tomada de Gould y Eldredge, 1977)

Nivel de organización	Especies sexuales (individuos que comparten el genoma básico y que distribuyen la variación por recombinación)	Especies asexuales (clones que comparten el genoma básico y el programa de regulación; la variación no se distribuye bien por interacción entre las unidades)	Clados (especies que comparten un plan adaptativo básico)
Unidad individual del nivel	organismo individual	clon	especie
Los individuos* interactúan por	recombinación	(recombinación limitada en eventos sexuales ocasionales)	(hibridización limitada)
Curso vital* de un individuo	ontogenia programada	por definición estasis hasta la extinción (una nueva mutación forma un nuevo clon)	ninguna dirección inherente; estasis o fluctuación probables; cambio gradual muy raro
Fuente de nueva variabilidad	mutación	formación de nuevos clones por mutación	especiación
Relación de la variabilidad con la dirección de la evolución	al azar por la naturaleza química de la mutación	al azar por la naturaleza química de la mutación	al azar si se cumple la regla de Wright
Mecanismo del incremento diferencial de la variación favorable	Selección individual (selección natural común)	selección de clones	selección de especies



5) El enfoque jerárquico propone que existen individuos darwinianos legítimos en varios niveles de una jerarquía estructural que incluye genes, cuerpos, poblaciones, especies y clados. Las especies deben ser tratadas como individuos y no como clases, pues la mayoría de ellas funcionan como entida-

tendencia macroevolutiva (regla de Wright). Las tasas diferenciales de extinción y especiación serían el análogo macroevolutivo de la selección natural actuando en las poblaciones a través de la mortalidad y reproducción diferenciales de los individuos (Gould, 1980).

TABLA 2. Determinantes del éxito reproductivo en especies y clados (Tomado de Gould y Eldredge, 1977)

	Especies	Clados
Criterio	Éxito reproductivo diferencial de ciertos genotipos	Sobrevivencia diferencial de ciertas especies
Estimulador del éxito	Abundante variabilidad genética	Muchos aislados periféricos (o especies incipientes por otro modelo de especiación)
Estrategias para el éxito		
Tasas rápidas de incremento	Alta <i>r</i> por alta fecundidad por maduración temprana	Alta tasa de especiación (clados que se incrementan) tasa de especiación consistentemente alta dominio de la zona adaptativa por especiación abundante durante la historia temprana de un clado
Persistencia diferencial	Supervivencia diferencial de genotipos favorecidos por abundancia: alta frecuencia de un gene para resistir mortalidad independiente de la densidad por flexibilidad: genes "para todo fin" que confieren plasticidad fisiológica o morfológica por superioridad competitiva: éxito en la competencia intraespecífica directa (genotipos de selección <i>k</i>)	Resistencia a la extinción (clados sobrevivientes) grandes poblaciones para resistir la extinción independiente de la densidad condiciones ambientales amplias (ley del no especializado) triunfo sobre otras especies en la competencia directa (sobrevivientes por competencia)



6) Gould sugiere que la frase *selección de especies* sea reservada para los casos en que la mayor tasa de especiación o la menor tasa de extinción de especies dentro de un clado, se deba a características en el nivel de las especies (tamaño po-

blacional, densidad poblacional, tasas de migración relacionadas con el tamaño y la densidad) y no de los individuos.

Una posible tendencia evolutiva producida por tasas superiores de especiación es la que se presenta en especies estenotópicas de invertebrados marinos, pues a diferencia de las euritópicas, las estenotópicas tienen una probabilidad mayor de lograr el aislamiento reproductivo. En este caso, la tendencia no surgiría por ventajas adaptativas de los individuos, sino porque las especies de que forman parte tienen una probabilidad más alta de sufrir especiación.

7) Entre los niveles evolutivos no existe una independencia total, pueden darse interacciones negativas y positivas. Como un ejemplo de las primeras, Gould (1982a) analiza la hipótesis del *gen egoísta*. Cierta cantidad de ADN repetitivo existiría en el genoma no porque proporcione ventajas a los individuos, sino porque en ocasiones los genes podrían actuar como unidades de selección. Quizá no se avanza más en la acumulación de esos genes que se reproducen por sí mismos porque esto podría llevar a una selección negativa en el nivel de los fenotipos. Otro caso de interacción negativa podría ser el del *reno irlandés* y el del pavo real, cuyas apariencias corporales podrían constituir una ventaja reproductiva a nivel individual, pero esa superespecialización podría poner en desventaja a nivel de la especie.

