

Capítulo 2: HISTORIA DE LAS TEORÍAS EVOLUTIVAS

Juan Moreno Klemming

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA EVOLUTIVA, MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES-CSIC.

J. Gutiérrez Abascal, 2, 28006-Madrid. E-mail: jmoreno@mncn.csic.es

Desde tiempos remotos han existido mitos sobre el origen de los seres vivos que no han contemplado la evolución de unas formas a otras. Las teorías de Platón y Aristóteles sobre esencias inmutables de las especies fueron posteriormente aprovechadas por el dogma cristiano para explicar la diversidad biológica. Hasta la revolución científica de los siglos dieciseis y diecisiete en Europa no empiezan a acumularse evidencias sobre cambios históricos en flora y fauna que se enfrentan a mil años de dominancia del dogma creacionista. Durante la Ilustración, naturalistas como Buffon y Linneo explican la diversidad de especies como resultado de su adaptación a distintas condiciones ambientales. El concepto de la escala natural de perfección es la idea más establecida para explicar la diversidad biológica, y en ella se basa Lamarck para proponer un mecanismo que haga llegar de una forma a otra. Con la publicación de “El Origen de las Especies” (1859) de Darwin se ofrece por primera vez un modelo consistente que explica la diversidad biológica como derivada de una ascendencia común y de un proceso histórico de cambios, y propone como mecanismo la selección natural actuando sobre la variación beneficiosa heredable para explicar la adaptación al medio y la especiación. La ascendencia común y la existencia de un proceso evolutivo son rápidamente aceptados, pero la resistencia a aceptar a la selección natural como creadora de adaptación y diversidad aún continúa. La genética inicialmente hace énfasis en la variación discontinua y en las grandes mutaciones como fuente de diversidad, negando posibilidades a los cambios graduales. En las décadas de 1930 y 1940, la genética avanzó lo suficiente como para compatibilizar el gradualismo darwinista con la evidencia de variación genética continua. La síntesis de historia natural y genética abre camino al paradigma dominante en la biología evolutiva hasta nuestros días.

Teorías sobre orígenes de la vida antes de la Ilustración

En todas las culturas precientíficas que se han podido estudiar existen y existían cosmogonías particulares que intentaban explicar el origen de los seres vivos y finalmente de la humanidad como resultado de fuerzas sobrenaturales o grandiosos mitos de creación. El pensamiento sobre los orígenes de la vida es un fenómeno tan antiguo como el ser humano. Pero si queremos concentrarnos en el desarrollo de ideas y teorías basadas en fenómenos naturales y no en principios religiosos o míticos, hay que rastrear en el pasado histórico evidencias de conceptos o teorías que no apelen a creencias en creadores conscientes. En un principio, los pensadores cuyas obras han llegado de alguna forma hasta nuestros días intentaron imaginarse los orígenes de los seres vivos, especulando sin trabas sobre primeros principios, generación espontánea o tendencias innatas. Como siempre en la historia del pensamiento, hay que remontarse a los filósofos griegos de los siglos séptimo a quinto antes de nuestra era (Guthrie 1965), cuyas originales teorías sobre el origen de la vida se caracterizan por desdeificar su surgimiento (no es necesario un acto consciente de creación) y por prescindir de cualquier fin o diseño para explicarlo (ausencia de teleología). Estos filósofos fueron sin duda los primeros

en ofrecer explicaciones racionales de los fenómenos naturales que solo apelaran a fuerzas y materiales conocidos, como el calor del sol, el agua o la estructura de la materia. Aunque las teorías de filósofos presocráticos como Tales de Mileto, Anaximandro, Empedocles o Demócrito nos puedan parecer hoy simples o ingenuas, constituyen la primera revolución científica al rechazar lo sobrenatural en favor de explicaciones materialistas. Sin embargo, aunque estuvieron obsesionados con los orígenes del Universo, de la Tierra, de la vida, de los animales y del ser humano, no prestaron atención a los cambios subsiguientes y, por tanto, a una posible evolución.

Repartidos entre las enseñanzas de los filósofos presocráticos había prometedores aspectos para un futuro desarrollo del pensamiento evolucionista, como tiempo ilimitado, generación espontánea, cambios ambientales y un énfasis en cambios ontogenéticos en el individuo. Pero pronto la filosofía griega abandonó estos derroteros para, bajo la influencia de Parménides y posteriormente de Pitágoras y su escuela, moverse progresivamente hacia la metafísica pura influida por las matemáticas. La obsesión por la geometría llevó a la búsqueda de realidades inmutables o esencias bajo las apariencias cambiantes. Llevó con ello al desarrollo del esencialismo o creencia en ideas inmutables y subyacentes a los fenómenos naturales, el

cual es totalmente incompatible con conceptos de variabilidad o cambio necesarios en cualquier pensamiento evolucionista. Estos nuevos conceptos encontraron su más brillante portavoz en Platón, el antihéroe del evolucionismo (Mayr 1982). Cuatro dogmas platónicos tuvieron un impacto especialmente desastroso sobre la biología y especialmente sobre el pensamiento sobre evolución en los siguientes 2000 años. Estos fueron el ya mencionado esencialismo, el concepto de un cosmos vivo y armónico (armonía que no debía ser alterada por cambios), el concepto de un demiurgo o creador en lugar de la generación espontánea (sustituido con facilidad por una deidad omnisciente) y el énfasis en principios incorpóreos o “alma”.

