

El equilibrio «puntuado»* y el enfoque jerárquico de la macroevolución

Stephen Jay Gould

El equilibrio «puntuado» es una teoría sobre el proceso de formación de especies a partir de otras ya existentes (o especiación) en el tiempo geológico (fig. 1). Como tal, trata del ritmo y del modo de la evolución. Por lo que respecta al modo, sostiene que los cambios evolutivos importantes se producen por especiación divergente, y no básicamente por la transformación total o gradual de un linaje (anagénesis clásica). En lo que hace al ritmo, sostiene que la adecuada ordenación geológica de la especiación prueba que esas desviaciones fueron hechos geológicamente instantáneos, y que, tras este rápido origen, la mayoría de las especies fluctúan sólo ligeramente en su morfología permaneciendo en estado estático durante varios millones de años (las estimaciones de Hamp y Stanley sobre la

* *Revista de Occidente* respeta la traducción de *punctuated* por «puntuado», pero advierte que la traducción más correcta sería interrumpido, intermitente o discontinuo. Se ha preferido respetar íntegramente el texto de Gould a pesar de su carácter especializado, debido a la polémica suscitada por las tesis del autor, que han puesto en duda la teoría de la evolución de Darwin.

duración media de las especies fósiles de invertebrados marinos lo cifran entre los 5 y los 11 millones de años). Dado que la expresión «geológicamente instantáneo» resulta imprecisa, sugiero que se defina como el uno por ciento (o menos) de la existencia posterior en estado estático. Esto da hasta 100.000 años para el origen de una especie con una duración de vida subsiguiente de 10 millones de años, aunque creo que la mayoría de los acontecimientos suceden mucho más rápidamente.

Como ocurre con la mayoría de los grandes temas de historia natural, el equilibrio «puntuado» se basa en argumentos sobre frecuencia relativa y no tiene pretensiones exclusivistas. No conozco nada (ni puedo imaginar nada) en teoría evolucionista que haga inconcebible *a priori* la transformación anagenética. La transformación gradual puede ocurrir y ocurre. Yo lo que afirmo tan sólo es que su frecuencia relativa es baja y que el equilibrio «puntuado» es el modo y el ritmo predominantes en el cambio evolutivo. Es difícil poner números a los términos «bajo y predominante». Si se apareciese Dios y nos dijese que el 48, 647 por 100 de los acontecimientos evolutivos de importancia han ocurrido por la vía del equilibrio «puntuado», me sentiría más que satisfecho (aunque sólo ligeramente más). Tener medio razón, no obstante, es una dicha en este mundo complejo.

Otros dos aspectos de la definición son de destacar:

1) El equilibrio «puntuado» es una explicación concreta sobre la formación de especies y su despliegue en el tiempo geológico; no debe utilizarse como sinónimo de otras teorías del cambio evolutivo rápido. Como el dar palos de ciego *a priori* es pasatiempo popular, algunos colegas pretenden que, desde Darwin a Simpson, todo se ha dicho ya. Pero estas aportaciones anteriores versan o bien sobre auténticos saltos en el tiempo ecológico (la macromutación de De Vries, por ejemplo), o sobre cambios episódicos anagenéticos; no sobre las consecuencias de la especiación ordinaria a escala geológica.

Se ha dicho que la importante hipótesis que Simpson

llama evolución cuántica anticipa y contiene el equilibrio «puntuado». Pero la evolución de Simpson trata del cambio gradual rápido, y no explícitamente de la especiación y sus consecuencias. Al formular su hipótesis, Simpson la opuso a otros dos modos de evolución: la especiación y la evolución filogenética¹. Sostuvo también que la primera juega un papel irrelevante en los grandes cambios evolutivos: «Esta clase de diferenciación —escribía— se apoya principalmente en la variabilidad preexistente en la población... Las diferencias fenotípicas² que entraña este modo de evolución son probablemente de clase o grado menor. Son en su mayoría promedios fluctuantes de tipos de color y número de escamas, pequeños cambios de tamaño y proporciones, y modificaciones análogas.» Pero el equilibrio «puntuado» sostiene que la especiación acumulativa es la raíz de la mayoría de los cambios evolutivos importantes, y que lo que hemos llamado anagénesis no suele ser más que cladogénesis³ repetida, filtrada a través del éxito diferencial hasta el nivel de especie.

Además, Simpson retrocedió en su idea a medida que la síntesis moderna se centró en torno a las tesis adaptacionistas. En 1953, redefinió la evolución cuántica como un caso extremo de evolución filogenética o anagénesis: precisamente lo que el equilibrio «puntuado» no es. La evolución cuántica, escribe, «no es un tipo de evolución diferente de la evolución filogenética, ni siquiera un elemento claramente distinto del modelo filogenético total. Es un caso especial, más o menos extremo, y restrictivo de la evolución filogenética». Asimismo, vinculó estrechamente la evolución cuántica a la adaptación (cosa que había negado en 1944), afirmando que esos cambios bruscos implican una acción aún más activa de la selección: «En

¹ *Evolución filogenética*: cambio gradual de una población.

² *Fenotipo*: morfología, fisiología y comportamiento de un individuo o conjunto de sus caracteres.

³ *Anagénesis*: evolución progresiva de un linaje de individuo. *Cladogénesis*: transformación de una población en nuevos grupos por generación ramificada.

efecto, el cambio relativamente rápido en semejante alteración comporta una adaptación más rígida que las fases lentas del cambio filogenético, ya que la dirección y el ritmo de cambio se derivan de las fuertes presiones de la selección, una vez que se empiezan a aparecer propiedades nuevas.» Al poner de relieve una serie amplia de razones para explicar el origen diferencial y la supervivencia de las especies, el equilibrio «puntuado» trata de ir más allá de la idea restrictiva según la cual las tendencias evolutivas reflejan las ventajas directas de los fenotipos en regímenes de selección natural.

2) De las dos tesis del equilibrio «puntuado» —los orígenes geológicamente rápidos y el período estático subsiguiente— es a la primera a la que se ha prestado mayor atención, aunque Eldredge y yo hemos dicho repetidamente que consideramos más importante la segunda. Hemos adoptado este lema y no en broma: el período estático son datos. Y esto por dos razones.

Primera, aunque todos los paleontólogos han reconocido la importancia de ese período, tradicionalmente no han escrito nada sobre ello, mientras que la evidencia en torno a la cuestión de los orígenes rápidos ha sido ampliamente debatida (si evolución significa cambio, entonces no merece la pena hablar de ausencia de cambio, viene a decirse). Desde luego, se criticó esa idea de rapidez, considerando que era el resultado de imperfecciones en el registro de fósiles; pero al menos llamó ampliamente la atención. Descubrimos, sin embargo, que la mayoría de los «neontólogos» (término de nuestra cosecha, ligeramente denigrante, para designar a cuantos estudian los organismos modernos) ignoraban sencillamente el período estático que afecta actualmente a tantas especies desde hace millones de años.

