

La macroevolución

por Niles Eldredge*

- Desde hace muchos años, la teoría de la evolución de las especies es objeto de numerosas controversias. Una de ellas nos lleva a la macroevolución: se trata de la evolución a gran escala que contempla la aparición de las especies en el seno de las familias, órdenes, clases...
- ¿Responden macroevolución y microevolución a mecanismos idénticos? Dicho de otro modo ¿se basan en estas pequeñas modificaciones genéticas que aparecen continuamente en las poblaciones? Mientras que los defensores de la teoría neodarwinista moderna responden que sí, un número de biólogos cada día mayor lo niegan.
- Niles Eldredge, que desde el inicio de los años 1970 ha propuesto un nuevo modelo de evolución denominado de equilibrios intermitentes, explica aquí por qué los mecanismos de la macroevolución le parecen relativamente independientes de los de la microevolución.

■ La teoría de la evolución de las especies ha entrado en ebullición. Después de casi cincuenta años de relativa calma, nos encontramos una vez más ante una plétora de teorías evolutivas y, de momento, parece que no hay dos biólogos capaces de ponerse de acuerdo acerca de la mayoría de los aspectos relativos a los mecanismos de la evolución.

Desde todos los sectores de la biología (genética molecular, biología del desarrollo...) se han propuesto nuevas concepciones en materia de evolución (cf. *Mundo Científico*, nº 12, marzo 1982). Pero quizá no haya un campo más agitado que el de la macroevolución. De hecho, las opiniones que en él se sostienen constituyen una excelente revelación de cómo se enfoca la teoría de la evolución en general.

¿Qué se entiende por macroevolución? Este término se comprende mejor si se considera primero su opuesto: la microevolución. Ésta designa la aparición incesante de pequeñas modificaciones en las poblaciones salvajes o domésticas o en las poblaciones de animales de laboratorio: las moscas drosófilas pueden nacer con alas más cortas de lo normal, o bien con mayor número de quetas en las patas; hay gallinas que nacen más ponedoras; caballos con crines más largas... (fig. 1). Se trata de modificaciones a pequeña escala. Sin embargo, resulta evidente que se producen modificaciones de mucha mayor amplitud cuando se recorre el árbol genealógico de las especies. Por ejemplo, las ballenas o los murciélagos proceden de especies ancestrales de mamíferos que vivían en el suelo y poseían cuatro patas: las primeras han desarrollado aletas; los segundos, alas. Las ballenas o los murciélagos comprenden especies agrupadas en órdenes diferentes en el seno de la clase de los mamíferos (fig. 2): las primeras pertenecen al orden de los cetáceos; los segundos al de los quirópteros. Los órdenes son niveles elevados en el seno de la clasificación jerárquica de las especies. Ésta, recordémoslo, se realiza del siguiente modo: agrupa a las especies próximas en géneros, los géneros en familias, las familias en órdenes, los órdenes en clases, etc. La mayoría de los biólogos admiten que la macroevolución concierne a la génesis de los grupos taxonómicos de rango elevado (familia, orden, clase...). El problema fundamental de la macroevolución consiste entonces en explicar cómo se producen las modificaciones de gran amplitud en los caracteres anatómicos de las especies, que obligan a agruparlas en niveles de

* N. Eldredge trabaja en el departamento de invertebrados del American Museum of Natural History de Nueva York.

A



B



C



Figura 1. Constantemente aparecen pequeñas modificaciones en el seno de las poblaciones de una especie dada. Son el resultado de mutaciones genéticas. A. El gato siamés es una variedad de gato en la que ha mutado un gen que controla la pigmentación del pelo. B y C. Las drosófilas normales poseen un par de alas, al que sigue otro vestigial. En B se observa una mosca en la que una mutación ha reducido el primero al orden del segundo; por tanto, esta mosca mutante está ahora desprovista de alas. En C, una mutación de otro tipo ha transformado el par de volantes vestigiales en alas, y la mosca mutante tiene ahora cuatro pares de alas. D. También este caballo con crines muy largas es un mutante. El problema reside en saber si el mecanismo de las modificaciones de pequeña amplitud es capaz de explicar, por sí solo, la evolución de gran amplitud que ha hecho que la ballena o el murciélago procedan de especies de mamíferos provistos de cuatro patas y que vivían en tierra firme.



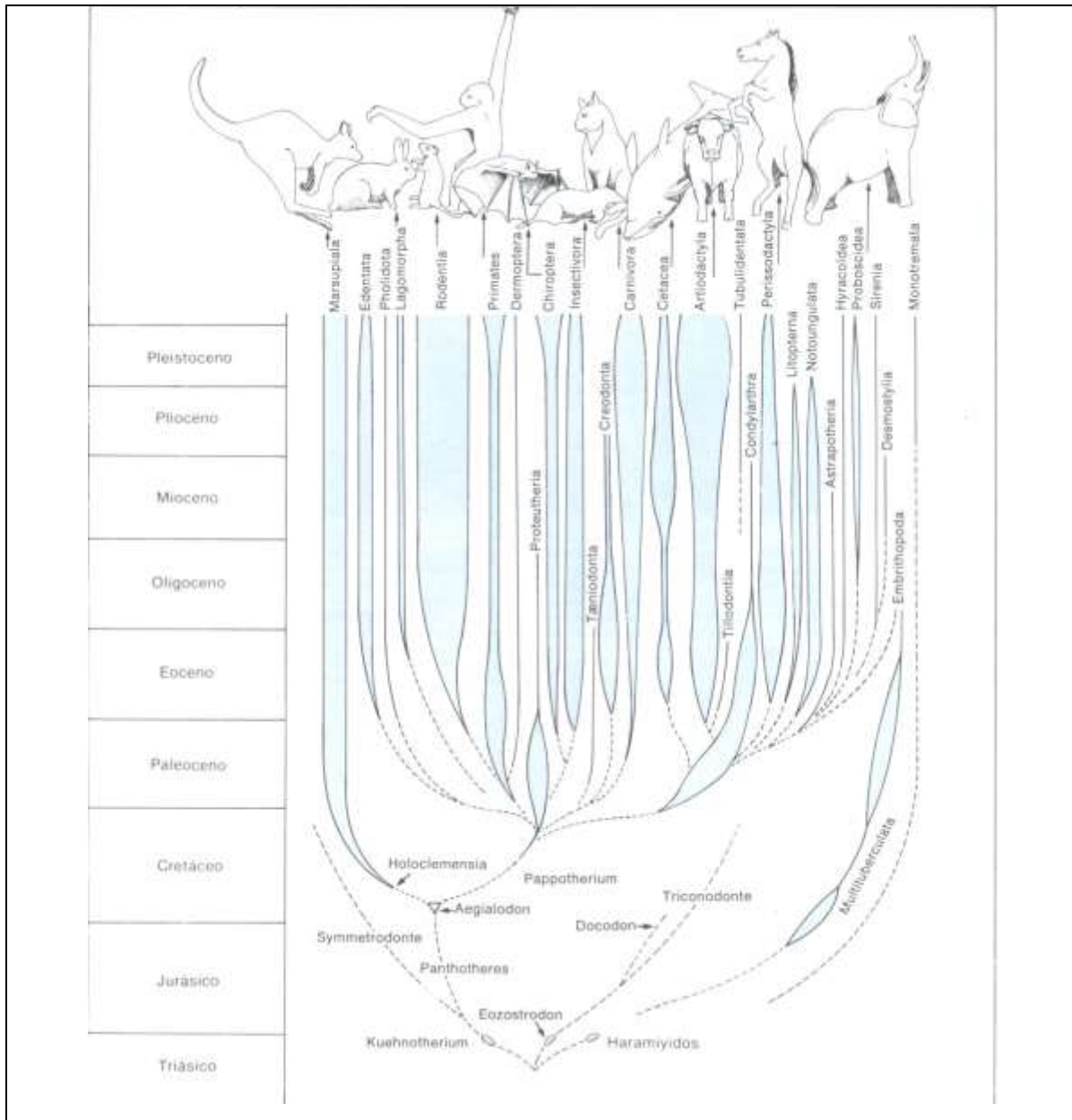


Figura 2. La macroevolución tiene por objeto comprender cómo han aparecido, en el curso de las eras geológicas, las especies y los grupos de especies próximas, agrupadas por categorías de clasificación: las especies son reagrupadas en géneros, los géneros en familias, las familias en órdenes y los órdenes en clases.

Este esquema muestra la aparición de los principales órdenes de la clase de los mamíferos. Resulta notable el hecho de que aquí esta aparición se realice como verdadera “explosión” a partir de un número muy pequeño de especies ancestrales. Esta enorme diversificación de las especies de mamíferos ha tenido lugar con motivo de la conquista de ambientes extraordinariamente variados: mar (ballenas); aire (murciélagos); desiertos; tierras polares, etc. Es lo que se denomina radiación adaptativa. Las morfologías características de las diversas especies de mamíferos, reagrupadas en los diversos órdenes, pueden ser extremadamente diferentes de un orden a otro, ¡compárense el murciélago, la ballena y el caballo!

clasificación cada vez más elevados. En particular, la cuestión crucial consiste en saber si los mecanismos biológicos responsables de la microevolución en el seno de las poblaciones son suficientes para explicar las modificaciones de gran amplitud de la macroevolución.