El primer gran naturalista conocido, Aristóteles, podría parecer el sujeto ideal para desarrollar una teoría sobre la evolución. Era un excelente observador y el primero en ver una gradación en los seres vivos desde objetos inanimados a animales pasando por vegetales. Esta fue la base del posterior e importante concepto de la *Scala Naturae* o Gran Cadena del Ser (Lovejoy 1936). Además, fue un estudioso temprano de la adaptación, proponiendo que la función de un objeto vivo era una causa de su existencia, la causa final o como se llamaría más tarde teleológica. Pero mantuvo demasiados conceptos irreconciliables con la evolución como la constancia y eterna inmutabilidad de las especies (basada en las ideas platónicas), sin necesidad de invocar orígenes de ningún tipo (“sin vestigio de un principio, ni perspectiva de un final”). Su fijación en la estabilidad y en un orden eterno tuvo una importancia decisiva para el desarrollo de ideas en los siguientes dos milenios. Así al final del periodo clásico, los pensadores griegos no contemplaban aún la posibilidad de cambios históricos en el mundo orgánico debido a su carencia de un concepto de tiempo o a su obsesión con una eternidad inmutable o con un cambio cíclico perpetuo que siempre retornaba a los mismos orígenes, y debido a su esencialismo. Sin embargo, Aristóteles puso las bases de la historia natural, y solo la evidencia obtenida por la historia natural podría en un futuro permitir inferir la existencia de cambios evolutivos (Mayr 1982).

Después de la caída del Imperio Romano, una nueva ideología, el Cristianismo, se apoderó del pensamiento en Occidente (por problemas de espacio no podemos abarcar a otras tradiciones culturales que tuvieron menor influencia sobre la ciencia moderna). Suprimió la libertad de pensamiento existente anteriormente e impuso el dogma bíblico, que evidentemente no permitía contemplar cambios evolutivos (creador omnisciente, reciente creación). En los inicios se permitió una cierta especulación dada la falta de amenazas ideológicas serias (así San Agustín interpretó libremente la creación), pero pronto el cuerpo dogmático se endureció y llevó durante la Edad Media a un periodo de estancamiento intelectual deprimente. En las universidades escolásticas se establecía la verdad por argumentos legalistas y deductivos, sin apelación directa ninguna a los fenómenos naturales. La visión del mundo imperante e impuesta a finales de la Edad Media estaba basada en el diseño del universo hasta en

sus mínimos detalles por un creador inteligente y en el concepto de un mundo estático e inmutable de corta duración, ambas ideas contrarias a la posibilidad de cambios evolutivos. La reforma protestante posterior representó un retroceso frente a ideas de filósofos y empiricistas ingleses contrarias al esencialismo platónico como Francis Bacon, al reforzar la autoridad de la Biblia. Curiosamente, la llamada revolución científica de los siglos dieciséis y diecisiete, un movimiento confinado casi totalmente a las ciencias físicas, no provocó ningún cambio en el creacionismo imperante (Dijksterhuis 1961). Todos los físicos y matemáticos de la época (Descartes, Boyle, Newton, Pascal) creían en un dios personal y eran creacionistas estrictos. De hecho, su concepto de un mundo creado una vez y mantenido por leyes universales era totalmente incompatible con cambios históricos.

Sin embargo, la propia revolución científica de los siglos dieciséis y diecisiete, al enfatizar la necesidad de un tratamiento racional de los fenómenos naturales, hizo cada vez más inaceptables las explicaciones sobrenaturales. La creencia en un dios que estaba en todos los detalles fue sustituida entre los científicos y filósofos por un dios creador (causa primaria) que dejaba el mundo a merced de leyes universales (las causas secundarias). Hubo principalmente tres desarrollos científicos que contribuyeron a socavar las bases de la ideología imperante y a preparar el terreno al desarrollo de teorías evolutivas. Uno, la creciente percepción de la infinitud del espacio por los avances de la astronomía, con una consiguiente aproximación a la idea del carácter también infinito del tiempo (Toulmin y Goodfield 1965). Otro fue la comprensión por representantes de la nueva ciencia de la geología como Thomas Burnet (1635-1715) o John Woodward (1665-1728) de que la Tierra había estado sometida en el pasado a profundos cambios. Todos los descubrimientos sobre los sedimentos, el vulcanismo, los plegamientos o la erosión contribuyeron a reforzar la idea de la inmensa edad del planeta (Albritton 1980). Por último, el descubrimiento de faunas y floras extrañas y riquísimas durante los viajes de navegantes europeos en los siglos dieciséis a dieciocho, y sobre todo el estudio de los fósiles, pusieron en duda la literalidad del relato bíblico (Mayr 1982). El descubrimiento de fósiles de organismos extintos (¿cómo podían extinguirse seres diseñados por la mente divina?) y la asociación de determinados fósiles con ciertos estratos (estratigrafía) llevaron a Robert Hooke (1635-1703) y a Steno (1638-1686) a la conclusión de que los estratos más bajos presentaban fósiles más antiguos que los estratos superiores. Había una secuencia temporal y se atisbaba una historia de la vida sobre la Tierra desde un origen remoto.