Segunda, ese período estático es susceptible de estudio. Las transiciones rápidas quedan registradas en los fósiles, sobre todo, por una ausencia de información. Nosotros hemos sostenido que esta ausencia no indica los millones de años perdidos en anagénesis gradual, sino los miles de años perdidos en «especiación» ordinaria. No obstante, la

ausencia es la ausencia, y no se puede hacer demasiado con ella. El período estático puede estudiarse directamente. La (potencial) validación del equilibrio «puntuado» dependerá principalmente de la documentación que exista sobre ello. Las lagunas siempre pueden atribuirse al argumento tradicional de la imperfección y son por tanto raramente decisivas. Probar que una ruptura morfológica indica una auténtica «puntuación» evolutiva exige un excepcional análisis estratigráfico (a veces posible, naturalmente), pero el período estático puede ser estudiado en secciones geológicas convencionales aun faltando más de un 90 por 100 de sus datos, ya que un 10 por 100 de 10 millones de años, dispersados a lo largo de todo el intervalo, supone una buena muestra.

También creemos que el período estático es el fenómeno más interesante para los teóricos de la evolución. En nuestra formulación original (1972), Eldredge y yo afirmamos que la escala geológica de la «puntuación» es plenamente coherente con la versión más ortodoxa de Mayr sobre la especiación alopátrica en «poblaciones aisladas periféricas»⁴. Como tal, las «puntuaciones» mismas no tienen por qué designar un fenómeno evolutivo excepcional. Pero esa realidad de los períodos estáticos —destino usual de la mayoría de las especies— no ha sido ni predicha ni prevista por el darwinismo tradicional. Es, por tanto, un fenómeno «interesante», como John Maynard Smith reconoció en la reunión de Chicago sobre macroevolución (octubre de 1981).

La reacción inicial de los darwinianos ha sido atribuir dicho período a selección estabilizadora (Maynard Smith, Charlesworth y otros). Si es así, entonces se trata, en definitiva, de un fenómeno convencional. Confieso que me es muy difícil aceptar semejante explicación. El estado estático

⁴ *Población*: conjunto de organismos de la misma especie. *Poblaciones alopátricas*: las que viven en distintas regiones geográficas. *Alopatria de Mayr*: según Mayr, la alopatria es el proceso por el que dos poblaciones que tienen un mismo origen alcanzan la diferencia específica y el aislamiento reproductor.

persiste durante millones de años y durante los dilatados cambios climáticos que cualquier zona sufre durante tan largo intervalo. No puedo creer que la selección direccional permaneciese inactiva en ese contexto si pudiese, al modo anagenético, convertir fácilmente la variación dentro de una población en las diferencias de mayor escala que separan las especies y los géneros. Por eso, sospecho, en cambio, que la selección direccional es al menos esporádicamente activa, y que explica las fluctuaciones suaves y (en mayor escala) sin dirección que afectan a los linajes durante la etapa estática. Yo examinaría, en particular, el abanico de sugerencias que vinculan el estado estático a la persistencia de programas genéticos y desarrollos heredados, no a una ausencia de «impulso» de fuentes externas: sistemas genéticos abiertos contra sistemas genéticos cerrados (Carson); genes estructurales contra genes reguladores (King, Wilson y otros), y frenos del desarrollo (Alberch). Todas estas propuestas, con su insistencia en la importancia de los factores internos, se apartan del espíritu del darwinismo moderno.

Equilibrio «puntuado» y teorías neontológicas

Este apartado puede ser breve, puesto que hay muy poca relación entre el equilibrio «puntuado» y los modos de especiación. La aparición de las especies y su posterior evolución a lo largo de millones de años son hechos a diferente escala. Según mi criterio del 1 por 100, se disponen de decenas de miles de años para que una especie alcance el pleno aislamiento reproductivo. Puesto que son suficientes períodos de tiempo de este orden para casi cualquier modo de especiación (con excepción de la alopatria pendular en la que una población se divide en dos partes aproximadamente iguales y cada una evoluciona lentamente después), el equilibrio «puntuado» *per se* no sugiere o determina ningún modo de evolución. De hecho, Eldredge y yo escribimos nuestro primer texto (1972) para

sostener que la forma más ortodoxa del modelo de «poblaciones aisladas periféricas» de Mayr implica equilibrio «puntuado» a escala geológica. Bajo esa luz, me ha contrariado que algunos colegas hayan criticado nuestra tesis poniendo en duda algunos modos de especiación rápidos. Por tanto, me quedaré satisfecho en la medida en que estos modos se produzcan en frecuencias razonables o relativamente altas; cuanto más rápidos, mejor para el equilibrio «puntuado». Pero como el equilibrio «puntuado» coincide con el modelo convencional darwiniano de la síntesis moderna —de hecho se desarrolló en ese contexto—, su vindicación no depende del resultado de los actuales debates sobre la especiación. Esto no significa, como se ha dicho, que el equilibrio «puntuado» sea blando, o infalsificable, porque la mayoría de las formas comunes de especiación encajan en él. Significa sólo que el equilibrio «puntuado» es un fenómeno de otra escala, y que su fundamento o falsedad estarán unidos a hechos con dimensiones geológicas (incluyendo la frecuencia de la etapa estática, la persistencia de antepasados después de las «puntuaciones» y la eficacia de la selección entre especies para producir tendencias de evolución).

Equilibrio «puntuado» y macromutación

El equilibrio «puntuado» no es una teoría de macromutación; no es una teoría de proceso genético alguno (aunque su geometría geológica, si válida, impone algunas limitaciones sobre los modos genéticos). Es una teoría sobre modelos a escala mayor: la geometría de la especiación en el tiempo geológico. Como le ocurre respecto a las formas ecológicamente rápidas de especiación, el equilibrio «puntuado» acepta la macromutación como principio para la iniciación de especies, y cuanto más rápida, mejor. Pero claramente, el equilibrio «puntuado» ni requiere ni implica macromutación, puesto que se formuló como la consecuencia geológica que había que esperar de la alopatria de Mayr.