Por el contrario, otras características podrían ser reforzadas por la interacción positiva entre niveles. En los invertebrados marinos, la estenotopía parece ser ventajosa tanto a nivel individual (cuando los ambientes son estables) como a nivel de especie (pues tienen mayor probabilidad que las especies euritópicas de lograr el aislamiento reproductivo). Entonces —se pregunta Gould—, ¿por qué siguen existiendo especies euritópicas en los océanos? Quizá lo que ocurre —sugiere— es que durante los períodos en que se producen cambios ambientales considerables, la remoción diferencial

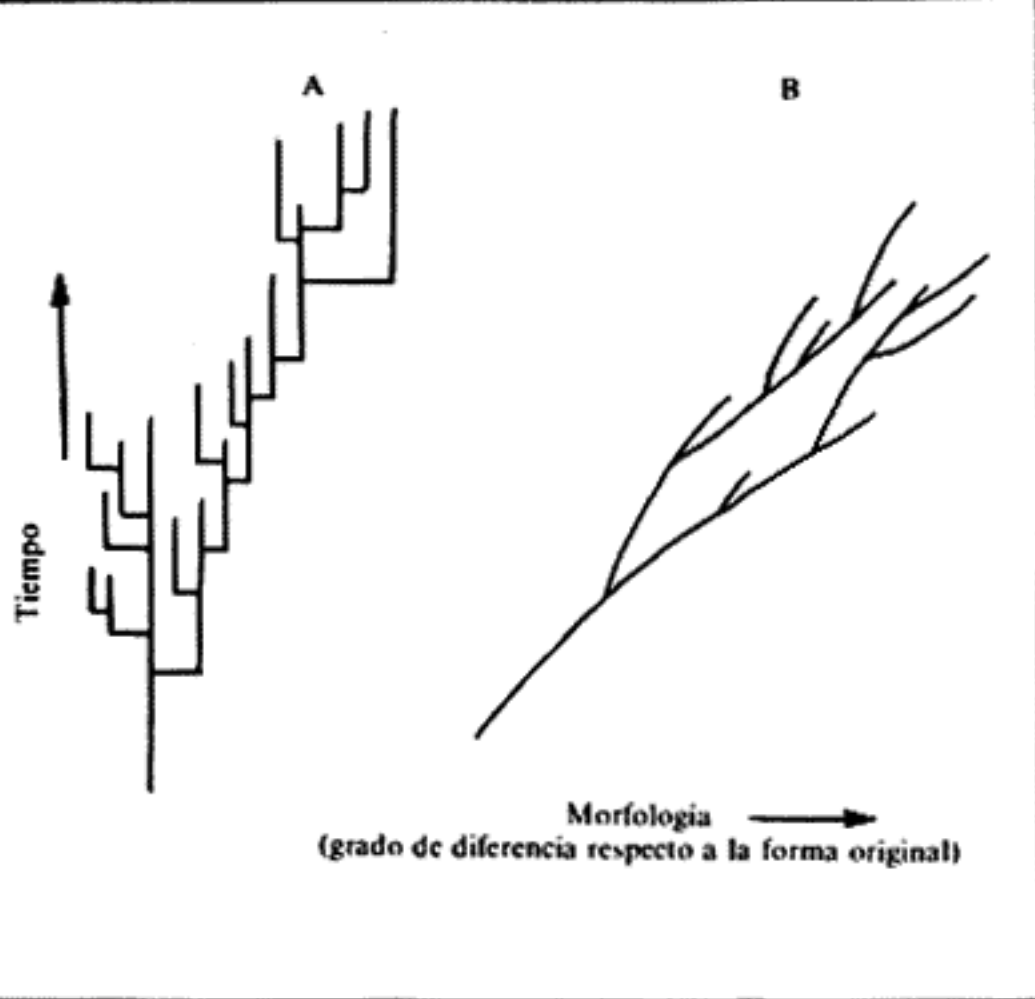


FIGURA 1. Una tendencia evolutiva en el equilibrio puntuado (A) y en el gradualismo filético (B). En el modelo filético ocurre especiación, pero ésta no cambia la dirección de una tendencia ni tampoco acelera su tasa y por lo tanto no estimula la tendencia. En el equilibrio puntuado, el éxito diferencial de las especies produce la tendencia. (Tomado de Gould, 1982b).