La Ilustración

El siglo dieciocho fue clave para la historia de las teorías evolutivas, ya que fue el periodo en que el concepto de evolución se abrió camino en las mentes de los pensadores más avanzados. Este periodo coincide a su vez con

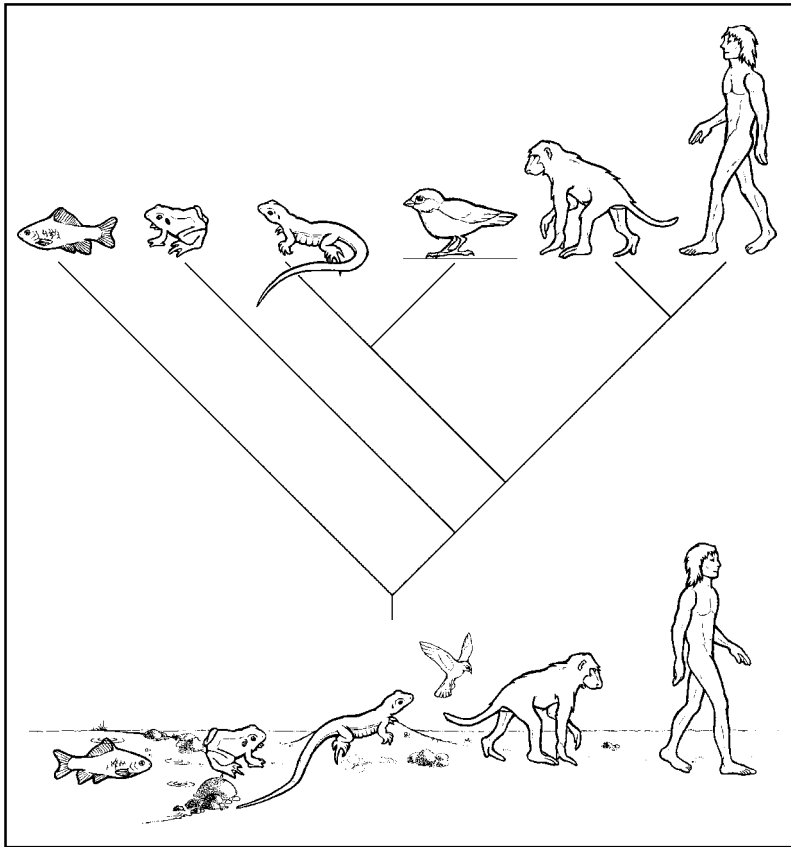


Figura 1. Debajo, típica representación de la evolución en medios populares basada en el concepto de la "Scala Naturae" o escala natural que culmina en el hombre. Encima, la representación filogenética basada en la idea de una ramificación evolutiva en que no existe un encadenamiento directo entre formas actuales ni ninguna tendencia hacia algún objetivo preordenado (Ilustración de Juan J. Luque Larena).

un periodo de intensas transformaciones sociales que alcanzan su apogeo en la revolución de 1789 en Francia. El desgaste en las ciencias naturales de la creencia en un mundo estable se correspondió, en el mundo de las ideas políticas, con el cuestionamiento radical del feudalismo y de las dinastías de inspiración divina. El concepto de "progreso" se hace dominante en los escritos de los pensadores de la Ilustración (Nisbet 1969). Esta conexión entre cambios sociales y políticos y revoluciones científicas se ha interpretado como indicación de la influencia preponderante de las ideologías sociales sobre las teorías científicas (el externalismo en filosofía e historia de las ciencias). En este contexto, ¿es el concepto de evolución una mera transcripción al campo científico de la idea ilustrada de progreso? La idea de progreso es muy antigua e implica crecimiento, desarrollo, finalidad, aproximación a la perfección, como en la idea de Leibniz (1646-1717) sobre la plenitud (todo lo que puede existir existe) y su apogeo en los escritos políticos de Condorcet (1743-1794). Si existiera una conexión directa e inevitable entre el concepto de progreso ilimitado y continuo y la evolución, los grandes naturalistas del dieciocho, imbuidos de pensamiento ilustrado, deberían haber sido evolucionistas. Pero ni Buffon, ni Diderot, ni Bonnet, ni muchos otros, convirtieron el concepto filosófico-político de progreso

en una teoría científica sobre la evolución (Mayr 1982). Y es que progreso puede significar un desarrollo de potencialidades inmanentes sin cambios reales de las esencias o una pulsión interna hacia la perfección como defendía Leibniz, algo reñido con evidencias naturales como la regresión de órganos y la extinción de especies y grupos enteros. El concepto de la *Scala Naturae* tan popular entre los escolásticos y que data de Aristóteles (Lovejoy 1936), fue ya entonces entre los ideólogos del progreso y aún sigue siendo una rémora para una comprensión real de fenómenos evolutivos (Monod 1970). Actualmente, cuando numerosos divulgadores quieren ilustrar la idea de evolución biológica, utilizan una serie o cadena de organismos que pueden ir del gusano al mamífero pasando por peces, anfibios, etc., o de primates fósiles al hombre actual pasando por los consabidos australopitecinos o neandertales de largos brazos y corta frente (Gould 1989). Nada más alejado de las ideas científicas actuales sobre evolución que estas series lineales ilustradas tan populares (Fig. 1). Ello demuestra una vez más que ciertos divulgadores y autores de libros escolares pueden llevar retrasos de más de un siglo en la comprensión de las ideas científicas, ya que Cuvier demolió la realidad de estas series a principios del siglo diecinueve. En definitiva, una interpretación externalista es demasiado simple para explicar por sí sola el avance

de las teorías evolutivas ya que la idea de progreso inmanente pudo retrasar más que facilitar una correcta interpretación de la naturaleza.