Creo que algunos aspectos de la teoría macromutacional son legítimas y los he defendido, aunque no en el contexto del equilibrio «puntuado». Dudo que la iniciación de especies por macromutación sea frecuente, pero incluso una ocurrencia ocasional puede producir resultados evolutivos importantes, porque los grandes cambios morfológicos son ellos mismos muy poco usuales. Aspectos ilegítimos de la macromutación son el origen súbito de una especie nueva con todas sus múltiples adaptaciones intactas *ab initio*, y el origen por reorganización súbita y drástica de los genomas⁵. Aspectos legítimos son el origen «por saltos» de rasgos clave (en torno a los cuales pueden moldearse posteriores adaptaciones), y los cambios fenotípicos acusados causados por pequeñas mutaciones genéticas que afectan al ritmo de desarrollo en la ontogenia⁶ inicial, con efectos en cascada posteriormente.

Pocos evolucionistas aceptan que Goldschmidt formula su tesis del «monstruo con esperanza» en su legítimo contexto. A Goldschmidt le preocupa principalmente cómo el desarrollo limita o facilita la macromutación. Definió su «monstruo» como el resultado fenotípico de pequeños cambios genéticos que afectan a la ontogenia inicial. Los efectos en cascada se producen al haber caminos de desarrollo potencialmente alternativos contenidos en normas heredadas de reacción. Los «monstruos» pueden tener esperanzas porque las propiedades que regulan el desarrollo tienden a canalizar las perturbaciones por rutas viables (aunque discontinuas). Puesto que las diferencias genéticas entre «monstruos» y formas normales son menores, el desarrollo no tiene por qué resultar mal. La razón última del éxito de un «monstruo con esperanza» depende del desarrollo posterior de adaptaciones estabilizadoras en torno a un rasgo clave.

La teoría de Hugh Iltis sobre el origen de la mazorca de

⁵ *Genomas*: aparato genético de un organismo.

⁶ *Ontogenia*: desarrollo del individuo (no de la especie) desde el huevo a la edad adulta.

maíz (reunión de Iowa de la Sociedad para el estudio de la evolución, julio de 1981) postula un «monstruo» en forma goldschmitiana pura. La mazorca se desarrolla por eliminación de posibilidades de desarrollo presentes en el teosinte (en este caso, diferencias sexuales ordinarias). Iltis considera que la espiga central de la panoja masculina es el homólogo de la mazorca femenina del teosinte. No cree que la mazorca de maíz moderna (femenina) sea una mazorca de teosinte (también femenina) gradualmente ampliada, sino que cree que es la espiga central masculina transformada por «salto». Sostiene que el acortamiento de la rama lateral llevaría a la espiga masculina a una zona de feminización, donde podría crecer súbitamente y suprimir las mazorcas que están debajo. En el proceso no intervenirían más cambios genéticos que los necesarios para acortar la rama e incluso esto pudo producirse por factores no genéticos, como los virus. La selección humana preservaría, propagaría y aun mejoraría semejante monstruo.

Los casos legítimos de macromutación tienen que ver con el equilibrio «puntuado» sólo en tanto que unos y otros representan ejemplos diferentes de un estilo general de pensamiento que he llamado «puntuacional» (en tanto que opuesto al pensamiento gradualista o continuacionista). Pienso que nadie negaría el impacto que tuvieron los prejuicios gradualistas sobre la teorización evolucionista. El pensamiento «puntuacional» se centra sobre la estabilidad de la estructura, la dificultad de su transformación y la idea de cambio como una rápida transición entre estados estables. Los evolucionistas debaten ahora la teoría «puntuacional» a varios niveles: cambios morfológicos (macromutación legítima), génesis de especies (varias teorías sobre la rápida consecución del aislamiento reproductivo) y modelos generales morfológicos en el tiempo geológico (equilibrio «puntuado»). No se relacionan de forma lógica, pero son manifestaciones de un estilo de pensar que considero prometedor y, al menos, positivo por lo que supone de desafío a las ideas convencionales. Una manifestación puede ser verdadera o falsa, o de alta o baja

permanencia relativa, sin que eso afecte a las perspectivas de las demás. Recomiendo ese estilo general de pensar (que también se está haciendo popular en otras disciplinas) como una fuente fructífera de hipótesis.

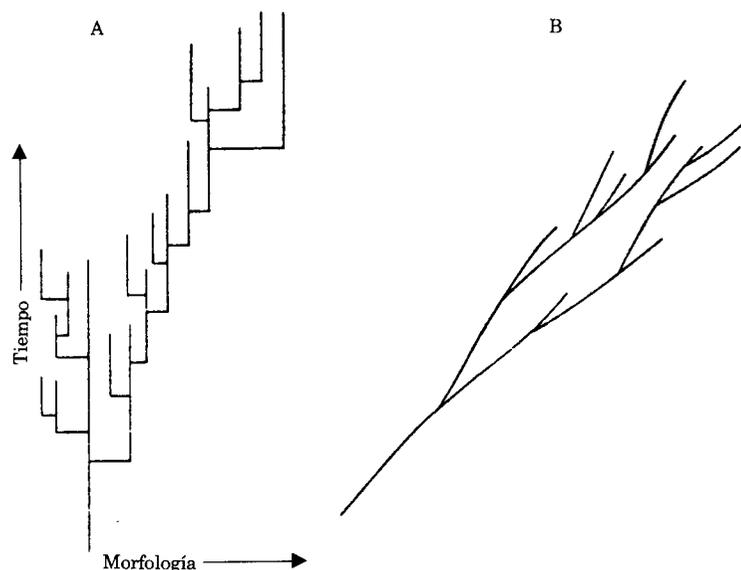


Figura 1. Una tendencia evolutiva según el equilibrio «puntuado» (A) y según el gradualismo filogenético (B). La especiación ocurre en este último, pero ni cambia la dirección de la tendencia ni acelera su ritmo y, por tanto, no promueve la tendencia.

Equilibrio «puntuado» y selección de especies

Si la geometría del equilibrio «puntuado» prevalece en la historia de la mayoría de las desviaciones cladogenéticas (fig. 1, A), entonces los argumentos tradicionales a favor de las tendencias evolutivas⁷ —el fenómeno más importante estudiado por los paleontólogos— serían erróneos.

⁷ *Tendencias evolutivas*: cambios evolutivos en una dirección determinada que se observan a veces durante largos períodos de tiempo.

En el argumento tradicional, las «tendencias» son resultado de una transformación anagenética dentro de los linajes, mediante selección natural. Por supuesto, nadie ha dicho nunca que las tendencias se producen cuando no hay especiación en las desviaciones cladogenéticas. El modelo filogenético normal no niega la especiación; sencillamente no le da papel alguno en la dirección que adquiriera la tendencia (fig. 1, B). Dado que la especiación no implica ni cambio en la dirección ni aceleración de ritmo en los modelos filogenéticos (fig. 1, B), no afecta al componente direccional. Su papel, en cambio, es propiciar una adaptación favorable a varios linajes, ayudando así a su extensión y compensando cualquier posible extinción. Al producir varias unidades capaces de responder en formas diferentes e independientes a las distintas facetas ambientales, puede también aumentar las oportunidades para posteriores cambios. Esta imagen es la que está detrás de la tradicional distinción entre cladogénesis y anagénesis y de sus significados contrapuestos como generadores de «diversidad» y «progreso». Simpson tenía esta imagen en mente cuando quitaba importancia a la especiación como agente de cambios evolutivos mayores.