de las especies estenotópicas de los clados conduce a que permanezcan sobre todo las especies euritópicas, cuya tolerancia a los cambios ambientales es mayor.

Cuando ningún efecto negativo suprime en un nivel superior un fenómeno ventajoso en un nivel inferior, es posible que esa característica se esparza a casi todos los seres vivos. El sexo sería ventajoso tanto para los organismos individuales (por la distribución de las variaciones favorables en una población) como para las especies, pues serían las especies sexuales las que tendrían mayores tasas de especiación (Stanley, 1975, 1982).

Este enfoque en que la interacción entre niveles es considerada fundamental, permitiría superar dos posiciones igualmente incorrectas: la que asume que la macroevolución es totalmente independiente de la microevolución (neolamarckismo, ortogénesis, Goldschmidt, D'Arcy Thompson, etc.) y la neodarwinista que de hecho niega que exista el nivel macroevolutivo, pues lo considera exclusivamente como una acumulación en tiempo y efecto de la microevolución. La solución es un enfoque dialéctico que reconozca la interacción entre niveles (Gould, 1982b).

Desde la proposición original de la teoría del equilibrio puntuado, ha corrido mucha agua bajo el puente. Críticas previas a la teoría sintética se han profundizado y ampliado, al tiempo que han surgido otras: evolución a nivel molecular por fijación a través de deriva génica de variaciones neutrales adaptativamente, crítica del programa adaptacionista, investigaciones que apuntan hacia la posibilidad de herencia lamarckiana en el sistema inmunológico, crítica a la sistemática evolucionista y aceptación cada vez mayor de la sistemática cladista, intensos y con frecuencia violentos debates políticos e ideológicos en torno a la pretensa *nueva síntesis* sociobiológica. En fin, parece ser un período del que podría decirse casi cualquier cosa, menos que esté caracterizado por estasis.

Con esta multiplicidad de frentes de discusión, no deja de ser sorprendente que —descontando el referente a la sociobiología, que incluyó no sólo biólogos sino además filósofos, sociólogos, antropólogos y otros estudiosos— el que más atención ha recibido sea el de los equilibrios puntuados.

Quizá esto guarde relación no sólo con la posible importancia que este planteamiento tiene para forjar una concepción diferente de la evolución, sino también con la estrategia que sus defensores han seguido. Alguien dijo que Gould poseía el "don de Midas", y su capacidad tanto intelectual como propagandística no sería fácil de cuestionar.

La teoría de los equilibrios puntuados ha obligado a figuras tan destacadas como Mayr y Wright —a quienes Gould y Eldredge presentaron inicialmente como fuentes de inspiración—, Stebbins, Ayala, Th. Schopf y otros a tomar posición.

Está fuera de los alcances de este trabajo intentar siquiera un resumen de todas las críticas dirigidas contra la teoría de los equilibrios puntuados, pero abordaré apretadamente las centrales:

1) Los biólogos conciben las especies como conjuntos de poblaciones que se entrecruzan y están aisladas reproductivamente de otros conjuntos que constituyen otras especies. En cambio, los paleontólogos las definen por discontinuidades morfológicas en los fósiles encontrados en una secuencia estratigráfica.

No es lo mismo aislamiento reproductivo que discontinuidad morfológica, pues no todo aislamiento reproductivo produce discontinuidad morfológica (especies gemelas) ni toda discontinuidad morfológica significa aislamiento reproductivo (especies politípicas).