Sin embargo, sí hubo aproximaciones y avances por determinados científicos en dicho periodo que allanaron el camino a Lamarck, aunque ninguno puede considerarse un evolucionista. Maupertuis (1698-1759) fue claramente un esencialista, que explicó el origen de los organismos por la generación espontánea continuada de nuevas formas de animales y plantas de entre las que las formas defectuosas eran eliminadas. No hay nada en sus escritos sobre cambios graduales o continuos que hicieran cambiar a estas formas en el curso del tiempo. Buffon (1707-1788) es con Linneo el naturalista más destacado del dieciocho y su "Histoire Naturelle" una obra monumental e importantísima en la historia de la biología (Burkhardt 1977). En ella abordó casi todos los problemas importantes a los que se enfrentarían las teorías evolutivas (concepto de especie, tipos de clasificación, programa interno, fuentes de variación, distribución, hibridación y aislamiento reproductivo, causas de extinción, etc.). Aunque se mantuvo apegado a un concepto tipológico de especie (tipos inmutables y no poblaciones de individuos), lo que le impidió aceptar la posibilidad de evolución, contribuyó a incorporar la idea de evolución

al terreno científico, inició la disciplina de la anatomía comparada que tantas pruebas daría a favor de la evolución, indujo la aceptación de una escala temporal vastísima y fundó la biogeografía, otra fuente de evidencias evolutivas. Como ha resaltado Mayr (1982) en su historia de la biología, Buffon elevó la historia natural a la categoría de ciencia y ejerció una enorme influencia sobre su desarrollo posterior. También el gran naturalista sueco Linneo (1707-1778) contribuyó a sustentar las teorías evolutivas al desarrollar un sistema de clasificación natural jerárquico, que en su momento forzaría la aceptación del concepto de ascendencia común (Mayr 1957). Además, enfatizó la realidad de las especies y la importancia de las relaciones ecológicas entre ellas. En su "Ensayo sobre la Economía de la Naturaleza" (1749) desarrolló la idea de que cada especie está adaptada para cumplir un papel en el ciclo natural de la existencia. Las especies eran más que simples nombres en un catálogo, y su estructura estaba diseñada para un determinado tipo de vida en un ambiente geográfico concreto (había nacido la ecología y el nicho ecológico).

A finales del siglo ilustrado, existían una serie de problemas científicos demandando soluciones como el origen de la diversidad y su aparente organización en un sistema natural y la fascinante adaptación de todos los organismos a las condiciones de su medio. Además, estaban planteadas contradicciones con el concepto de la sabiduría y benevolencia del creador como la extinción de especies y los órganos vestigiales. El creacionismo ofrecía soluciones poco satisfactorias a estos problemas. Era solo una cuestión de tiempo hasta que algún naturalista tuviera la originalidad y el coraje de proponer una solución en conflicto claro con el dogma aceptado. Esta persona fue el biólogo francés Lamarck.

La evolución antes de Darwin

Lamarck (1744-1829), protegido de Buffon y profesor de zoología en París, tuvo una conversión tardía a los 55 años que le hizo abandonar ideas establecidas sobre la inmutabilidad de las especies y abrazar una visión del mundo totalmente innovadora. En los últimos años del dieciocho, Lamarck estudió las colecciones de moluscos del Museo de París, comprobando la existencia de series filéticas con gradaciones casi imperceptibles que retrocedían en el tiempo desde formas del presente hasta estratos del Terciario (Burkhardt 1977). La conclusión sobre un cambio lento y gradual que llevó de unas formas a otras en el transcurso del tiempo debió hacerse inevitable para él. Lamarck también se enfrentaba como sus contemporáneos al problema de las extinciones, fenómeno que negaba la existencia de un universo regido únicamente por leyes inmutables (Newton), el principio de plenitud (Leibniz) o la actualmente popular idea de armonía o equilibrio natural (o como se diría hoy ecológico), ya que un equilibrio con extinciones no sería tal (Lovejoy 1936). Durante los siglos diecisiete y dieciocho, se propusieron tres explicaciones para la desaparición de especies fósiles.

La popular idea de que los animales extintos fueron aniquilados por el diluvio universal se enfrentaba a la evidencia de especies acuáticas extintas. Otra idea era que las especies presuntamente extintas habitaban en lugares todavía inexplorados, solución cada vez menos plausible ante el avance incontenible de la exploración científica. También se explicó la extinción como producto del ser humano, una explicación que ha resultado ser bastante plausible en el caso de las faunas de grandes mamíferos. Lamarck encontró una solución satisfactoria en el cambio gradual de las especies, de forma que los organismos no se habían extinguido realmente sino transformado gradualmente para convertirse en los organismos que actualmente pueblan la Tierra, como propuso en su "Filosofía Zoológica" (1809). De esta forma, el estudio de la evolución, al negar la extinción real, demostraba la armonía de la naturaleza y la sabiduría del creador. Lamarck también introdujo la evidencia de cambios geológicos y el factor tiempo en el estudio de la adaptación. Si las condiciones ambientales habían cambiado tanto a lo largo de la historia de la Tierra y si los organismos estaban perfectamente adaptados al medio como defendían los teólogos naturales como John Ray en su obra "La Sabiduría de Dios manifestada en los trabajos de la Creación" (1691) (la adaptación perfecta era para ellos señal de diseño inteligente), ¿cómo podían los organismos permanecer inmutables? Lamarck se enfrentó así al esencialismo reinante que explicaba los cambios faunísticos como producto de extinciones periódicas (p. ej. Cuvier y sus seguidores), proponiendo cambios lentos y graduales en el transcurso de un vasto periodo de tiempo. Para explicar el origen de nuevas líneas filéticas aceptó la posibilidad de la generación espontánea de organismos poco complejos (aceptando la demostración de Spallanzani sobre la imposibilidad de generación espontánea de organismos complejos), que irían transmutándose en otros más complejos en el transcurso de la evolución (Farley 1977). Los organismos más complejos serían pues los que provienen de líneas más antiguas, y los más sencillos los que más recientemente se han originado (Fig. 2). En este sentido, Lamarck no percibió una ascendencia común de todos los seres vivos como ramificaciones desde un tronco común como propugnaría más tarde Darwin (Fig. 2). Lamarck fue sin duda el primer evolucionista al sustituir un mundo estático por otro fluido y en cambio permanente (las largas listas de precursores propuestas en ciertas historias de la biología suelen ser intentos de restar importancia a la valentía intelectual y originalidad tanto de Lamarck como de Darwin). Ni siquiera se paró ante el carácter único del ser humano, considerándolo un producto de la evolución y especulando abiertamente sobre su origen.