Si analizamos las explicaciones propuestas para tendencias tan clásicas como la complejidad de las líneas saturales de los ammonites o la simetría creciente del cáliz en los crinoideos paleozoicos, vemos que presuponen que, bajo regímenes filogenéticos de selección natural, existen ventajas directas para la morfología (reforzamiento de la concha de los ammonites, perfección de la simetría radial para permitir la recolección multilateral de alimentos en los organismos sésiles, por ejemplo). Vemos también que tales explicaciones han sido notoriamente fallidas: una plétora de especulaciones contradictorias no resueltas. Quizás el problema es más profundo que nuestra incapacidad para encontrar un buen caso de adaptación; tal vez debamos desafiar la asunción básica de que la explicación correcta debe estar en un caso tal, y que sólo basta con encontrar el idóneo.

De acuerdo con la geometría alternada del equilibrio «puntuado» (fig. 1, A), no existe ese componente filogenético que impone la dirección de una tendencia; las especies aparecen (en tiempo geológico) con sus diferencias establecidas de salida, y no cambian sustancialmente después. Las tendencias, por tanto, deben ser producto de una selección de rango superior que opera a través del nacimiento y muerte diferenciales de las especies consideradas como entidades (el mismo papel que juegan en microevolución los organismos individuales que no cambian evolutivamente en su vida). Esa selección de rango superior, producida por origen y extinción diferenciales (fig. 2), dirige las tendencias evolutivas en las derivaciones cladogenéticas (macroevolución), de la misma manera que la selección natural gobierna el cambio evolutivo dentro de las poblaciones (microevolución) a través del nacimiento y muerte diferenciales de ciertos organismos (macroevolución)⁸.

¿Cómo debemos llamar a esa selección de rango superior? Desde que en 1975 Stanley introdujera el término se le ha llamado «selección entre especies» (tras alguna resistencia inicial —equivocada— Eldredge y yo hemos usado el término en el mismo sentido). En un sentido puramente descriptivo, su uso está ampliamente justificado. Si las especies son estables y duraderas, las tendencias pueden ser descritas como el resultado de sus éxitos diferenciales en tanto que entidades. Este significado descriptivo es también muy útil, ya que sugiere nuevos procedimientos para canalizar modelos evolutivos (como tan bien ha hecho Stanley recientemente al tabular longevidad y tasas de origen y extinción de especies, en lugar de tabular tasas inferidas de transformación).

Tales usos descriptivos sirven también en casos paralelos. Provine apunta que Sewall Wright ha recurrido a menudo al concepto de «selección interdémica» como for-

⁸ *Macroevolución*: evolución que afecta a las categorías superiores de organismos. *Microevolución*: evolución a nivel específico o subespecífico.

ma económica y heurística de descripción cuando el éxito diferencial de algunos «demes»⁹ se deriva enteramente del éxito competitivo de sus individuos constituyentes.

Aunque estos usos descriptivos tienen respetables *pedigrees*, se prestan a una desafortunada y crucial confusión por su relación con otra cuestión íntimamente conectada: la controversia en torno a las «unidades de selección»¹⁰. Términos como «selección entre especies» y «selección interdémica» son tan similares a otros conceptos de selección referidas a grupos —como «selección entre grupos» y «selección entre familias», por ejemplo—, que su sentido descriptivo amplio será inevitablemente tomado por una forma más restringida de referirse a verdaderos efectos de grupo. Esta confusión se refuerza, ya que un importante número de casos tanto de selección entre especies como de selección interdémica (en sentido amplio) implican selección entre grupos (en sentido restringido).

Eldredge y yo, y Stanley, hemos subrayado a menudo que muchas tendencias adecuadamente explicadas como resultado de una supervivencia de especies (selección entre especies en sentido amplio) pueden haber sido impulsadas por selección natural tradicional (los casos obvios incluyen tendencias producidas por longevidad diferencial de especies, cuando la duración refleja el éxito competitivo de los individuos).

Sin embargo, la confusión inevitable entre aquellos sentidos amplio y restringido es verdaderamente desafortunada, sobre todo dado que la existencia de verdadera relación entre grupos en *algunas* tendencias (aunque no en todas) es un componente importante de nuestro argumento sobre la independencia de la macroevolución. Lamento, por tanto, que usáramos la expresión «selección entre especies» en un sentido amplio porque dicho uso hace que la

⁹ *Demes*: ciertas poblaciones naturales definidas genética y ecológicamente.

¹⁰ *Unidades de selección*: grupos naturales de organismos sobre los que actúa la selección.

confusión persista. Sugiero con fuerza que el término «selección entre especies» se limite al sentido restringido de verdadera selección entre grupos: selección entre especies basada en propiedades a nivel de especies.

La cuestión clave para la independencia de la macroevolución no es saber si la selección entre especies opera en todas las tendencias (que no opera), sino determinar si, en el equilibrio «puntuado», la necesidad de entender las tendencias como resultado de una selección superior de las especies implica la existencia de un nuevo nivel en una jerarquía de explicación evolucionista.

El reconocimiento de la existencia de nuevos niveles no requiere que haya selección entre grupos en cada nivel en todos los casos. Requiere que en cada nivel se dé la aparición de propiedades no deducibles del comportamiento de las entidades en el nivel inmediatamente inferior. La jerarquía depende de la individuación; cada nivel debe basarse en entidades suficientemente estables como para adquirir propiedades evolutivas propias. Así, la teoría del equilibrio desplazado de Wright requiere estructura démica, pero no siempre selección interdémica (sentido restringido). (La selección interdémica ocurre a menudo, como cuando la emigración de propágulos que invaden a otros demes queda regulada por propiedades démicas tales como el tamaño de la población.) Por ejemplo, en poblaciones panmícticas¹¹, la deriva genética puede actuar sólo como un agente de cambio evolutivo directo, mientras que en la teoría de Wright funciona como un mecanismo para la producción de variabilidad al nivel démico. Así, la estructura démica da un nuevo papel a la deriva genética, y los demes son un nivel evolutivo legítimo por encima de los organismos individuales.