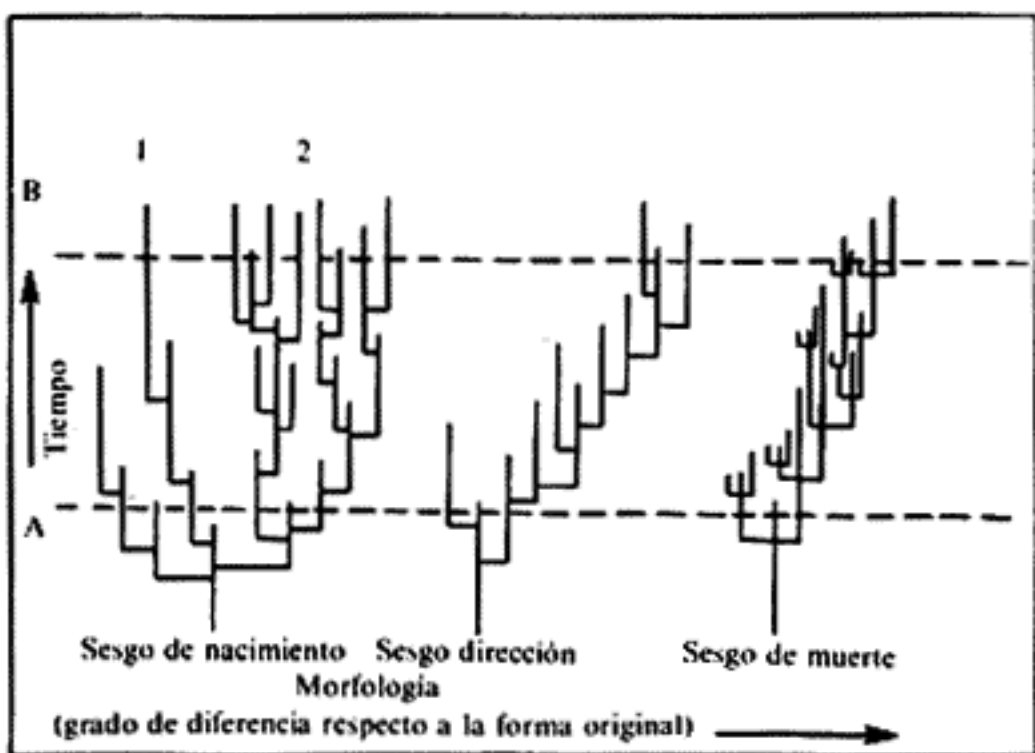


FIGURA 2. Explicaciones de las tendencias evolutivas en el equilibrio puntuado. **Izquierda:** sesgo de nacimiento. Comenzamos con el tiempo A con dos tipos de especies, con un número igual de especies a la izquierda y a la derecha dentro del clado. En el tiempo B, los descendientes de ambos tipos permanecen en el modo ancestral, pero la especiación diferencial permite que un tipo domine el clado. **Centro:** sesgo de dirección. La especiación ocurre con más frecuencia del lado derecho que del izquierdo en la rama que domina el clado. **Derecha:** sesgo de muerte. La mayoría de las especies da origen a dos descendientes, uno en cada dirección, pero las especies de la derecha viven más que las de la izquierda, contribuyendo a impulsar la tendencia. Los sesgos de muerte son modos de elección de especies; el sesgo de origen es el análogo macroevolutivo de la presión de mutación. (Tomado de Gould, 1982b).



Este problema no es pasado por alto por los puntuacionistas, quienes señalan que su teoría requiere que la mayor parte del cambio morfológico surja en coincidencia con la propia especiación, posibilidad en contradicción con la especiación que da como resultado especies gemelas o con los casos de poliploidía que no provoca cambio morfológico conspicuo.

Gould (1982b) pone en duda que exista una estrecha correlación entre la genética y la morfología de la especiación, pues se trataría sólo de una suposición provocada por la idea de que la especiación es poco más que variación geográfica amplificadas y que el aislamiento reproductivo surge como un producto colateral y accidental de suficiente divergencia adaptativa.

Si después de que se logra el aislamiento reproductivo, las adaptaciones morfológicas tienden a acumularse de manera gradual en la perspectiva geológica, sin tendencia a ningún comienzo inicial rápido y a una estabilización posterior, entonces el equilibrio puntuado sería una teoría equivocada, como el propio Gould reconoce (Gould, 1982b).