Dicho de otro modo ¿son suficientes los mecanismos de modificaciones de las especies clásicamente estudiados, por ejemplo, en las poblaciones experimentales de moscas drosófilas (número de quetas en las patas, talla de las alas...) para explicar el nacimiento, por ejemplo, de la clase de los mamíferos o del orden de los roedores?

Tradicionalmente, la teoría de la evolución en vigor, es decir, la teoría sintética o neodarwinista, ha respondido afirmativamente a estas cuestiones. Pero desde hace un decenio, un creciente número de biólogos cuestionan esta concepción. Anteriormente ya hubo discusiones de esta clase, sobre todo en los años 1940 cuando se gestaba la teoría sintética de la evolución (véase cuadro-apéndice). Pero las discusiones actuales no son tan sólo una simple repetición de las del pasado: en nuestros días se está esbozando realmente una forma nueva de considerar la teoría de la evolución y éste es un aspecto original de gran importancia.

Una teoría reduccionista: la teoría neodarwinista de la evolución

La teoría de la evolución, denominada "síntesis moderna" por sus artífices (y también conocida como "teoría neodarwinista") fue construida desde finales de los años 1920 hasta principios de los años 1950. Se sustenta en millares de artículos científicos y un gran número de libros mayores. Resumir sucintamente una doctrina de tan vastas proporciones siempre es arriesgado, pero creo que puede admitirse la siguiente idea fundamental, enunciada más o menos como sigue por Ernst Mayr:⁽¹⁾ el término "síntesis evolutiva", introducido por Julian Huxley en 1942 en su libro *Evolution, the modern synthesis*, responde al consenso general acerca de dos conclusiones: la evolución gradual de las especies puede ser explicada mediante la aparición de pequeños cambios genéticos aleatorios (mutaciones) y de su tría por la selección natural; además, todos los fenómenos evolutivos, inclusive la macroevolución y la especiación (acto de nacimiento de las especies), son explicables por estos mismos mecanismos genéticos. Así, según Ernst Mayr, la síntesis consiste esencialmente en dos cosas: una teoría del cambio genético y una extrapolación de esta teoría a todos los aspectos de la evolución, la macroevolución incluida.

Pero veamos el asunto con más detalle. La teoría del cambio genético reconocida por los artífices de la síntesis evolutiva admite, en primer lugar, que las especies están adaptadas a su ambiente gracias a determinadas funciones fisiológicas o bioquímicas: por ejemplo, los peces están adaptados a la vida acuática y tienen branquias, una forma del cuerpo generalmente hidrodinámica (fusiforme), etc. Los topos están adaptados a la vida subterránea, son ciegos, y poseen patas modificadas en una especie de palas... Estos dispositivos adaptativos son hereditarios y característicos de la especie: dicho de otro modo, están determinados por una colección de genes particulares (los genes son las unidades elementales de la herencia). La teoría neodarwinista del cambio genético es la siguiente: constantemente se producen en las poblaciones modificaciones accidentales del patrimonio hereditario, es decir mutaciones de genes. Por ejemplo, en el gato, una mutación de un gen que controla la pigmentación del pelo ha producido la variedad "siamesa" (anteriormente ya se han presentado otros ejemplos: las pequeñas modificaciones que hemos señalado de aparición común en las poblaciones de moscas, de gallinas, de caballos, son de hecho, debidas a mutaciones).

Pero las mutaciones tienen, en general, un efecto desastroso; en la especie humana, por ejemplo, muchas enfermedades de la sangre (como la talasemia) son debidas a

⁽¹⁾ E. Mayr, B. Provine (eds.). *The evolutionary synthesis*, p. 1, Harvard University Press, 1980.

mutaciones que afectan a los genes que controlan la síntesis de la hemoglobina. En la mayoría de los casos, los individuos portadores de estas mutaciones deletéreas morirán antes de alcanzar la edad reproductiva y en caso de llegar a ella no vivirán posiblemente lo suficiente como para dejar un gran número de descendientes. A lo largo de las generaciones, los individuos portadores de estas mutaciones tenderán a decrecer en número, y pueden hasta desaparecer. Sin embargo, ciertas mutaciones tienen un efecto favorable y permiten a sus portadores vivir mejor, durante más tiempo y reproducirse con ventaja: sus descendientes serán más numerosos, y las poblaciones de la especie tenderán entonces a estar constituidas tan sólo por los individuos portadores de las variedades genéticas favorables. Esta supervivencia diferencial de las mutaciones favorables y desfavorables es lo que constituye la acción de la selección natural; y es debido a ésta, según la teoría sintética, el que las poblaciones tiendan a estar óptimamente adaptadas a su medio, y el que las especies tiendan a insertarse en el nicho ecológico que les es propio. Para Theodosius Dobzhansky, por ejemplo, la enorme diversidad de los organismos vivientes puede estar correlacionada con la inmensa variedad de ambientes y nichos ecológicos presentes en la tierra. Una determinada especie de insectos (dotada de una colección particular de genes) se alimenta de hojas de encinas; otra especie de insectos (dotada de una colección de genes distinta) se alimenta de acículas de pinos...

En el marco que hemos esbozado, si las condiciones del medio cambian, las especies cambian por progresivo remplazamiento de los caracteres genéticos iniciales de la especie por nuevos caracteres genéticos (genes mutados) mejor adaptados a las nuevas condiciones. Para la teoría sintética neodarwinista, la aparición de especies nuevas consiste en la modificación progresiva de la composición genética de las poblaciones. Y la macroevolución, es decir, la aparición de especies cada vez más diferenciadas por sus caracteres genéticos, no hace más que traducir esta modificación progresiva de la composición genética de las poblaciones adaptando las nuevas especies a toda una gama de nichos ecológicos diferentes pero próximos.

Theodosius Dobzhansky ilustra lo que acabamos de decir con una imagen:⁽²⁾ cada especie ocupa un pico o máximo adaptativo, en el sentido en que está caracterizada por la dotación de genes más adecuados a su propio medio (nicho ecológico). La ordenación de las especies en géneros, familias, órdenes, clases, etc., realizada por los sistemáticos, responde al hecho de que los picos adaptativos no están distribuidos al azar. Para continuar con la imagen de los relieves "montañosos", los picos adaptativos forman cadenas en las que las distintas cimas están separadas por hoyos, pero por hoyos menos profundos que los que separan a las cadenas... De hecho, el nicho ecológico ocupado por la especie león está relativamente más próximo al ocupado por el tigre, el puma y el leopardo, que al ocupado por el lobo, el coyote o el chacal. Esto quiere decir que en la imagen de Th. Dobzhansky, los picos adaptativos de los felinos forman una "cadena" de picos distinta (y por lo tanto separada por una fosa) de la de los cánidos. Del mismo modo, la cadena de picos de los cánidos, de los úrsidos, de los mustélidos, etc., forman conjuntamente la cadena de picos adaptativos de los carnívoros, separada a su vez por profundas fosas de la cadena de los picos adaptativos de los roedores, de los ungulados, de los quirópteros, de los primates, etc. Estas cadenas de picos adaptativos constituyen, de hecho, el sistema de picos adaptativos de los mamíferos, el cual es biológica y ecológicamente distinto del sistema adaptativo de las aves, de los reptiles, etc.

Para Th. Dobzhansky, la naturaleza jerárquica de la clasificación de las especies refleja, por tanto, la gama de nichos adaptativos. En el marco conceptual sintético, la misma teoría del cambio genético (mutaciones y tría por la selección natural) explica, por un lado, la

⁽²⁾ Th Dobzhansky. *Genetics and the origin of species*, p. 9-10 3ª. edición, Columbia University Press, 1951.

transformación progresiva de una especie ancestral en una nueva especie, adaptada a un nuevo medio; por otro, la aparición de especies cada vez más diferenciadas, formando categorías taxonómicas de rango cada vez más elevado.

Así, desde mi punto de vista, la síntesis es una explicación elegante, simple y extremadamente reduccionista en su esencia: reduce todos los aspectos de la evolución a aquéllos encontrados en las poblaciones de moscas drosofilas estudiadas en el laboratorio. En realidad, la macroevolución es concebida en este marco como microevolución sostenida durante millares o millones de años. Las modificaciones de gran amplitud que se observan al recorrer la escala de las especies no serían más que el resultado de la acumulación de pequeñas modificaciones a lo largo de los períodos geológicos, que conducirían a diversificar enormemente las adaptaciones de los organismos a los diferentes ambientes.