En este sentido, precisamente el equilibrio «puntuado» es crucial para la independencia de la macroevolución, ya que supone la afirmación de que las especies son individuos legítimos, y por tanto capaces de desarrollar propieda-

¹¹ Poblaciones panmícticas: aquellas que hibridan libremente.

des indestructibles. La selección entre especies es el argumento más contundente en favor de la macroevolución, pero la individuación simple es suficiente. Una tendencia que surge por longevidad diferencial de las especies, y que se debe totalmente al éxito en la selección natural de individuos competitivamente superiores, es muy diferente de una tendencia producida por la transformación anagnética de un linaje. Debemos estudiar cosas diferentes: por ejemplo, la longevidad de las especies y no las tasas de transformación dentro de las especies. El origen rápido y la posterior estabilidad de las especies garantiza la aparición de propiedades derivadas del *status* legítimo de las especies como individuos.

El reconocimiento de que el equilibrio «puntuado», al considerar a las especies como individuos, implica un nuevo nivel jerárquico tiene dos importantes implicaciones para la teoría evolucionista. Primero, amplía notablemente las hipótesis para explicar las tendencias evolutivas. Previamente, la aceptación de la transformación filogenética requería que las tendencias morfológicas se entendiesen como el resultado directo de la acción de la selección natural sobre ciertas ventajas de los organismos individuales (conchas más fuertes, mayor facilidad para alimentación, etc.). Pero si las tendencias revelan el éxito diferencial de las especies, entonces han de tomarse en cuenta un conjunto de explicaciones antes no exploradas.

Como se indica más arriba, la selección natural convencional sigue siendo una de las causas importantes de las tendencias, ya que las ventajas de algunos individuos pueden dar lugar a la longevidad diferencial de las especies (la tendencia a aumentar el tamaño del cerebro en los linajes mamíferos, tal vez). Pero hay otras posibilidades. Las tendencias pueden producirse simplemente porque algunas especies se forman más a menudo que otras, no porque las morfologías así formadas tengan algunas ventajas para la selección natural (realmente, tal tendencia se producirá por extinción aleatoria). O bien, algunas especies pueden sobrevivir más tiempo que otras porque viven

en un determinado medio, no porque sus morfologías sean «mejores» en sentido convencional.

Para decirlo con el ejemplo más discutido últimamente por los paleontólogos (como Vrba, Hansen o Sablowski), muchas derivaciones de invertebrados marinos muestran una tendencia hacia una mayor frecuencia de especies estenotópicas (estrechas), incluso al punto de la desaparición total de los euritopos (formas anchas) como es el caso de los neogastrópodos volútidos (los estenotopos se adaptan difícilmente a ciertos factores ambientales; los euritopos pueden tolerar un amplio espectro de medios). La tabulación de producción y persistencia de las especies sugiere que aquella tendencia se explica porque hay una tasa media más acusada de especiación entre las especies estenotópicas (incluso puede haber un «sesgo de conversión» de euritopos en estenotopos). De hecho, esa tendencia se mantiene incluso aunque los estenotopos tienen una tasa de extinción más alta (la diferencial de nacimiento es superior a la de mortandad, y la tendencia continúa). Estas tasas más altas de producción pueden ser el resultado de las mejores posibilidades que para el aislamiento existen en especies que incuban sus crías (como es el caso de la mayoría de los estenotopos marinos, mientras que los euritopos tienden a tener larvas planctónicas y por eso demasiado flujo génico como para facilitar su aislamiento). Pero las diferencias morfológicas que caracterizan a la tendencia y permiten que los paleontólogos la reconozcan (el tamaño de la protoconcha o concha embrionaria, por ejemplo) pueden no suponer ventaja alguna de cara a la selección natural. Vrba reconoció en 1980 esta propiedad anticonvencional de las tendencias morfológicas cuando acuñó su concepto de la «hipótesis del efecto». En la tendencia hacia protoconchas más pequeñas que se ve en derivaciones cladogenéticas que acumulan especies estenotópicas no hay evidencia de que la selección natural actúe sobre las protoconchas. La tendencia es sencillamente un efecto de la especiación diferencial. Vrba ilustra su argumento con la imagen de la justicia con los ojos vendados.

Imagen bien elegida, porque el mundo del cambio morfológico dirigido puede ser mucho más caprichoso de lo que hemos creído.

La otra implicación —la selección entre especies como fenómeno común— suscita un problema más amplio y nos pone frente a la vieja e irritante cuestión de las unidades de selección. El programa de investigación darwiniano insiste en reducir las al nivel de selección individual. (Algunos hiperdarwinianos, como Dawkins, llevan esa reducción al nivel de los genes). Sewall Wright me dijo en octubre de 1980 que consideraba ese «excesivo énfasis en la selección individual» como el rasgo más limitado y desafortunado de la síntesis moderna darwiniana. A pesar de los poderosos argumentos en favor de los efectos de grupo y de algunos ejemplos convincentes (como el caso de la *t* alela en los ratones), los evolucionistas son todavía reacios a admitir que hay una jerarquía basada en la selección que ocurre entre grupos a varios niveles (demes, especies, derivaciones) y se sienten todavía más cómodos tratando sólo de selección individual. De otra forma no se explica el entusiasmo de tantos evolucionistas con la teoría de la selección entre familias. Es sin duda una importante y poderosa teoría, y no dudo de su veracidad y alcance, pero debemos reconocer también su papel intelectual en el paradigma darwiniano: es una tesis que salva la teoría de la selección individual frente a fenómenos que parecían excluirla, ya que los individuos pueden actuar en defensa de sus intereses prefiriendo la supervivencia o reproducción de la familia a la personal.

Puede que la mayoría de las tendencias que son impulsadas por extinción diferencial no requieran más que la selección individual tradicional, como cuando la mayor supervivencia de una especie se deriva del éxito competitivo de sus individuos. Pero en las tendencias que surgen por origen diferencial, a menudo opera un importante componente de selección entre especies. La disposición a crear especies no es generalmente una propiedad de los individuos, ya que depende decisivamente de las dimensiones de

la población, la densidad del hábitat y las tasas de migración en relación con la densidad y el tamaño. Volviendo a nuestro ejemplo anterior: si las especies estenotópicas «se apoderan» de una desviación cladogenética por creación diferencial, ¿entonces qué papel juega la selección natural? En las especies estenotópicas todas las hembras incuban sus larvas, y puede que no hallemos la nueva variación genética en este choque entre vida y planctotropía. Además, las especies estenotópicas y euritópicas probablemente no compiten directamente y puede que incluso no exploten los mismos recursos. ¿Cómo puede entonces la selección natural, que opera sobre los individuos, propiciar el avance de la estenotopía? Creo que sería un abuso del sentido usual de la selección natural decir que la ventaja selectiva de un rasgo es su potencialidad para aparecer en niveles taxonómicos distintos, pero miles de años después y sin beneficio inmediato. Además, el éxito de un individuo en su contribución a la creación de una especie depende decisivamente del maquillaje genético de otros individuos en la especie. Un solo estenotopo en una población de euritopos tiene pocas oportunidades de crear una especie a través del aislamiento de su progenie (muy pocas probabilidades para fundar una población aislada y muchas de llegar a su destrucción por el flujo génico de especies planctotrópicas idénticas). El mismo estenotopo tiene posibilidades mucho mayores en una población de estenotopos. Puesto que el *mismo* genotipo¹² tiene diferentes aptitudes para crear una especie según el grupo en el que se encuentra, encontramos un efecto de grupo irreducible.