2) Como las especies fósiles no siempre son verdaderas especies biológicas, Sewall Wright (1982) sugiere que debe hablarse, al hacer referencia a ellas, de cambio o evolución de caracteres y no de cambio o evolución de especies. Así, según Wright, la teoría de los equilibrios puntuados no trataría de la especiación y su despliegue en el tiempo geológico, sino del cambio de caracteres tal como puede ser visto en los fósiles. Con una argumentación similar, Hoffman (1982) llega a la conclusión de que esta teoría no trata de la multiplicación y transformación de las especies, sino de los patrones de cambio morfológico en el tiempo evolutivo.

3) Thomas Schopf (1981, 1982) señala ciertas limitaciones y sesgos en la teoría de los equilibrios puntuados, que llevan a sobrestimar las duraciones promedio de las especies fósiles por un factor de entre 10 y 100: a) la ausencia de preservación de la complejidad morfológica hace que parezca que las especies evolucionan lentamente; b) los taxa comunes son de menor abundancia pero de mayor duración que los mucho más numerosos pero más raramente colectados taxa de corta duración; c) la duración de los taxa se basa en la duración de las etapas (stages), preestableciendo así una duración mínima; y d) la aplicación del concepto de especie politípica al registro fósil provoca que la variación morfológica perceptible en los fósiles sea asignada a una especie ya existente y no a varias especies nuevas. La aplicación del concepto de especie politípica está asociada con la suposición implícita de que la estasis, más bien que la especiación incipiente, es la norma. En otras palabras, la mayor parte de la evidencia estratigráfica directa en apoyo de la estasis proviene de taxa macroscópicos que se encuentran discontinuamente en unas cuantas localidades y a los cuales se les ha aplicado a lo largo de millones de años un concepto de especie politípica construido para el mundo actual. Además de que los paleontólogos no pueden estudiar todos los cambios evolutivos que sufre una especie, sino sólo aquellos que ocurrieron en partes preservables y numerosas.

4) Quizá la selección de especies no exista y todos los procesos que los puntuacionistas quieren explicar con ella sean reductibles al nivel de selección natural de organismos individuales (Hoffman, 1984; Vrba, 1984). Si acaso existiera, habría que discutir si su verdadero significado es el que le atribuyen los puntuacionistas.

5) Dado que la estasis es, como dicen Eldredge y Gould, un dato —aunque *trucado*, según Schopf—, los neodarwinistas han tratado de explicarla de acuerdo con los postulados de la teoría sintética. La selección natural estabilizadora (Stebbins y Ayala, 1981; Ayala, 1983) y la cohesión del genotipo (Mayr, 1982) han sido invocadas como explicaciones de la estasis. Lo que Mayr llama la cohesión del genotipo es perfectamente compatible con los conceptos de homeostasis genética y de homeostasis en el desarrollo defendidos por Lerner en otro contexto y utilizados por Gould y Eldredge para explicar la estabilidad de las especies durante largos periodos de tiempo.

6) El origen saltacional de las especies en el tiempo geológico puede ser del todo gradual en el tiempo ecológico, ya que los puntuacionistas señalan que el tiempo promedio para el origen de una nueva especie son alrededor de cien mil años y que luego permanece durante millones de años en estasis. Para los genetistas de poblaciones y para los ecólogos cien mil años es mucho tiempo, puesto que en ese período transcurren varios miles de generaciones en muchísimas especies. De este modo, lo que para unos es instantáneo para otros es gradual.

Las críticas a la teoría de los equilibrios puntuados son casi tan numerosas como las dirigidas contra el neodarwinismo, pero eso es explicable: quienes la han atacado lo han hecho desde la perspectiva de la teoría sintética, que era precisamente el blanco de las críticas del equilibrio puntuado.