Si actualmente las teorías de Lamarck son consideradas como un paso en falso en el estudio de la evolución por la mayoría de los científicos es sin duda por los mecanismos que propuso para explicarla. La primera causa del cambio evolutivo según Lamarck era la tendencia inmanente a un aumento de la complejidad organizativa en los seres vivos, ley natural que no necesita explicación ya que proviene directamente de la sabiduría del creador (de

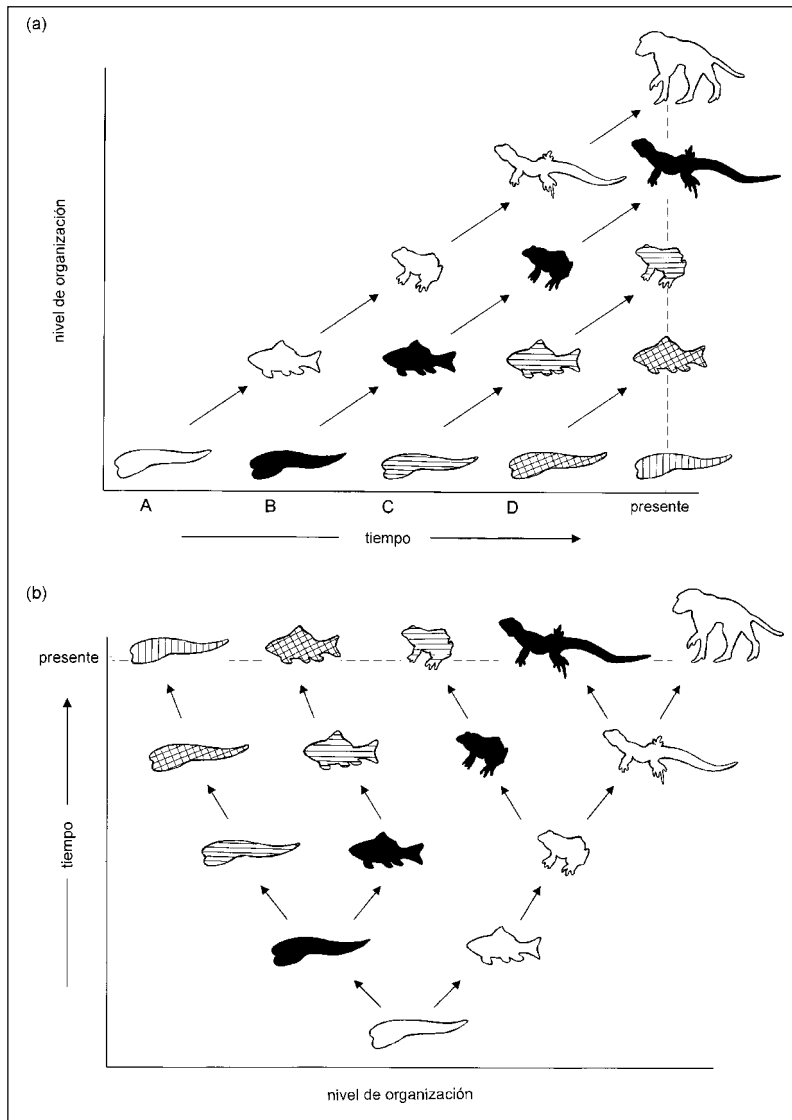


Figura 2. (a) Idea lamarckista sobre la evolución de formas de complejidad creciente en líneas filéticas paralelas desde su surgimiento por generación espontánea desde material orgánico no vivo. Los diferentes rellenos indican que las formas del mismo nivel de complejidad en diferentes líneas evolutivas no necesitan ser iguales. (b) Idea darwinista sobre la ramificación de formas desde un ancestro común. No hay formas superiores o inferiores en una determinada escala de complejidad sino organismos adaptados a diferentes modos de vida (Ilustración de Juan J. Luque Larena basada en Jablonka y Lamb 1995, pág. 5).