Jerarquía y datos empíricos

La necesidad de una jerarquía en la teoría evolucionista es un hecho derivado de la realidad empírica, no una cuestión de semántica o de estilo metodológico. Podemos

¹² *Genotipo*: constitución genética de un organismo.

construir en nuestro pensamiento un mundo posible y no jerárquico; realmente la teoría evolucionista ha funcionado durante muchos años desde la suposición de que tal mundo existe. El modelo filogenético no requiere jerarquía alguna; si él reflejase nuestro mundo, el reduccionismo triunfaría. El equilibrio «puntuado» es la afirmación empírica que invalida tal modelo, al tratar a las especies como entidades. En eso reside su mayor importancia dentro de la teoría evolucionista.

La cuestión es más amplia que el problema de la independencia de la macroevolución. No se trata sólo de macroevolución contra microevolución, sino de saber si la teoría evolucionista debe ser reformulada como una estructura jerárquica de varios niveles —de los que la macroevolución es sólo uno más— relacionados entre sí sin duda, pero cada uno con su independencia legítima. Genes, organismos, demes, especies y derivaciones cladogenéticas son todos ellos individuos legítimos y nuestro hábito lingüístico de identificar individuos con organismos es tan sólo una convención. Cada tipo de individuo puede ser por derecho propio una unidad de selección. Una selección natural que operase sólo sobre los individuos no abarcaría toda la evolución. Los genes son unidades de selección en la hipótesis del «DNA egoísta» de Doolittle, Sapienza, Orgel y Crick; los demes lo son en la teoría del equilibrio desplazado de Sewall Wright. Las especies representan un nivel entre varios: la teoría evolucionista ha de ser ampliada.

Niveles intermedios y equilibrio desplazado

Cuando Eldredge y yo presentamos nuestro primer texto en 1972 no entendimos la teoría del equilibrio desplazado de Sewall Wright, tanto por nuestras limitaciones como por el eclipse —ya superado— que por entonces padecieron los trabajos de Wright. Por eso que nos apoyáramos en la supuesta resistencia de las poblaciones grandes al cambio y

que estableciésemos un claro contraste (de acuerdo con el modelo de Mayr) entre «poblaciones aisladas periféricas» pequeñas y fecundas y grandes poblaciones centrales limitadas e inertes por la fuerza homogeneizadora del flujo génico. En esa tesis, el cambio evolutivo se asocia a la especiación; por tanto, hicimos esa asociación al formular el equilibrio «puntuado».

El argumento es poderoso si aceptamos como primer agente de la evolución a la acción de la selección natural sobre los organismos (lo que Eldredge y yo hicimos entonces). Con demasiados organismos y demasiada panmixia, las variaciones raras y favorables no pueden acumularse ni extenderse. En otras palabras, nos vimos atrapados por el mismo convencionalismo que habíamos querido combatir: una excesiva dependencia de los individuos y de la selección natural.

Sewall Wright había reconocido hacía tiempo que, según su teoría del equilibrio desplazado, los demes pueden actuar como unidades de selección; originalmente, se refirió a su idea como la «teoría de los dos niveles», aludiendo a la selección natural y a la interdémica. Si los demes actúan como unidad de selección intermedia entre los individuos y las especies, entonces el aparato conceptual de «poblaciones centrales inertes contra poblaciones aisladas pequeñas y mudables» pierde su justificación cuando se trata de especies capaces de dividirse en un amplio número de demes suficientemente independientes como para mover el proceso de selección interdémica. La evolución puede ser tan efectiva en poblaciones grandes como en las pequeñas, tanto más incluso en poblaciones grandes que tienen muchos demes. No hay nada de especial en que la especiación actúe como agente de cambios evolutivos sustanciales; se pone en marcha el modo filogenético, operando tanto por selección natural como interdémica (y no sólo por selección natural).

Sobre esa base, Wright ha criticado el equilibrio «puntuado» sosteniendo que el modo general de cambio que nosotros llamamos «puntuacional» puede ser incluido den-

tro del modo filogenético operando según la teoría del equilibrio desplazado, y no sólo a través de la especiación, como sostiene el equilibrio «puntuado». Considero esta tesis como una importante crítica del equilibrio «puntuado», pero una crítica bienvenida y amistosa por dos razones. Primero, porque afirma la importancia general del cambio «puntuacional», aunque proponga un mecanismo de explicación diferente. Segundo, porque es una crítica basada en la noción de niveles superiores a la selección natural de los individuos (en este caso, una selección interdémica que permite transiciones rápidas en el modo filogenético). La vindicación de la idea de jerarquía, en tanto que desafía el carácter reduccionista del darwinismo tradicional, es una cuestión mucho más importante que la importancia relativa de un nivel particular. Nosotros enfatizamos el nivel de las especies: Wright, el de los demes.

De hecho, Eldredge y yo reconocimos la importancia potencial de los niveles intermedios entre individuos y especies cuando dijimos que la selección «puntuacional» de clones¹³ en formas asexuadas se traduciría en cambio gradual al nivel de especies. Pero, en nuestra ignorancia del trabajo de Wright, entendimos este nivel intermedio como un fenómeno peculiar de las formas asexuadas y no apreciamos la generalidad del fenómeno.

Pero aunque reconozco la lógica de la teoría de Wright, seguiría apostando por la mayor importancia relativa del equilibrio «puntuado» en el modelo general de evolución dentro de las desviaciones cladogenéticas. Primero, y puesto que el equilibrio desplazado produce cambio «puntuacional» o gradual dentro de especies establecidas mientras que el equilibrio «puntuado» proclama la mayor frecuencia relativa de la etapa estática, mi opinión de que esta última es empíricamente muy importante me inclina a favor del equilibrio «puntuado». Segundo, el equilibrio desplazado

¹³ Clones: poblaciones genéticamente homogéneas que no se reproducen sexualmente.

depende crucialmente de la subdivisión de una especie en un número suficientemente independiente de demes, y no tengo la seguridad de que están así constituidas una parte amplia de las especies del mundo.