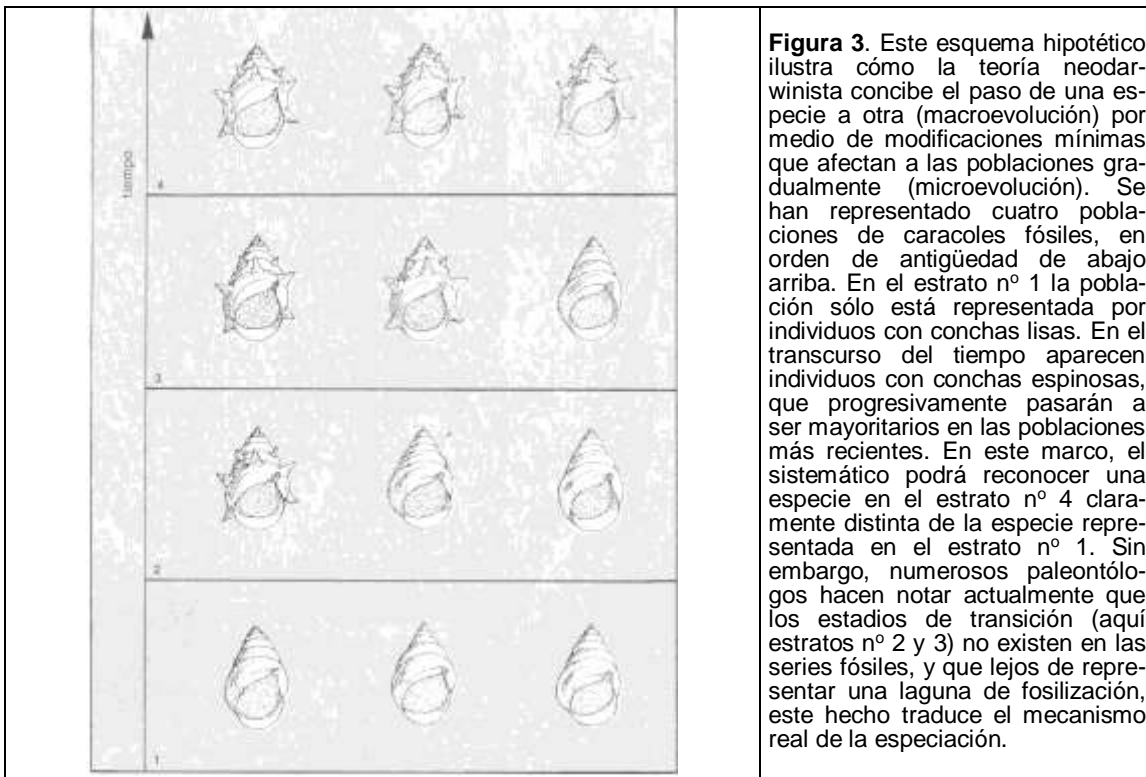
Precisamente, es esta concepción reduccionista de la teoría sintética la que ha sido cuestionada en los últimos años. Veamos cómo actualmente está viendo la luz una concepción, en cuya virtud la evolución actúa a más de un nivel fenomenológico. Según esta nueva concepción, los mecanismos que cambian la composición genética de las poblaciones no son los mismos que rigen en la macroevolución. (De hecho, algunas ideas modernas relativas a la macroevolución habían sido expuestas ya en los años 1940, es decir, en el momento en que se estaba fundando la teoría sintética).

Tal como ha recordado recientemente el biólogo norteamericano W.J. Bock,⁽³⁾ la concepción reduccionista de que la macroevolución es simplemente la microevolución mantenida durante largos períodos geológicos implica una concepción muy particular de la naturaleza de las especies. En sentido reduccionista, si la evolución que engendra las familias, los órdenes, la clases, etc., no es de naturaleza distinta de la evolución que modifica los caracteres adaptativos en el seno de las poblaciones, es debido al hecho de que ambas actúan sobre las mismas entidades biológicas de base: las poblaciones. Las poblaciones pueden ser reconocidas como diferentes en todo momento, y, sin embargo, a medida que pasa el tiempo, una población inicial cambia, se transforma progresivamente. Si ha transcurrido un tiempo suficiente, los cambios se habrán acumulado de tal modo que un sistemático (o un paleontólogo, para las especies fósiles) diagnosticará una nueva especie. Por ejemplo, una especie de caracol fósil estará representada inicialmente por poblaciones de conchas lisas en las capas geológicas más antiguas; después, remontándose a través de los estratos, el paleontólogo encontrará en el mismo lugar poblaciones de conchas con idéntica forma pero provistas de espinas (fig. 3). Entonces dirá que la población inicial se habrá transformado en una nueva población, a la que otorgará la denominación de una nueva especie.

La teoría sintética predice que, si las series de fósiles estuviesen conservadas en su totalidad, se podría seguir in situ la transformación de las poblaciones, de modo que se podrían reconocer especies cada vez más alejadas por sus caracteres de la especie inicial. Dicho de otro modo, en una serie de fósiles perfecta, el paleontólogo estaría en condiciones de designar especies, géneros, familias, órdenes... distintos. Ahora bien, es cierto que para todos los biólogos, las entidades utilizadas por los sistemáticos, tales como géneros, familias, órdenes, clases... son categorías "abstractas", creadas por aquellos para permitirles clasificar las especies según un orden lógico de proximidad. Pero, en el marco del razonamiento reduccionista sobre la macroevolución, las propias especies son también consideradas como categorías de clasificación. Según este razonamiento, la evolución produce un cambio continuo, una transformación continua de las poblaciones, y los taxonomistas no hacen más que subdividir abstractamente este flujo continuo de manera arbitraria y hasta caprichosa. En teoría, para el taxonomista neodarwinista, si una estirpe cambia de un estadio A hacia un esta-

⁽³⁾ W.J. Bock, *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 13, 20, 1979.

dio B de tal modo que muestras de A y de B parecen tan diferentes como dos especies contemporáneas, pongamos el león y el tigre por ejemplo, entonces tiene derecho a delimitar en la stirpe evolutiva dos especies A y B. A poco que la stirpe sufra todavía nuevos cambios, que la lleven de un estadio C a un estadio D, estará posiblemente en condiciones de reconocer cuatro especies reagrupadas en dos géneros: un género 1 con las especies A y B y un género 2 con las especies C y D. Esta concepción es consecuencia lógica de la opinión de que a todos los cambios evolutivos cabe una simple función adaptativa en el seno de las poblaciones, a través de las generaciones.



Pero, en oposición radical a esta concepción “abstracta” de la especie, figura una concepción “naturalista”, según la cual las especies son entidades biológicas reales. En realidad, esta concepción es muy antigua, muy anterior al neodarwinismo e incluso a Darwin: era conocida por los primeros naturalistas del siglo XVIII. Como prueba de la realidad objetiva de la especie se cita a menudo la siguiente observación realizada por los etnólogos: indígenas de Nueva Guinea, completamente ignorantes de la biología moderna, reconocían en su isla unas “clases” de animales y de plantas exactamente idénticas a las especies reconocidas por los sistemáticos.

Pero los naturalistas del siglo XVIII, aunque habían reconocido bien la noción de especie como entidad real y discreta (bien delimitada), también veían a las especies como entidades inmutables. Darwin se levantó precisamente contra esta fijeza de las especies. Y para establecer la noción de la evolución de las especies, llegó a negar que la especie estuviera delimitada de manera discontinua en la escala del tiempo. Esto volvía a negar la especie como entidad biológica real (y explica que Darwin, como a menudo se ha recordado irónicamente, se hubiese ocupado ampliamente en su libro *El origen de las especies* del modo en que éstas se transforman, pero no dijese nada acerca de su origen, es decir, sobre el

mecanismo de su aparición: si las especies no existen ¡no hay necesidad de explicar su origen!).

La evolución por equilibrios intermitentes

La concepción de Darwin con respecto a la especie ha sido tomada de nuevo por los artífices de la teoría sintética. Ernst Mayr, desde 1942 principal defensor de la teoría de la especiación, en el seno de los partidarios de la teoría sintética fue ambiguo. Por un lado, ha reconocido que las especies son entidades objetivas, ya que ha reconocido la necesidad de una teoría particular para explicar el nacimiento de las mismas (es el modelo de la población fundadora, en el cual un pequeño contingente de individuos de una especie dada se separa por azar de la población madre y, al colonizar un nuevo ambiente, sufre una profunda transformación de su patrimonio genético, que da lugar al nacimiento de una nueva especie). Pero, por otro lado, ha defendido la noción darwinista de la transformación permanente y continua de las poblaciones, noción que vuelve a considerar la especie como categoría abstracta de clasificación.

En el último decenio ha reaparecido la idea de que la especie es una entidad biológica real. El biólogo norteamericano Michael Ghiselin o el filósofo David Hull, por ejemplo, han sostenido dicho punto de vista; en su opinión, las especies tienen una existencia distinta, en el sentido de que a cada una cabe un papel particular en la economía de la naturaleza. Además, son entidades individuales ya que, como ocurre con todo individuo, tienen un origen, una historia y un final.