nuevo la *Scala Naturae*, Lovejoy 1936). La segunda era la capacidad de los organismos para responder a cambios en las condiciones ambientales y restablecer la perfecta armonía con su medio. Los cambios ambientales inducirían una modificación de sus necesidades, que a su vez determinaría cambios en su conducta tendentes a satisfacer las nuevas necesidades o nuevos hábitos, y éstos por último requerirían el uso más frecuente de ciertas estructuras u órganos, lo que conllevaría su mayor desarrollo o tamaño (empleó para ello ideas en fisiología sobre movimientos de fluidos en el organismo debidos a la acción de excitaciones extrínsecas). Así la variación sería causada por el ambiente mismo, algo totalmente distinto al mecanismo que más tarde propondría Darwin (Fig. 3). La idea de que la necesidad crea o modifica el órgano estaba en-

tonces muy difundida y fue utilizada por Lamarck para explicar las transiciones entre taxones, entre los que no podía haber discontinuidades. Lamarck llamó al principio de uso y desuso (el desuso debilitaría los órganos) su primera ley, y es todavía una idea muy difundida entre amplios sectores de población. Pero para que las modificaciones produjeran cambios evolutivos era necesaria una segunda ley, la herencia de caracteres adquiridos. Este concepto era de aceptación universal desde los tiempos más remotos (Zirkle 1946), por lo que Lamarck no tuvo que inventarlo sino solo ponerlo al servicio de la evolución (aunque es el principal punto del posterior paradigma neolamarckista). Para Lamarck la adaptación era el producto inevitable de dicho mecanismo al ajustar las modificaciones en los organismos a los cambios ambientales. El modelo propuesto por Lamarck para explicar cambios evolutivos era pues muy complejo (uso y desuso, herencia de caracteres adquiridos, generación espontánea, tendencia inmanente a mayor complejidad) pero al mismo tiempo muy persuasivo en un ambiente favorable de antemano hacia todas las intuitivamente razonables ideas en que se sustentaba. Ello explica su enorme aceptación aún en nuestros días en círculos no científicos. Sin embargo, los datos de la realidad no han confirmado su paradigma, aunque recientes evidencias moleculares parecen sugerir la posibilidad de ciertas modificaciones inducidas por el ambiente que serían heredables. Jablonka y Lamb (1995) han rescatado la posibilidad de la herencia de ciertos caracteres adquiridos (herencia epigenética), reivindicando así lo mejor de la tradición científica lamarckista. Lamarck fue sin duda el primer evolucionista genuino, defensor de cambios graduales y de la inmensa edad de la Tierra y promotor de la importancia de la conducta

y del ambiente. Su propuesta provocó y provoca una respuesta mucho menos virulenta que la que ha provocado Darwin entre los defensores de una realidad con algún sentido humano, al ofrecer al menos un atisbo de cambio guiado (aunque sea por el ambiente) frente al ciego algoritmo promovido por el darwinismo (Dennett 1995). Actualmente se utilizan sus ideas como alternativa a la idea de Darwin sobre el enorme potencial de un mecanismo inevitable y de cortas miras sin dirección ni rumbo. Sin embargo, en la existencia de cambios evolutivos en la historia de la vida, ambos autores coincidieron plenamente.

Aunque las ideas revolucionarias de la Ilustración se vieron sucedidas por una reacción política durante el siglo diecinueve, la acumulación de desarrollos científicos que favorecían a las teorías evolutivas continuó y fue pro-

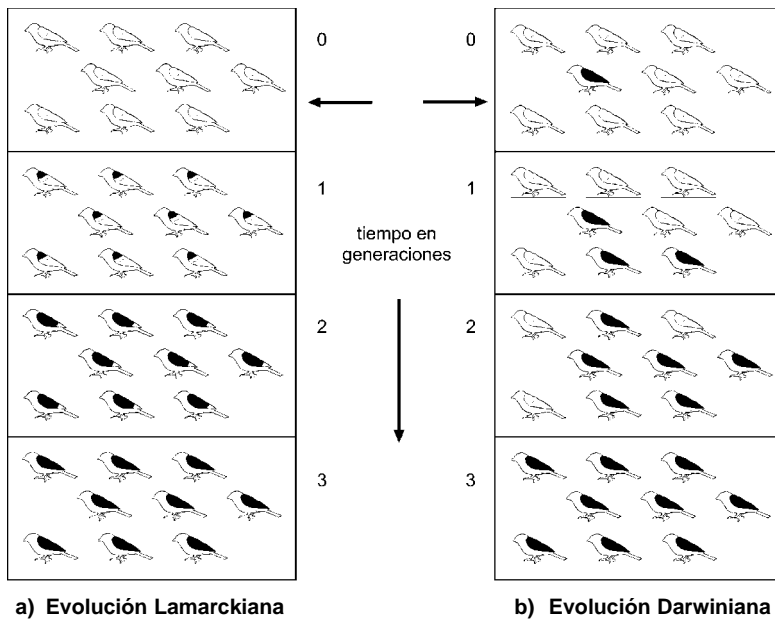


Figura 3. (a) La evolución según Lamarck se produce por adaptación progresiva de cada uno de los individuos de una población a cambios ambientales, representada aquí por la adquisición de alas y dorso oscuro en un ave. En cada generación aumenta el grado de adaptación por los principios de uso y desuso y ajustes fisiológicos. Estos cambios son transferidos a las siguientes generaciones por la herencia de caracteres adquiridos en cada generación. (b) La evolución según Darwin se produce por la aparición al azar por mutación de variantes con mayor éxito que el resto de la población para sobrevivir y reproducirse en circunstancias ambientales cambiantes. Estos variantes, cuyas nuevas propiedades son heredables, se hacen cada vez más frecuentes en la población por un proceso de selección en cada generación al legar más descendientes que los demás miembros de la población a las siguientes generaciones (selección natural) (Ilustración de Juan J. Luque Larena basada en Jablonka y Lamb 1995, pág. 9).