Mientras no sea posible tomar una decisión más o menos segura sobre la legitimidad de la teoría de los equilibrios puntuados, la posición más adecuada es, a mi juicio, aceptarla como deben aceptarse las nuevas proposiciones, y en realidad toda proposición por venerable que parezca, es decir, como un intento por comprender mejor el mundo natural y plantearse nuevos problemas de investigación. Es precisamente su puesta en práctica como guía provisional de la investigación lo que demostrará o no su pertinencia y exactitud. Sin duda, la teoría abrirá perspectivas inexploradas y cerrará el acceso —como toda concepción parcial, y quizá el ser humano no pueda elaborar más que concepciones parciales y transitorias— a otras, que deberán *esperar* la construcción de nuevas teorías.

Sin embargo, no puede negarse que se trata de una teoría muy atractiva y estimulante, y que podría ser cierto que Gould y Eldredge están:

“conscientes de representar el *Zeitgeist*, de proponer concepciones que están profundamente ancladas en la corriente de la ciencia contemporánea. Sin la cibernética con su noción de sistemas estables y homeostáticos, sin la teoría de las catástrofes de René Thom y su postulado de la intervención de cambios abruptos luego de largos periodos de estabilidad, sin la teoría de Kuhn sobre las revoluciones y los paradigmas científicos, quizá los *punctuated equilibria* no hubieran salido a la luz; pero esto no quiere decir que Gould y Eldredge hayan extraído sus concepciones de estos campos científicos alejados de la paleontología ni, inclusive, que hayan tomado como modelos estas ramas de la ciencia. Sólo están persuadidos de que su hipótesis estaba ya flotando, en otras palabras, que bastaba con formularla” (Ryszkiewicz, 1981).

Aunque no confío tanto como este autor en el *Zeitgeist* ni en que las ideas estén ya flotando en el aire y que surjan de una simple extensión de las concepciones dominantes en cada

periodo histórico, no puede negarse que el planteamiento de Gould y Eldredge intenta ofrecer una imagen del proceso evolutivo más coherente con ciertas concepciones de las ciencias contemporáneas. Pero esto no significa que se desprendan de ellas; incluso, lo más frecuente en la investigación científica es que se citen como bases de apoyo *a posteriori* concepciones que no llevaron de manera directa a elaborar una teoría pero que son compatibles con ella.

Una fuente de inspiración que Gould reivindica constantemente, y que Ryszkiewicz no menciona, es la filosofía del cambio elaborada por el marxismo, en especial por el materialismo dialéctico —que Gould afirma haber aprendido literalmente sobre las piernas de su padre—, con su énfasis en la transformación de cambios cuantitativos en cambios cualitativos y su noción de la existencia de diferentes niveles jerárquicos en la naturaleza.

Sucede, así, que mientras el materialismo dialéctico stalinista y lysenkista desprestigiaron enormemente esta forma de analizar la realidad, biólogos estadounidenses como Gould y Lewontin hoy levantan nuevamente ese estandarte, con la diferencia nada despreciable de que ellos sí saben biología y su elaboración teórica no se hace como una imposición política desde fuera de la biología ni mucho menos sustentada en el poder de la ortodoxia partidaria. Estoy convencido de que el pensamiento dialéctico es todavía un filón inexplorado y que al mismo tiempo que es necesario criticar experiencias pasadas, como lo han hecho Dominique Lecourt y Lewontin, no debemos pensar que el fracaso lysenkista invalide hoy todo intento de rescatar el materialismo dialéctico no como un dogma sino como una forma de plantear y analizar problemas. ⊕