La misma concepción de especie como entidad individual se impuso a Stephen Jay Gould y a mí mismo cuando, a principios de los años 1970, desarrollamos la noción de evolución por equilibrios intermitentes (*punctuated equilibria*),⁽⁴⁾ idea basada en la observación simple, conocida desde hace tiempo por los paleontólogos, de que cada especie nueva aparece bruscamente en las series fósiles, y después persiste sin cambios durante largos períodos (5 a 10 millones-de años o incluso más). Luego, una especie dada es remplazada de pronto, sin transición, por otra. Por consiguiente, la evolución de las especies se presenta en las series fósiles como largas fases en las que aquéllas permanecen estabilizadas durante mucho tiempo, fases que son interrumpidas puntualmente por bruscos episodios en los que nuevas especies remplazan a las antiguas.

Esta permanencia y esta estabilidad de las especies, una vez que han aparecido, se oponen al modelo neo-darwinista clásico, en virtud del cual los cambios mínimos modifican constante y gradualmente a las poblaciones representativas de la especie (según este modelo, por ejemplo, una especie de caracol de concha lisa se transformaría en una especie de conchas adornadas con espinas, por invasión progresiva en la población de los individuos provistos de éstas). Además, esta evolución por equilibrios intermitentes sostiene convincentemente la idea de que cada especie es una entidad individual, delimitada en el tiempo por un origen, una historia y un final.

La especie: una comunidad de reproducción

La noción de especie como entidad individual delimitada en el tiempo y en el espacio viene corroborada por argumentos genéticos: una especie es una comunidad de reproducción, sexualmente aislada de las otras comunidades reproductivas que forman las otras especies (es la definición biológica de especie de Ernst Mayr). Esto quiere decir que habitualmente un

⁽⁴⁾ N. Eldredge, *Evolution*, 25,156.1971; N. Eldredge, S.J. Gould, in T.J.M. Schopf (ed.), *Models in Paleobiology*, Freeman, 1972; S.J. Gould, N. Eldredge, *Paleobiology*, 3,115, 1977

individuo de una especie sólo se acopla con otro individuo de la misma especie. Precisamente, es la trama de cruzamientos en el seno de la comunidad reproductiva la que asegura a la especie su estabilidad en el espacio y en el tiempo. La aparición de una nueva especie a partir de otra preexistente consiste, de hecho, en la formación de dos comunidades reproductoras donde anteriormente había sólo una. Es un proceso de escisión análogo al que tiene lugar cuando un paramecio se divide en dos dando lugar a dos individuos Paramecio, donde antes había sólo uno (esta comparación de la especie con el paramecio subraya una vez más el carácter de individualidad de la misma. Resulta notable el hecho de que esta comparación haya sido utilizada por el propio Ernst Mayr, lo que subraya de nuevo la ambigüedad de sus concepciones acerca de la especie).

Y de este modo llegamos al punto crucial, ignorado generalmente por los artífices de la teoría sintética: sí la selección natural produce el efecto de cambiar los caracteres adaptativos de las especies, no es ella la que crea las comunidades reproductivas nuevas. Dicho de otro modo, la constitución del aislamiento reproductivo de una población de organismos en relación con una comunidad reproductiva inicial no representa una adaptación. Se trata de un acontecimiento debido al azar; y puede ser, por ejemplo, consecuencia de un cambio del ambiente físico de una especie, cambio que fragmenta la distribución .continua anterior de la misma. Así, cuando se erigió el istmo de Panamá, separando el Caribe del Océano Pacífico, una especie de moluscos marinos, por ejemplo, se vio fragmentada, de hecho, en dos comunidades reproductoras, una a cada lado del istmo: desde entonces sus destinos podían hacerse independientes y, sobre todo, bajo la acción de la selección natural, podían adquirir adaptaciones distintas, en sus respectivos ambientes.

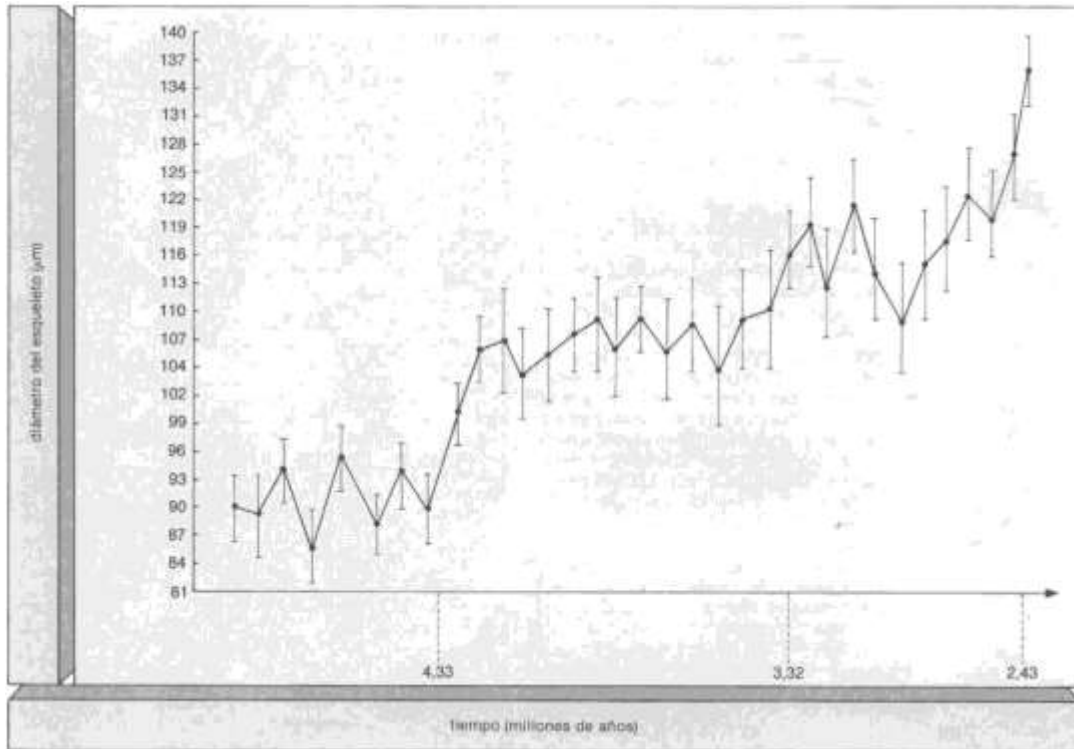
Actualmente existen numerosas teorías de la especiación (génesis de las especies), en las que el origen del aislamiento reproductivo es considerado por sí mismo, a diferencia de la clásica modificación adaptativa de las poblaciones vía selección natural. Por ejemplo, el citogenetista M.J.D. White ha demostrado que una especie puede aparecer por modificación brusca de los cromosomas, lo que crea una barrera de esterilidad inmediata entre los individuos portadores de la modificación cromosómica y los que no la poseen. Tampoco en este caso representa el aislamiento sexual una adaptación, y no está promovido por la selección natural. En resumen, dejando aparte los detalles, las teorías modernas de la especiación (*Mundo Científico*, nº 12, marzo 1982) admiten que la selección natural no crea las especies, en el sentido de que no interviene en la creación de dos comunidades reproductoras a partir de una.

Las consecuencias de esta conclusión son realmente de gran alcance, ya que ahora tenemos una teoría del cambio genético y una teoría del origen de las especies nuevas, ambas relacionadas, pero no idénticas; la primera trata de la modificación de las adaptaciones de las especies; la segunda, de la sucesión de las especies, sucesión que engendra los géneros, las familias, los órdenes... existentes en la actualidad o que hayan existido en el pasado. Darwin había definido la evolución como una "descendencia con modificación". La teoría sintética, con su aproximación reduccionista, había confundido modificación y descendencia. En este marco, la modificación (las adaptaciones) de las especies se había convertido en el único tema de interés, considerándose a la descendencia como una simple consecuencia de la modificación. Ahora estamos en condiciones de ver que "descendencia" y "modificación" son dos aspectos distintos en la teoría evolutiva.

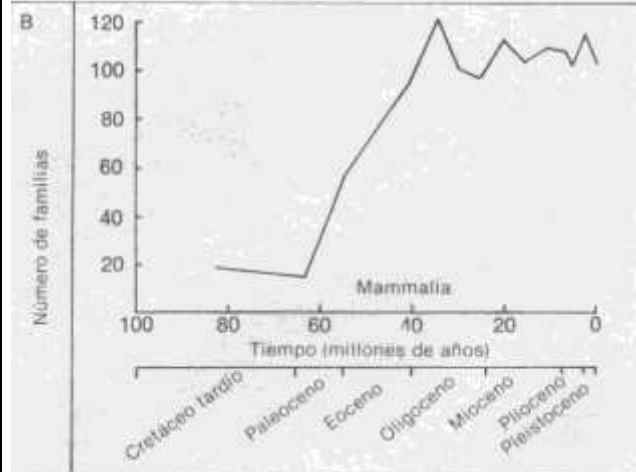
Admitido esto, la cuestión que se plantea es saber cuál es el cambio que supone en la explicación de la evolución de las especies. Pues son muchas las cosas que cambian. Consideremos, por ejemplo, el problema de la tasa evolutiva. Observando las series de fósiles, los paleontólogos están en condiciones de apreciar las velocidades de evolución de ciertos caracteres en las estirpes evolutivas, por ejemplo, la velocidad con que ha aumentado la altura de la corona dentaria en la estirpe de los antepasados del caballo, la de ornamentación

Figura 4. Los paleontólogos utilizan diversos métodos cuantitativos para medir las tasas evolutivas o las tasas taxonómicas en las diferentes líneas.