bablemente más decisiva que la idea de progreso social para explicar su posterior triunfo. En Francia Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) y Cuvier (1769-1832) dominaron la escena durante la primera mitad del siglo junto con Lamarck. Geoffroy propuso la inducción directa de modificaciones drásticas en los organismos por cambios ambientales, algo que Lamarck negó al requerir un cambio de hábitos y conductas previo a cambios orgánicos. En esta teoría de la inducción directa, Geoffroy se adelantó a saltacionistas posteriores como Goldschmidt (1940). También propuso que muchas modificaciones inducidas resultarían deletéreas y serían eliminadas, pero tampoco concibió cambios graduales y una ascendencia común (Jacob 1970). Sus ideas presuponían más la activación de potenciales inmanentes que una auténtica evolución. Cuvier contribuyó más que nadie a allanar el camino para una teoría evolutiva aunque se resistió a ver la evidencia (Coleman 1964). Fundó la Paleontología al asociar distintas faunas fósiles de mamíferos a distintos estratos, y demostró concluyentemente la realidad de la extinción (parecía improbable que los paquidermos fósiles que descubrió hubieran pasado desapercibidos en algún lugar remoto). También negó la posibilidad de la generación espontánea al defender el postulado “Omne vivum ex ovo”, facilitando así la posibilidad de concebir una ascendencia

común. Sin embargo, Cuvier fue hasta su muerte un acérrimo oponente de cualquier idea evolutiva, en parte debido a su apego al esencialismo y a la discontinuidad entre formas animales. Contrariamente a los defensores de la *Scala Naturae* y de Lamarck, Cuvier no vislumbraba ningún aumento continuado en la complejidad o perfección de los organismos, solo discontinuidades y especialización. Para él no existía una escala de perfección ya que cada animal estaba perfectamente adaptado a su particular forma de vida. En ese sentido se anticipó al consejo de Darwin de nunca decir “superior” o “inferior” de un organismo. Hay que mencionar aquí que Cuvier al negar la existencia de un solo linaje de animales (propuso cuatro ramas totalmente separadas entre sí) contribuyó a destruir la tan popular idea de la *Scala Naturae* o serie continua de perfección que parecía sugerir el diseño del creador con un fin predeterminado, la creación del ser humano. Descartó la importancia de la variación geográfica que solo afectaba a caracteres superficiales, mientras que los caracteres esenciales no variaban ni en el tiempo ni en el espacio. Al no detectar estados intermedios entre sus fósiles de mamíferos negó el gradualismo de Lamarck. Aunque fue el primero en distinguir entre homologías (parecidos debidos a ascendencia común) y analogías (parecidos debidos a similitud de función), no sacó la conclusión de que las homologías

indicaban parentesco evolutivo. Su énfasis en la interrelación armónica entre todas las partes de un organismo le hizo rechazar la posibilidad de que los hábitos determinaran cambios estructurales sin destruir totalmente el funcionamiento del organismo. En ese sentido fue un firme defensor del plano inalterable de construcción o “Bauplan” utilizado posteriormente por Gould y Lewontin (1979) contra el adaptacionismo. Cuvier hizo hincapié en el carácter violento y dramático de los cambios geológicos, propugnando inmigraciones de otros lugares para explicar la sustitución de faunas fósiles. Esta tendencia a valorar la importancia de grandes catástrofes naturales ha sido reivindicada en la actualidad por numerosos paleontólogos (Ward 1997). La posibilidad de que los organismos supervivientes a las catástrofes evolucionaran posteriormente, no se le ocurrió, sin embargo, a Cuvier. Cuvier es un claro ejemplo de que no todos los científicos brillantes y con grandes conocimientos están capacitados para concebir una teoría nueva que explique los hechos acumulados, o como diría Kuhn (1962) para cambiar de paradigma científico.

En Inglaterra, las ciencias naturales estaban totalmente dominadas por la geología durante la primera mitad del diecinueve. Al mismo tiempo existía allí más que en otro lugar una estrecha alianza entre ciencia y dogma cristiano

desde los tiempos de John Ray. Si los físicos pretendían explicar la naturaleza como producto de las leyes universales presuntamente instituidas por una entidad divina, los naturalistas debían explicar las minuciosas y fascinantes adaptaciones de los organismos vivos a su medio como producto del diseño detallista del creador. Si los físicos solo percibían una divinidad remota que abdicaba su control directo en favor de las leyes universales, la llamada “Teología Natural” de los naturalistas ingleses de los siglos diecisiete a diecinueve era una forma de honrar al creador estudiando las innumerables maravillas que había diseñado (numerosos párrocos de provincias eran naturalistas aficionados en aquella época). La “Teología Natural” de Paley (1802) es sin duda la obra cumbre de esta curiosa fusión de religión y ciencia, que tuvo pronto que confrontar la evidencia sobre órganos vestigiales, sufrimientos infligidos por parásitos y enfermedades o terribles catástrofes naturales y extinciones (ningún creador benevolente diseñaría una naturaleza así). Aunque la teología natural no se podía tener en pie desde el punto de vista científico (Hume en su “Diálogos concernientes a la Religión Natural” de 1779 realizó una crítica devastadora de su base filosófica), contribuyó una gran cantidad de información sobre adaptaciones que demandaban una explicación científica. En Paleontología, la evidencia sobre sustitución de faunas fósiles hábilmente soslayada por Cuvier fue explicada mediante la invocación de periódicas catástrofes planetarias seguidas de nuevas creaciones cada vez más perfectas. Esta es la doctrina progresionista, una nueva versión de la *Scala Naturae* (Bowler 1976). El devoto naturalista suizo Louis Agassiz propuso que cada creación reflejaba una maduración progresiva del plan divino sin darse cuenta que ello implicaba la periódica reparación de errores e imperfecciones, algo bastante inconsistente con cualquier idea religiosa seria.