BIBLIOGRAFIA

1. Ayala, F.J. 1983. "Microevolution and macroevolution". En: D.S. Bendall (ed.) *Evolution from molecules to men*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 387-402.
2. Bowler, P.J. 1985. *El eclipse del darwinismo*. Labor, Barcelona.
3. Cain, A.J. 1979. "Introduction to general discussion". *Proc. R. Soc. Lond. B.* 205, pp. 599-604.
4. Conry, Y. 1981. "Organisme et organisation: de Darwin a la genétique des populations". *Revue de Synthèse IIIe*, No. 103-104, pp. 291-330.
5. Darwin, Ch. 1964. *On the origin of species*. (A facsimile of the first edition). Harvard University Press, Cambridge.
6. Darwin, C. 1969. *El Origen de las Especies* 2 vols. UNAM, México.
7. Eldredge, N. 1982. "La Macroevolución". *La Recherche* 13, pp. 616-626.
8. Eldredge, N. y S.J. Gould. 1972. "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism". En T. Schopf (ed.), *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper and Co., San Francisco, pp. 82-115.
9. Gould, S.J. 1980. "Is a new and general theory of evolution emerging?". *Paleobiology* 6, pp. 119-130.
10. Gould, S.J. 1982a. "Darwinism and the expansion of evolutionary theory". *Science* 216, pp. 380-387.
11. Gould, S.J. 1982b. "The meaning of punctuated equilibria and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution". En R. Milkman (ed.), *Perspectives on evolution*. Sinauer Associates, Massachusetts, pp. 83-104.
12. Gould S.J. 1983. "Irrelevance, submission and partnership: de changing role of paleontology in Darwin's three centennials and a modest proposal for macroevolution". En: D.S. Bendall (ed.) *Evolution from molecules to men*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 347-366.
13. Gould, O.J. y N. Eldredge. 1977. "Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered". *Paleobiology* 3, pp. 115-151.
14. Gould, S.J. y R. Lewontin. 1979. "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program". *Proc. R. Soc. Lond. B.* 205, pp. 581-598.
15. Gruber, H.E. y P. Barret. 1974. *Darwin on man*. E.P. Dutton, New York.
16. Hoffman, A. 1982. "Punctuated versus gradual mode of evolution". En: M.K. Haecht *et al.* (eds.) *Evolutionary biology*, vol. 15. Plenum Press, New York, pp. 411-436.
17. Hoffman, A. 1984. "Species selection". En: M.K. Haecht *et al.* (eds.) *Evolutionary Biology* Vol. 18. Plenum Press, New York, pp. 1-19.
18. Lecourt, D. 197. *Lyssenko*. Laia, Barcelona.
19. Levins, R. y R. Lewontin. 1985. *The dialectical biologist*. Harvard University Press, Cambridge.
20. Lewontin, R. 1981. "L'évolution". *La pensée* N° 223, pp. 16-24.
21. Lewontin, R. y R. Levins. 1980. "El problema del Lysenkoismo". En: H. Rose y S. Rose (comps.). *La radicalización de la ciencia*. Nueva Imagen, México, pp. 75-116.
22. Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
23. Mayr, E. 1982. "Speciation and macroevolution". *Evolution* 36, pp. 1119-1132.
24. Mayr, E.B. Provine (eds). 1980 *The evolutionary synthesis*. Harvard University Press, Cambridge.
25. Menahem, G. 1977. *La ciencia y la institución militar*. Icaria, Barcelona.
26. Ruse, M. 1982. *Darwin defended: a guide to the evolution controversies*. Addison-Wesley Publ. Co., London.
27. Ryszkiewicz, M. 1981. "Evolución y conservacionismo". *Diógenes*, Nos. 113-114, pp. 95-110.
28. Schopf, T.J.M. 1981. "Punctuated equilibria and evolutionary stasis". *Paleobiology* 7, pp. 156-166.
29. Schopf, T.J.M. 1982. "A critical assessment of punctuated equilibria. I. Duration of taxa". *Evolution* 36, pp. 1144-1157.
30. Schweber, S.S. 1977. "The origin of the Origin revisited". *Journal of the History of Biology* 10, pp. 229-316.
31. Schweber, S.S. 1980. "Darwin and the political economists: divergence of character". *Journal of the History of Biology* 13, pp. 195-289.
32. Simpson, G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, New York.
33. Stanley, S.M. 1975. "A theory of evolution above the species level". *Proc. Natl. Acad. Sci.* 72, pp. 646-650.
34. Stanley, S.M. 1979. *Macroevolution*. W.H. Freeman and Co., San Francisco
35. Stebbins, G.L. y F.J. Ayala. 1981. "Is a new evolutionary synthesis necessary?" *Science* 213, pp. 967-971.
36. Vrba, E.S. 1984. "What is species selection?". *Syst. Zool.* 33, pp. 318-328.
37. Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology: The new synthesis*. Harvard University Press, Cambridge.
38. Wright, S. 1982. "Character change, speciation, and the higher taxa". *Evolution* 36, pp. 427-443.