A



A. Este diagrama ilustra la tasa evolutiva de un carácter en una especie de protozoo radiolario: se trata de un animalículo unicelular dotado de una especie de esqueleto silíceo esférico. El carácter cuya evolución en el curso del tiempo ha sido seguida aquí es precisamente el diámetro del esqueleto. (Procede señalar que esta evolución se realiza según el modelo de los equilibrios intermitentes: dos estadios de larga duración son claramente visibles en la dimensión del esqueleto, y la transición entre los dos es brutal.) (Según D. E. Kellog.)



B. La determinación de las tasas taxonómicas permite apreciar la intensidad de las tasas de especiación en una línea dada. Al efecto, cabe representar gráficamente el número de categorías taxonómicas de un nivel dado que aparecen en función del tiempo. Aquí se ha considerado el caso de la clase de los mamíferos y se ha tomado el número de familias aparecidas desde el cretáceo tardío hasta la actualidad. (Según J. A. Lillegraven.)

Si la teoría neodarwinista fuese exacta, en una línea debería haber correlación exacta entre las tasas evolutivas de los caracteres y las tasas taxonómicas, lo cual dista de suceder.

creciente de una determinada concha, o hasta la de aumento del diámetro del caparazón silíceo de un protozoo radiolario (fig. 4A). También les cabe apreciar la tasa taxonómica, es decir, la velocidad de aparición de nuevas especies, de nuevos géneros, de nuevas familias, etc., por unidades de tiempo geológico (fig. 4B). Según la teoría sintética, la tasa evolutiva de los caracteres debería ser exactamente superponible a la taxonómica, ya que según esta teoría la aparición de nuevas especies es simplemente consecuencia de los cambios adaptativos. Pero si la especiación es un fenómeno distinto del cambio adaptativo, como sostengo junto con otros biólogos, las tasas evolutivas de los caracteres y las tasas taxonómicas no estarán entonces estrechamente correlacionadas. Así, se sabe de estirpes donde se produce una notable especiación. Ahora bien, en algunas de estas líneas, las numerosas especies nuevas difieren poco entre sí morfológicamente (baja tasa de evolución de los caracteres morfológicos). Éste es el caso, por ejemplo, de la estirpe del gobio (un pez de agua dulce) del Oeste de América. Por contra, otras estirpes, con abundante especiación, pueden presentar tasas elevadas de cambio morfológico: éste es el caso de los peces cíclidos de los grandes lagos del Este africano, del género *Haplochromis* (fig. 5). Pero lo contrario también es cierto: estirpes con poca especiación pueden presentar, no obstante, una gran variación anatómica (caso del pez americano *Sunfish*) o, por el contrario, muy pocas variaciones morfológicas (caso de los límulus, familia de artrópodos existente desde principios de la Era secundaria, que nunca ha comprendido muchas especies).

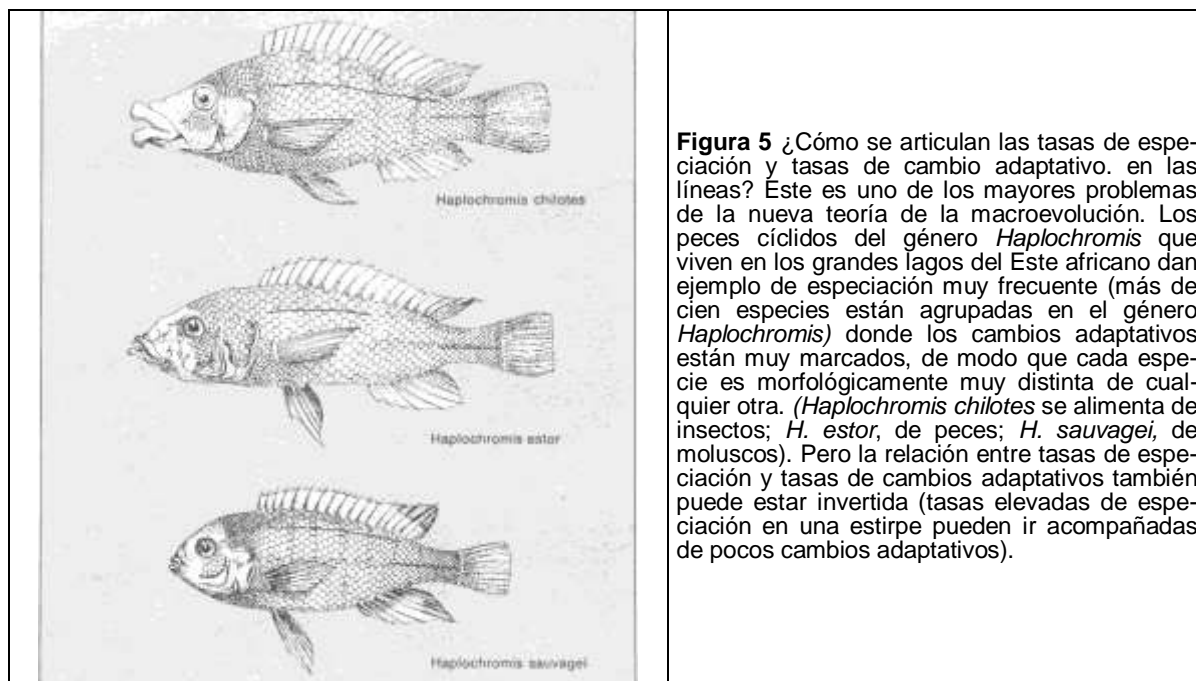


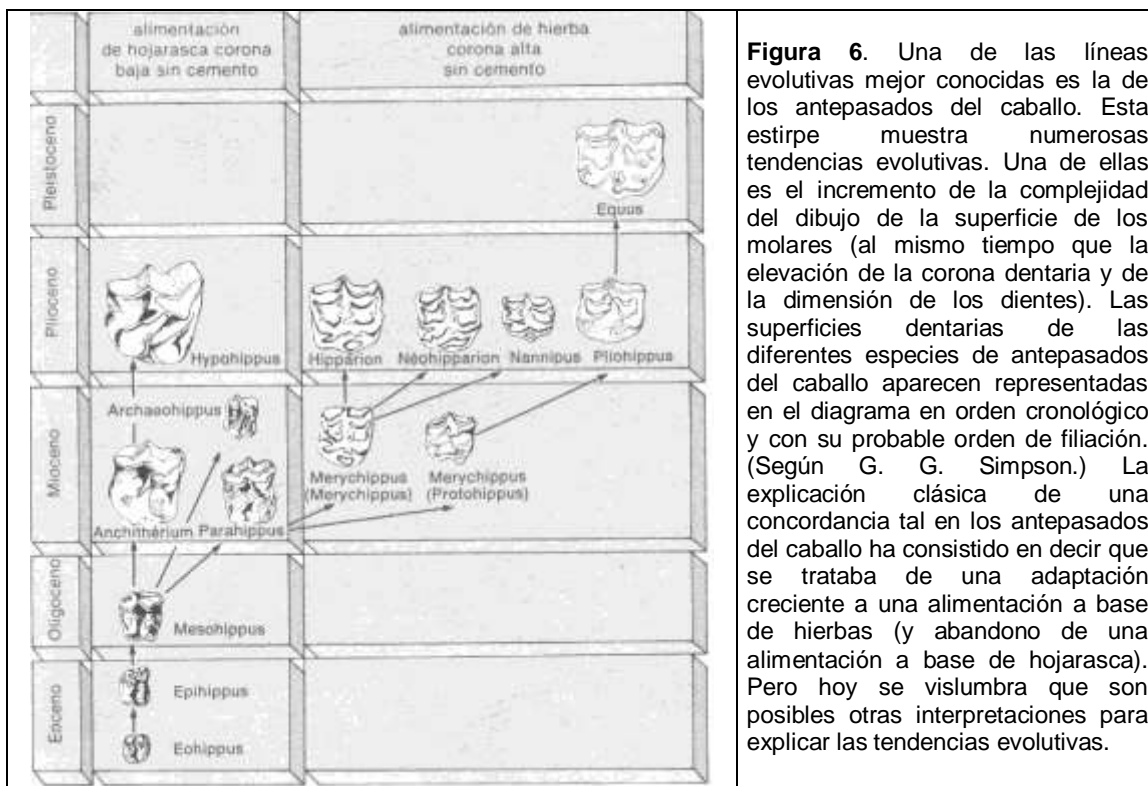
Figura 5 ¿Cómo se articulan las tasas de especiación y tasas de cambio adaptativo en las líneas? Éste es uno de los mayores problemas de la nueva teoría de la macroevolución. Los peces cíclidos del género *Haplochromis* que viven en los grandes lagos del Este africano dan ejemplo de especiación muy frecuente (más de cien especies están agrupadas en el género *Haplochromis*) donde los cambios adaptativos están muy marcados, de modo que cada especie es morfológicamente muy distinta de cualquier otra. (*Haplochromis chilotes* se alimenta de insectos; *H. estor*, de peces; *H. sauvagei*, de moluscos). Pero la relación entre tasas de especiación y tasas de cambios adaptativos también puede estar invertida (tasas elevadas de especiación en una estirpe pueden ir acompañadas de pocos cambios adaptativos).