En cualquier caso, equilibrio desplazado y equilibrio «puntuado» dan pronósticos diferentes en torno al modelo de la evolución y pueden ser contrastados de acuerdo con los registros fósiles existentes al menos de dos formas. Primero, la frecuencia relativa del período estático de las especies será indicativa, pero no decisiva: si es alta favorece al equilibrio «puntuado»; si es más baja, al equilibrio desplazado. Segundo, y más importante, la persistencia de antepasados después de la aparición abrupta de un descendiente es la prueba más clara de equilibrio «puntuado» —ya que según el equilibrio desplazado en el modo filogenético pueden ocurrir hechos «puntuacionales», mientras que para el equilibrio «puntuado» ocurren por especiación en las derivaciones—. La bibliografía sobre el tema recoge ambos modelos, pero no tenemos todavía evidencia suficiente como para establecer una clara frecuencia relativa en algún grupo mayor.

La existencia de estas explicaciones alternativas del cambio «puntuacional» sugiere un tema interesante para el pensamiento evolucionista. Estos diferentes grupos taxonómicos, ¿muestran estilos característicos distintos? Estas variaciones, ¿reflejan diferentes estructuras de población o hábitat? Eldredge y yo somos paleontólogos especialistas en invertebrados, y los restos fósiles (hecho en el que no caen muchos neontólogos) son predominantemente invertebrados marinos. Tal vez sean éstas las especies con menores probabilidades de tener una estructura démica apropiada para la operación del equilibrio desplazado (ya que en el mundo marino hay un flujo génico más vigoroso y menos heterogeneidad ambiental), y tal vez el predominio de equilibrio «puntuado» en los fósiles refleje este sesgo de su composición, lo que haría al equilibrio «puntuado» menos general de lo que hemos supuesto. Yo y Eldredge hemos visto en el nivel intermedio de selección entre

clones una de las razones en favor de la existencia de frecuencias de gradualismo potencialmente más altas al nivel de especies en los microfósiles marinos. El nivel intermedio de selección interdémica puede producir el mismo efecto para aquellas especies estructuradas de forma tal que el equilibrio fluctuante pueda ser efectivo.

El papel de la especiación diferencial

La selección natural opera o bien por muerte diferencial o bien por nacimiento diferencial. Todos los evolucionistas lo admiten, por supuesto, pero un legado cultural muy anterior incluso a Darwin nos ha llevado a poner el énfasis en la muerte y la lucha por la existencia: la «naturaleza roja en colmillos y garras» según el *cliché* de Tennyson. Todavía vemos el cambio evolutivo por nacimiento diferencial como un proceso raro, que sucede aquí y allá, pero que no contribuye al «progreso» o que aumenta la complejidad.

Como Gibinsky ha demostrado recientemente, tanto Eldredge y yo como Stanley aceptamos esa herencia limitada en nuestras primeras formulaciones. Reconocíamos la existencia del fenómeno análogo del nacimiento «diferencial» (aparición de especies), pero formulamos nuestras tesis casi enteramente en términos de muerte diferencial (extinción). La afirmación tan repetida de que la aparición de las especies puede ser aleatoria en relación a la dirección de las tendencias evolutivas revela la conexión estrecha que hicimos entre la selección de especies y su extinción diferencial.

Creo ahora que esta formulación era inadecuada y que es común, y más interesante por sus implicaciones anticonvencionales, el hecho de que las tendencias evolutivas sean impulsadas por nacimiento diferencial. Una tendencia puede aparecer vía especiación diferencial en dos formas, de las cuales sólo una puede suponer selección entre especies. Por «sesgo de nacimiento» (fig. 2, izq.), una derivación contiene dos o más clases de especie en un

tiempo inicial; que una clase tenga una mayor representación en un tiempo posterior es consecuencia sólo de su mayor tasa de especiación (génesis de especie), puesto que la posibilidad de extinción en las diferentes clases puede ser constante. Las tendencias son así producto de un origen diferencial. En el ejemplo anterior, los estenotipos pueden aumentar en frecuencia y «tomar» derivaciones enteras porque sus tasas de especiación son más altas.

Por «sesgo direccional» (fig. 2, centro) es más probable que la especiación se produzca en una dirección que en otra, y las tendencias pueden aparecer también en caso de extinción puramente aleatoria. No se puede alegar que esto se debe a selección entre especies, ya que hemos encontrado el fenómeno análogo de la presión mutacional, o la dirección diferencial de la variación misma. Tal «sesgo direccional» puede ser muy común en casos de «canalización ontogenética» en los que el aumento de tamaño lleva a una prolongación de alometrías ontogenéticas por hiper-morfosis. Las líneas suturales de los ammonites pueden hacerse más elaboradas por su mecanismo, ya que una mayor complejidad es un modelo virtualmente universal en ontogenia.

Dije más arriba que puede a menudo atribuirse a la acción de la selección natural ordinaria la aparición de tendencias que han sido en realidad impulsadas por extinción diferencial. El origen diferencial no encaja en los moldes darwinianos por dos razones. Primero, el «sesgo de nacimiento» requiere a menudo que consideremos a las especies como unidades irreductibles de selección. El origen diferencial es el reino primario de la selección entre especies. Segundo, encontramos un segundo factor no darwiniano en el «sesgo direccional». No veo razón para echar mano de los efectos de grupo en este caso; las líneas suturales de los ammonites pueden hacerse más complejas a través del camino usual de la selección natural. Pero la especiación en macroevolución es el fenómeno análogo del nacimiento en microevolución. Por tanto, si aparecen nuevas especies con morfologías predeciblemente diferen-

tes de las de sus padres, las tendencias evolutivas pueden ser causadas por un sesgo presente ya en la materia prima misma, un hecho análogo a la presión mutacional de microevolución. Pero la aleatoriedad de la materia prima es un ingrediente básico en las explicaciones darwinianas. En suma, los dos procesos de origen diferencial producen efectos no-darwinianos, en tanto que utilizan las especies como unidades de selección («sesgo de nacimiento») y en tanto que establecen como importante un sesgo a la producción direccional de la materia prima, el fenómeno análogo de la presión mutacional («sesgo direccional»).