El desacoplamiento de la micro y de la macroevolución

Queda claro, por consiguiente, que el proceso de la especiación y el del cambio adaptativo están "desacoplados" (tomando la expresión del paleontólogo norteamericano S.M. Stanley). Esta es una noción del todo básica para quienes en el momento actual intentan explicar la macroevolución de un modo distinto al marco clásico de la teoría sintética. Efectivamente, si las especies constituyen entidades objetivas, y si la especiación es un proceso que considerar

como tal en la teoría evolutiva, el problema de la génesis de los grupos taxonómicos de elevado rango se plantea entonces de modo distinto: ahora se trata de explicar cómo las estirpes con elevada o baja tasa de especiación pueden presentar cambios rápidos o lentos de los caracteres. Se trata de saber cómo se combinan las secuencias de especiación y las secuencias de cambios adaptativos para producir en las estirpes evolutivas los fenómenos característicos de la macroevolución, por ejemplo, las radiaciones adaptativas: se trata de la observación en las series de fósiles de la proliferación rápida de especies a partir de un grupo ancestral, junto con su diferenciación cada vez más pronunciada, y de la invasión de nichos ecológicos muy variados. Los mamíferos, por ejemplo, han realizado una modificación adaptativa al inicio de la Era terciaria: en menos de 30 millones de años habían aparecido todos los órdenes de mamíferos conocidos en la actualidad, colonizando ambientes extraordinariamente variados: aire (murciélagos); mar (cetáceos); tierras desérticas o polares, etc.

Un fenómeno que se observa frecuentemente en la macroevolución permite ver cómo, en algunos casos, pueden combinarse secuencias de especiación y secuencias de cambios adaptativos: se trata de las tendencias evolutivas. Por ejemplo, en la línea de los antepasados del caballo, el número de dedos de las patas se va reduciendo constantemente (de cinco en los antepasados más lejanos, pasa a tres en los antepasados intermedios y a uno en el caballo moderno). Por otra parte, y continuando en esta estirpe, la corona de los dientes se hace cada vez más alta, y el dibujo de la superficie dentaria cada vez más complejo (fig. 6). La explicación

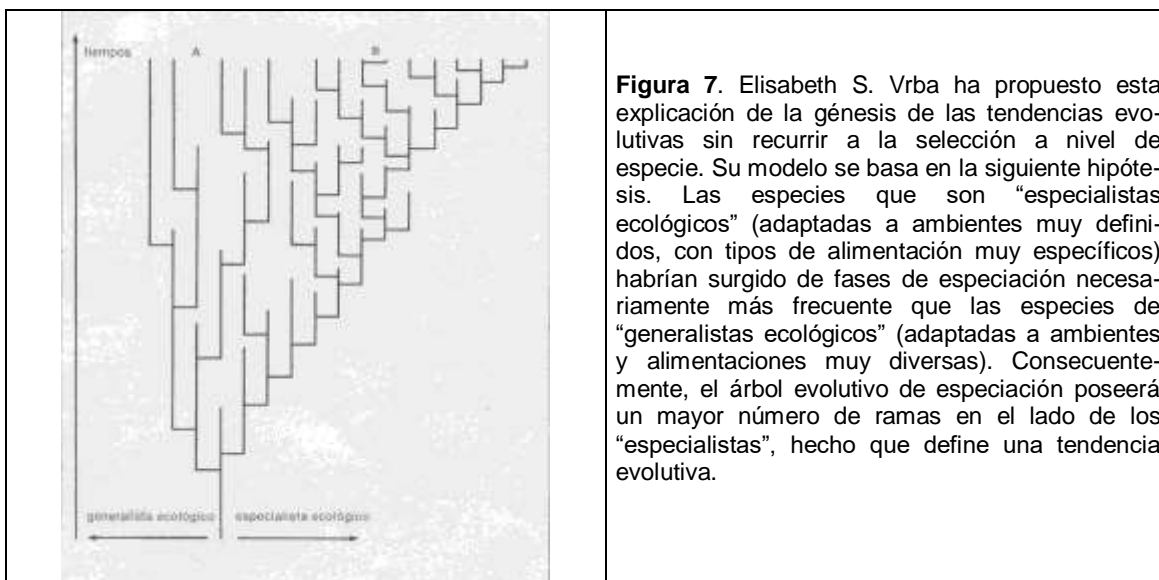


clásica, adelantada por G.G. Simpson, ha sido la de que los antepasados del caballo han pasado de un medio forestal a un medio abierto y que se han adaptado progresivamente a la carrera (reducción del número de dedos) y a alimentarse de hierba (y no de hojarasca). La idea de Simpson era que la selección natural en el seno de las poblaciones de los Équidos ancestrales imponía una dirección a los cambios adaptativos en el seno de una especie y entre

especies. Dicho de otro modo, la sustitución progresiva de individuos con coronas dentarias poco complejas (adaptación progresiva a una alimentación a base de hierbas) en el seno de las poblaciones se produciría de modo continuo, desde las especies más antiguas hasta las especies más recientes. Esto es lo que explicaría, según Simpson, que las especies más recientes tengan forzosamente las coronas dentarias más complejas. En este razonamiento resulta evidente la idea de que los cambios microevolutivos se acumulan para producir los cambios macroevolutivos, o dicho de otro modo, que las tendencias evolutivas son simple consecuencia de una selección en el seno de las poblaciones. En realidad, en numerosos casos las series fósiles no muestran ninguna tendencia evolutiva *en el seno* de las poblaciones de una especie dada (es el fenómeno de la estasis evolutiva). Por contra, a menudo se observa una tendencia evolutiva cuando se pasa *de una especie a otra*. Por lo tanto, aquí falla el argumento reduccionista según el cual la macroevolución no es sino consecuencia de la microevolución.

Una selección a nivel de especie

En 1972, S.J. Gould y yo mismo propusimos la idea de que en el momento en que una especie va a ser remplazada por otra en la línea evolutiva, varias especies-hijas nuevas son candidatas a la sucesión. Cada una de ellas posee las adaptaciones particulares a ambientes distintos y estas adaptaciones no están “orientadas” en relación con una determinada tendencia evolutiva, sino distribuidas al azar. Sin embargo, si un ambiente dado resulta más favorable a la expansión de una especie particular dotada de la correspondiente adaptación, una única especie persistirá duraderamente, mientras que las otras se extinguirán rápidamente. Si este proceso se repite en cada nueva etapa de especiación, y sí es siempre el mismo tipo de ambiente el que se revela como más favorable a la expansión de una especie (y por tanto a la persistencia de una adaptación particular), el paleontólogo observará, entonces, una tendencia evolutiva en la sucesión de las especies de la estirpe (fig. 7). Habrá ocurrido una selección a nivel de especie -como ha dicho S.M. Stanley⁽⁵⁾- un éxito diferencial de las especies recientemente creadas en cada etapa de especiación.



⁽⁵⁾ S.M. Stanley, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 72, 646, 1975

E, incluso si no hay tendencia alguna en el seno de la estirpe, la tendencia evolutiva se producirá en la secuencia de sucesión. Parece ser que esto es lo que ocurrió a propósito del incremento del volumen del cerebro en la estirpe humana. Cuando se pasa de *Australopithecus* a *Homo habilis*, después a *Homo erectus* y luego a *Homo sapiens*, se produce un aumento constante del volumen de la caja craneana (véase *La Recherche*, marzo 1980); y, sin embargo, no se observa ninguna tendencia a este aumento en *el interior* de cada una de las especies.

Hay que advertir que en el modelo de selección a nivel de especie se postula explícitamente que las nuevas especies aparecen provistas de adaptación "al azar" en relación con la tendencia evolutiva que prevalecerá finalmente. Por consiguiente, las especies desempeñan aquí el mismo papel que cabe a las mutaciones de genes en el proceso de selección natural de las nuevas adaptaciones en el seno de las poblaciones: al igual que ellas, aparecen "al azar" con respecto a la dirección de la selección (hay que observar también que esta analogía entre especiación al azar y mutación al azar había sido propuesta en primer lugar por el genetista Sewall Wright en 1967,⁽⁶⁾ reconocido como uno de los fundadores de la teoría matemática de la genética de poblaciones utilizada en la síntesis moderna).

En la evolución hay múltiples niveles

Durante los últimos cinco años ha habido otros intentos de explicar el modo en que se articulan las secuencias de especiación y las secuencias de cambios adaptativos para crear los fenómenos observados en macroevolución. ¿Qué relación hay entre especiación y cambio adaptativo? He emitido la hipótesis de que en algunos casos, las estrategias de explotación del nicho ecológico podrían explicarla. Hay especies, como los peces cíclidos del género *Tilapia* que viven en los grandes lagos del Este de África, que son generalistas ecológicos: los peces del género *Tilapia* viven en condiciones ambientales muy variadas y son omnívoros, se alimentan de toda clase de presas de tamaño muy pequeño sin importar cuál sea su naturaleza. Este género de peces comprende un número muy pequeño de especies que, por otra parte, difieren poco morfológicamente; por el contrario, los peces cíclidos del género *Haplochromis*, que también viven en los grandes lagos africanos, en condiciones ambientales muy definidas, tienen regímenes alimentarios muy especializados (unos se alimentan de insectos; otros de peces; incluso otros de moluscos...) (fig. 5). Son "ecologistas especializados". Este género comprende más de cien especies que difieren mucho, además, por sus adaptaciones y morfologías. Por tanto, parece verosímil que las estirpes de "generalistas ecológicos" tienen tendencia a realizar menos fases de especiación y menos cambios adaptativos que los especialistas ecológicos. La paleontóloga surafricana E.S. Vrba, del Transvaal Museum, ha emitido a su vez la idea, sobre la misma base de la pobreza o de la amplitud del nicho de las especies, de que ello podría explicar cómo se forman las tendencias evolutivas en macroevolución.⁽⁷⁾ Sí se admite, dice ella, que las "especies especialistas" han surgido de fases de especiación más frecuentes que las especies "generalistas", el árbol evolutivo se inclinará entonces por su peso mayor (fig. 8).

Por ejemplo, quizá los antepasados del caballo con corona dentaría más alta han prevalecido finalmente sobre los de corona baja porque han dado lugar con mayor frecuencia a episodios de especiación debido a su carácter de "especialistas ecológicos". No ha lugar aquí para preguntarse si los antepasados del caballo con corona dentaría alta eran superiores adaptativamente a los de corona baja: en el modelo presentado por E.S. Vrba no hay necesidad de recurrir al concepto de selección a nivel de especie, por lo tanto, hay actualmente

⁽⁶⁾ Wright, in P.S. Moorhead, M.M. Kaplan (eds.), *Mathematical challenges to the neo-darwinian theory of evolution*, Wistar Inst. Symp., 5, 117, 1967.

⁽⁷⁾ E.S. Vrba, *South African Journal of Science*, 72, 61, 1960.

toda una serie de hipótesis diversas sobre los mecanismos de la macroevolución. Es pronto todavía para saber cuáles prevalecerán. Lo que parece seguro, por contra, es que la visión de la especie como entidad individual objetiva, bien delimitada en el espacio y en el tiempo, rompe la continuidad teórica contemplada por la teoría sintética entre los cambios en el seno de las especies y los cambios de una especie a otra. La macroevolución aparece más como una cuestión de redistribución en la gama de las especies en el seno de las estirpes evolutivas que como consecuencia del cambio adaptativo gradual. De donde, que haya como mínimo dos niveles semiindependientes en la evolución de las especies: la macroevolución y la microevolución. Pero hay más. Por ejemplo, un nivel más elevado aún que la macroevolución: es en él donde se realizan la proliferación o la extinción de varias estirpes evolutivas independientes (como, por ejemplo, la proliferación simultánea de los ammonites y de los reptiles al inicio de la Era secundaria y su extinción simultánea al final de la misma).

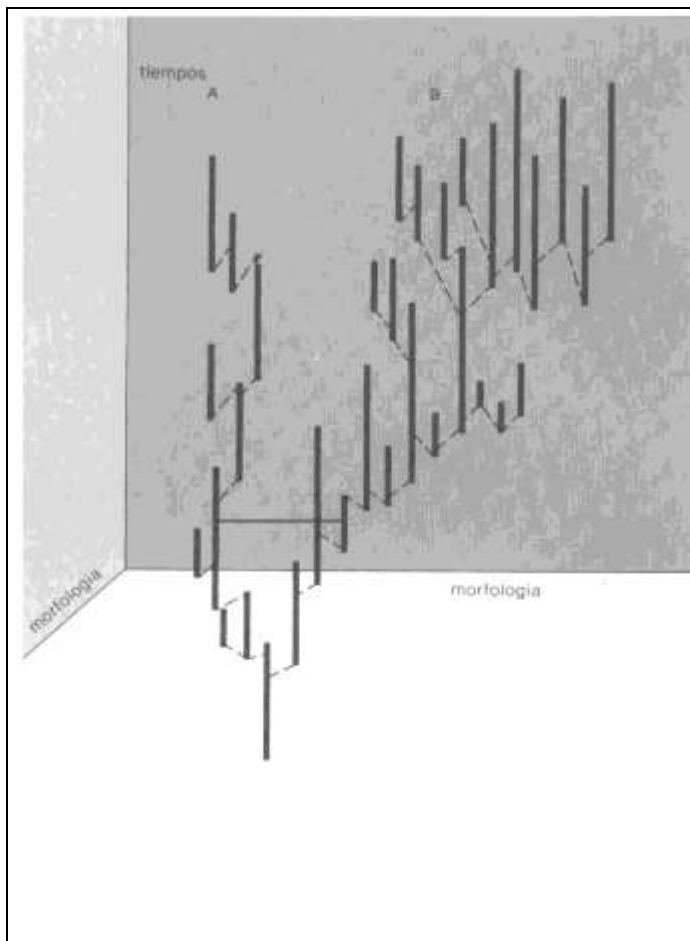


Figura 8 Para explicar la existencia de las tendencias evolutivas de las estirpes, S.J. Gould y yo mismo hemos propuesto la idea de un éxito diferencial de las fases de especiación (selección a nivel de las especies según S. M. Stanley). Esta idea se concreta en el gráfico, en el que cada especie está representada por una raya, de longitud proporcional a la duración comprendida entre su nacimiento y su extinción. Además del eje del tiempo, se han representado dos ejes para la evolución de las especies, uno para la inflexión de los caracteres morfológicos hacia la izquierda y otro hacia la derecha. Cada especie es morfológicamente estable durante toda la duración de su existencia, de ahí el carácter vertical del trazo que la representa. Cada especie da lugar a la aparición de una especie hija por una fase de especiación indicada por trazos discontinuos. En este gráfico, una especie ancestral ocupa la base de las líneas evolutivas (A) y (B). La línea A no presenta ninguna inflexión neta (o una inflexión muy débil) de los caracteres morfológicos después de nueve fases de especiación. La línea B presenta una tendencia evolutiva en el sentido de que los caracteres morfológicos están cada vez más desviados hacia la derecha: las fases de especiación se realizan mayoritariamente hacia la derecha. De este modo, puede haber tendencias evolutivas en las líneas aunque cada especie en particular sea estable.

Fenómenos de este género son bien conocidos por los paleontólogos, pero hasta el momento, la teoría sintética no los explicaba del todo o, por lo menos, estaba mal equipada para explicarlos. La nueva forma de ver la macroevolución debería posibilitar un mejor enfoque de estos fenómenos.

Cabe reconocer aún otro nivel de la evolución, que opera a una coifa inferior a la poblacional: el de la biología del desarrollo a nivel de individuo (se trata de ver cómo las vías del desarrollo son modificadas de manera que las estructuras adultas muestren cambios

evolutivos: por ejemplo, el bebé chimpancé tiene una morfología facial mucho más parecida a la humana de lo que lo es la del chimpancé adulto).

Por consiguiente, lo que importa reconocer es que hay numerosos niveles de evolución semiindependientes, cada uno de los cuales posee su propia categoría de fenómenos; y éstos deben ser explicados por sí mismos, no se debe intentar reducirlos a los términos de los niveles subyacentes.

Las anteriores tentativas para distinguir la macro de la microevolución, como las de Goldschmidt (véase cuadro-apéndice), habían sido en forma de alternativa a la teoría del cambio adaptativo, pero esta alternativa continuaba siendo reduccionista. La verdadera y reciente novedad, que no tiene equivalente en las discusiones que se han sucedido en estos últimos cincuenta años, es como hemos visto, el concepto de una evolución que se desarrolla de manera compleja en varios niveles semiindependientes.