Estos casos de origen diferencial ilustran también las diferencias importantes en estilo y énfasis que existen entre micro y macroevolución. En microevolución, tantos individuos son creados con tan escasas diferencias medias entre ellos que tanto el nacimiento diferencial de organismos con un alelo¹⁴ favorecido como la conversión diferencial de dicho alelo por presión mutacional pueden verse obstaculizado por la acción de la selección natural actuando vía la muerte de los organismos. En este sentido, nuestro sentimiento convencional sobre el poder de la selección natural depende de la existencia de numerosos individuos semejantes dentro de una población limitada. En macroevolución tenemos muchos menos individuos (especies) dentro de nuestra unidad limitada (desviación cladogenética), y las diferencias medias entre los individuos son mucho mayores. En esta situación puede suceder que la selección por extinción no pueda superar un «sesgo» de nacimiento o de dirección, y gran parte de la «creatividad» de la macroevolución puede radicar en la misma generación de variación. Este papel del origen diferencial elimina, además, la más obvia objeción que puede hacerse a la importancia de la selección entre las especies en la evolución. Puesto que existen tantos individuos y tan

¹⁴ *Alelos*: cada una de las formas alternativas en que puede existir un gen, y que determinan la forma que el carácter puede tomar en sus portadores.

pocas especies, podría argüirse que la selección individual debe siempre obstaculizar la selección entre especies. Si las tendencias hubieran surgido básicamente como resultado de pequeñas diferencias en lo que se refiere a longevidad, el argumento sería convincente, pero ocurre que los «sesgos de nacimiento» en una especie pequeña generarán rápidamente tendencias a través de su extinción aleatoria.

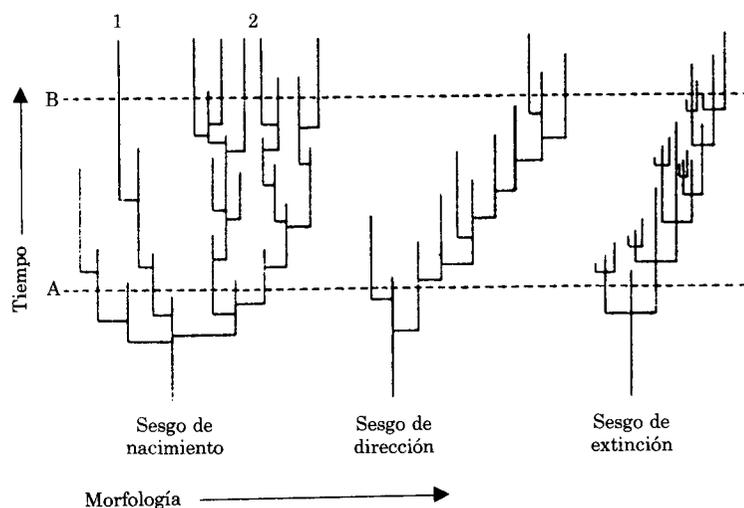


Figura 2. Explicaciones de las tendencias evolutivas según el equilibrio «puntuado». Izquierda: por sesgo de nacimiento, la especiación diferencial permite que una especie domine toda una desviación o rama. Centro: por sesgo de dirección, la especiación ocurre más a menudo hacia la derecha que hacia la izquierda. Derecha: por sesgo de extinción, las especies de la derecha viven más que las de la izquierda, ayudando así a promover la tendencia.

Conclusión

Las diferencias y similitudes entre macro y microevolución han sido una cuestión polémica dentro de la teoría de la evolución desde el principio. La naturaleza absoluta de ese divorcio radica en la base de nuestro primer sistema coherente, el de Lamarck. Lamarck contrastó la progresión

creciente en la escala de complejidad de los organismos —impulsada por «una fuerza interna que tiende incesantemente a complicar toda organización»— con las adaptaciones tangenciales inducidas por la «influencia externa de las circunstancias», y transferidas por herencia de caracteres adquiridos. Esta tradición de una separación absoluta entre macro y microevolución persistió a todo lo largo del siglo XIX en teorías como la ortogénesis y los ciclos raciales de vida, en los que la preordenación de los resultados terminales hace que la selección natural en un momento preciso sea irrelevante para la evolución de la tendencia. Goldschmit revivió esta tradición en nuestro siglo cuando insistió en la total separación entre variación geográfica y especiación, y en la existencia de un estilo genético diferente para el origen de las especies y de los niveles taxonómicos superiores.

Quizá la mayor aportación de Darwin fuese que sus tesis contrapesasen esa tradición (ya que no inventó la evolución) al defender con energía las ideas de continuidad y reducción por macroevolución a través de la selección natural de los individuos. Su argumento fue un poderoso elemento heurístico. Por vez primera, todos los datos que podemos ver y manipular en nuestra escala de tiempo (selección artificial, cambio alélico en poblaciones naturales) no eran ya un simple epifenómeno de una direccionalidad cósmica grande y misteriosa, sino la esencia de la evolución misma.

¿Cómo podemos mediar entre esas dos posiciones? No queremos defender la conclusión desesperante de que micro y macroevolución son fenómenos absolutamente separados por principio y que nada sobre una sirve para la otra (la tradición de Lamarck-Goldschmit). Pero ¿debemos aceptar el continuismo darwiniano al precio de ignorar las propiedades legítimamente independientes de niveles superiores a la selección natural actuando sobre organismos? ¿No hay más elección que o desesperación y ciencia o ignorancia y felicidad?

Creo que el concepto de jerarquía, al incorporar los

elementos positivos de ambas posiciones, resuelve este pseudo-problema. Los niveles no logran su independencia porque se producen en ellos nuevos procesos genéticos fundamentales. Más bien, los mismos procesos de variación y selección ocurren a lo largo de toda la jerarquía. Pero operan de manera distinta sobre los diferentes materiales (individuos) de los niveles ascendientes en una jerarquía discontinua. No podemos aprender todo lo que necesitamos saber sobre las tendencias evolutivas estudiando lo que ocurre con los demes, aunque sólo sea porque las especies pueden actuar como unidades de selección. Importantes lazos comunes unen todos los niveles, pero en los niveles superiores aparecen nuevos modos (de evolución), y la reducción a la selección natural de los individuos no abarca toda la evolución. Nada de la genética de las poblaciones microevolutivas —o de cualquier otro aspecto de la teoría de la microevolución— es erróneo o inadecuado a su nivel. Poco de ello es irrelevante para el estudio de la macroevolución. Pero no lo es todo.

Cuando se elabore una verdadera teoría jerárquica no será enteramente darwiniana (en el sentido estricto de reducción a selección natural de individuos). Pero sospecho que encarnará la esencia de la tesis darwiniana en una forma más abstracta y general. Tendremos una serie de niveles como puntos de partida para la generación de variación y un modo (o conjunto de modos) para la selección de individuos en cada nivel. La superación del darwinismo estricto puede hacer del estilo darwinista de análisis en su forma más general la base de una teoría verdaderamente sintética de la evolución.

S. J. G.