Desde el momento en que las investigaciones recientes en macroevolución han puesto el acento sobre la noción de especie y sobre la importancia de las categorías jerárquicas de nivel superior estimo que, por fin, la teoría de la evolución va a poder explicar mejor el origen de la diversidad del mundo viviente. ■

Para más información:

■ W. J. Bock, "The synthetic explanation of macroevolutionary change. A reductionistic approach", en J. H. Schwartz, H. B. Rollins (eds.), *Models and methodologies in evolutionary theory*, Bull. Carnegie Mus. Natural History, p. 20, 1979. Argumentación sólida (pero técnica) en favor de las opiniones reduccionistas de la "síntesis moderna", sobre el tema de la macroevolución.

■ N. Eldredge, J. Cracraft, *Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Method and theory in comparative biology*, Columbia University Press, 1980. Este libro examina desde un punto de vista técnico y crítico la estructura reduccionista de la teoría de la macroevolución en la "síntesis moderna" y desarrolla las nuevas concepciones sobre la macroevolución, esbozadas en el presente artículo.

■ E. Mayr, W. B. Provine (eds.), *The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*, Harvard University Press, 1980. Este libro, que reúne las contribuciones de numerosos autores, presenta la historia de la fundación de la teoría sintética de la evolución, abundando en ella con gran detalle.

■ S. M. Stanley, *"The new evolutionary timetable"*, Basic Books, 1981. Obra de divulgación que desarrolla de manera exhaustiva las ideas del autor en favor del modelo de evolución por equilibrios intermitentes.

■ N. Eldredge, I. Tattersall, *"The myths of human evolution"*, Columbia University Press, de aparición en septiembre 1982. Libro que acomete contra el mito de la evolución lenta y gradual, y examina cómo el modelo de los equilibrios intermitentes explica la evolución humana.

■ Las revistas *Evolution* y *Paleobiology*, sobre todo esta última, han publicado artículos a favor o en contra de la visión reduccionista de la teoría sintética en materia de macroevolución, así como también artículos a favor de los nuevos enfoques de la macroevolución.

Apéndice - Los precursores de las ideas modernas sobre la macroevolución

■ En los años 1940, mientras se estaba fundando la síntesis moderna o teoría neodarwinista de la evolución, se avanzaban algunas ideas que rompían con la doctrina neodarwinista de la continuidad perfecta entre micro y macroevolución.

Así, el genetista alemán Richard Goldschmidt (que luego emigró a Estados Unidos) había pasado la mayor parte de su carrera estudiando la variación geográfica de la especie de mariposa denominada *Lymantria*. En 1940 llegó a la conclusión de que los tipos de variaciones genéticas y fenotípicas que se hallaban en el seno de las especies no son de la misma naturaleza que las diferencias que separan a las especies⁽⁸⁾. Se trataba de una observación extraordinariamente interesante, que hasta hoy no se ha empezado a apreciar plenamente. La conclusión de Goldschmidt fue que el mecanismo de la microevolución, en el que la selección natural actúa sobre la gama de las variaciones presentes en el seno de las poblaciones, no es el que gobierna la macroevolución. A Goldschmidt le pareció que las mutaciones ordinarias, tales como las halladas habitualmente en las poblaciones de *Drosophila*, son demasiado pequeñas para trascender. Por ello propuso la hipótesis de que hay macromutaciones, es decir, mutaciones de efectos instantáneos considerables sobre los individuos. Los artífices de la síntesis objetaron con razón, en aquella época, que de tales "monstruos con futuro" hipotéticos, que carecían de pareja con que acoplarse, difícilmente podía esperarse que llevaran a parte alguna en el seno del proceso evolutivo. Subrayaron que Goldschmidt no podía explicar así, con su teoría, el nacimiento de las nuevas especies, ya que éstas suponen la formación de nuevas comunidades reproductivas. Desacreditada y objeto de burla por los campeones de la síntesis, la noción de macromutación sostenida en aquella época por Goldschmidt es muy parecida, sin embargo, a la que proponen en la actualidad los genetistas acerca de las mutaciones que afectan a los sistemas de regulación genética (una pequeña mutación en estos sistemas puede teóricamente tener efectos enormes sobre el fenotipo del adulto totalmente formado). Y, ciertamente, la observación de Goldschmidt en el sentido de que los tipos de variación hallados en el seno de las especies parecen ser distintos de los que separan a las especies tiene una resonancia del todo moderna. Sin embargo, las ideas propuestas por Goldschmidt también tenían un carácter esencial en común con la síntesis: su teoría de la macroevolución era una aproximación resueltamente reduccionista. La macroevolución era para él un cambio fenotípico a gran escala, sostenido mediante cambios genéticos también a gran escala, es decir, por modificaciones cromosómicas. Y como explicación, ello era tan reduccionista como la invocación de las mutaciones genéticas puntuales por la teoría sintética. Hacia la misma época, también el paleontólogo alemán Schindewolf se interesaba por los fenómenos que separaban a las especies; pero lo que más le importaba eran las lagunas detectadas en las series de fósiles. Mucho antes que Darwin, los paleontólogos ya sabían que los nuevos grupos (por ejemplo, los corales tabulares y los diversos órdenes de briozoos del Paleozoico) tienden a aparecer súbitamente en las series de fósiles. Darwin y sus partidarios explicaban que las lagunas entre especies eran debidas a la imperfección de la fosilización y a insuficiencias en la búsqueda de los fósiles. Schindewolf rechazó esta opinión:⁽⁹⁾ admitió que la forma en que aparecen súbitamente o desaparecen también repentinamente los grandes grupos (por ejemplo la extinción de los ammonites y de los dinosaurios al final del periodo cretáceo) reflejaba el proceso real de la evolución y no se trataba de un artefacto. Schindewolf admitió entonces que había un desarrollo repentino de tipos nuevos -nuevos planes de organización corporal definían nuevos grupos de especies, como en el caso de los trilobites, por ejemplo- que aparecían por un proceso que no era compatible con la modificación regular y lenta de las estirpes por la selección natural.

El paleontólogo norteamericano G. G. Simpson, que fue responsable de la unión de la paleontología con la síntesis moderna, también considera que las lagunas en las series de fósiles eran el principal problema planteado a la paleontología por la teoría evolutiva. En su libro de 1944 "*Tempo and Mode in evolution*",⁽¹⁰⁾ afirmó, no obstante, que las lagunas entre las especies y los géneros eran esencialmente artefactos debidos a problemas de fosilización, y que las series de fósiles demostraban que el 90% de toda la evolución se realizaba de modo filético, es decir lineal, reflejando la modificación

⁽⁸⁾ R. Goldschmidt, *The material basis of evolution*, Yale University Press, 1940.

⁽⁹⁾ O. Schindewolf, *Paleontologie, Entwicklungslehre und Genetik*, Borntraeger, 1936

⁽¹⁰⁾ G.G. Simpson, *Tempo and mode in evolution*, Columbia University Press, 1944.

adaptativa de las estirpes en relación con los cambios de las condiciones del medio. Sin embargo, Simpson pensaba en aquella época que la aparición repentina de grandes grupos nuevos (tales como los trilobites del Cámbrico o los mamíferos en el Mesozoico) requería una explicación particular. Entonces propuso los términos de “microevolución” (diferenciaciones mínimas en el seno de las especies) y “macroevolución” (tipos de cambios genéticos que se manifiestan cuando se pasa de una especie a otra o de un género a otro, cuando están estrechamente emparentados) y “megaevolución” (término suplementario relativo al origen de las familias y de las categorías jerárquicas de rangos aún superiores).

La contribución original de Simpson más conocida continua siendo la noción de "evolución cuántica". En sus concepciones originales, la evolución cuántica era el mecanismo sobre el que reposaba la megaevolución la evolución cuántica implicaba cambios genéticos rápidos que se producían en las poblaciones relativamente pequeñas, en el curso de las cuales los organismos rechazaban las viejas adaptaciones, atravesaban una fase preadaptativa, y finalmente alcanzaban rápidamente un nuevo estado adaptativo diferente. Estas fases de evolución rápida que se producían en poblaciones pequeñas no podían dejar demasiadas señales en la documentación fósil.

Más tarde, en 1953, Simpson abandonó el término “megaevolución” y modificó su concepción de la evolución cuántica, que entonces consideró como un caso límite y más o menos extremo de la evolución filética.⁽¹¹⁾ Así, a partir de 1953, las fases preadaptativas e inadaptativas de la evolución cuántica fueron abandonadas sin más, y apareció la selección natural, como en casi todos los escritos de la teoría sintética en los años 1950, como el único mecanismo que dirigía la totalidad de los cambios genéticos. Dicho de otro modo, a partir de 1953, el reduccionismo de Simpson fue más radical de lo que era en 1944.

Este artículo se ha digitalizado y reformateado a partir del original publicado en MUNDO CIENTIFICO, Volumen 2, No 16, 1982 .

⁽¹¹⁾ G.G. Simpson, *The major features of evolution*, Columbia University Press, 1953.