El gran geólogo Lyell (1797-1875), campeón del uniformitarismo, ha sido propuesto como mentor de la teoría de Darwin, a pesar de ser un claro oponente de cualquier posibilidad de evolución. El uniformitarismo defiende que las mismas causas han actuado siempre y con la misma intensidad sobre la configuración de la superficie terrestre, y que no existen cambios direccionales en la historia de la Tierra (Rudwick 1972). Hay, por tanto, que explicar los cambios del pasado por factores actualmente operantes. El gradualismo implícito en esta teoría, ya estaba plasmado en los escritos de Buffon y Lamarck, por lo que Darwin no necesitaba deducirlo de Lyell. Y, sin embargo, la negación por Lyell de cambios direccionales y su idea de un mundo estable o sometido a cambios cíclicos era irreconciliable con cualquier teoría evolutiva (Ospovat 1977). Aunque las ideas de Lyell fueron más un estorbo que una ayuda para el desarrollo del darwinismo (Mayr 1982), su énfasis en las causas de la extinción de especies y en el origen de las nuevas especies creadas para sustituirlas estimularon el interés inicial de Darwin al leer los “Principios de Geología” de Lyell. Darwin se basó en Lyell y en la realidad de las especies más que en las ideas de Lamarck al enfocar el desarrollo de su teoría. Otra obra que se ha considerado precursora del darwinismo es “Ves-

tigios de la Historia Natural de la Creación” publicada anónimamente por el divulgador inglés Robert Chambers en 1844. Chambers provocó un gran revuelo al proponer que la fauna había evolucionado lenta y gradualmente en el transcurso del tiempo geológico sin asociación a sucesos catastróficos ambientales. Sus especulaciones sobre mecanismos basados en la ontogenia y en la recapitulación fueron duramente atacados por los críticos al no tener base científica. Sin embargo, su obra convenció a muchos de la realidad de la evolución y provocó todas las argumentaciones antievolucionistas que debería desmontar Darwin en su obra posterior. Herbert Spencer (1820-1903) también ha sido citado como precursor de Darwin a pesar de su ignorancia en biología y su limitada asimilación de los conocimientos científicos de su época. Las ideas de Spencer solo sirvieron como fuente de confusión posterior. Él propuso sustituir el término “selección natural” por la “supervivencia de los más aptos”, una expresión fácilmente considerada circular o tautológica y fuente de innumerables críticas mal informadas del darwinismo. También propugnó la herencia de caracteres adquiridos (algo en consonancia con las ideas lamarckistas), y fue el principal portavoz de una teoría social basada en una lucha brutal por la existencia llamada erróneamente “Darwinismo Social” (Hofstadter 1944), más tarde utilizada por el nacionalsocialismo alemán (Schipman 1994). Hay que resaltar que la misma ni fue respaldada por Darwin ni tiene absolutamente nada que ver con el darwinismo como conjunto de teorías científicas. Como señaló el propio Darwin, no se deben deducir principios morales del funcionamiento de la naturaleza.

En Alemania existía a principios del siglo diecinueve la llamada “Naturphilosophie”, un movimiento romántico de rechazo al mecanicismo newtoniano que no ha dejado huella científica importante pero que aceptaba a la evolución como desarrollo de potencialidades preexistentes. En contraste con Inglaterra, en Alemania la aceptación de la evolución como posibilidad era generalizada entre los naturalistas antes de 1859. Sin embargo, y a pesar del amplio elenco de zoólogos y anatomistas existente, nadie elaboró una teoría evolutiva genuina. Los biólogos alemanes parecen haber rechazado más tarde el evolucionismo como algo especulativo, concentrándose en trabajos de fisiología, citología y embriología, y abandonando el campo de la historia natural hasta la llegada de Weismann y Haeckel (Mayr 1982). Fuera de Europa y América (la ciencia postnacentista es un producto de la cultura europea) no existía antes de 1859 una comunidad científica preparada para asumir teorías evolutivas.

Desde la publicación por Lamarck de la “Filosofía Zoológica”, un acúmulo de evidencias hacía inevitable confrontar la idea de un cambio evolutivo en la historia de los seres vivos. La sucesión de faunas fósiles desvelada por Cuvier socavando la inmutabilidad de la creación, la variación geográfica dentro de la misma especie desbancando al esencialismo tipológico, la persistencia de ciertos organismos a través de las eras contradiciendo al catastrofismo universal, la fertilidad de ciertos híbridos refutando las inalterables barreras entre especies, la exis-

tencia de órganos vestigiales o rudimentarios refutando al diseño perfecto, las homologías descubiertas por la anatomía comparada (p.ej. la presencia de arcos branquiales en los embriones de vertebrados terrestres y los huesos del oído interno de los mamíferos) desvelando la ascendencia común y muchos otros hechos clamaban por una explicación científica ajena a los caprichos arbitrarios de un creador. Y, sin embargo, todas las autoridades científicas reconciliaron esta evidencia con un mundo estable y reciente o con un mundo cíclico sin dirección temporal o con una serie arbitraria de catástrofes. Hasta que el 24 de noviembre de 1859 se publicó un libro que cambiaría la percepción humana de la naturaleza para siempre.

Darwin

Aunque periódicamente periodistas, divulgadores y científicos más o menos heterodoxos celebren la defunción del darwinismo (llevan más de un siglo celebrándola por adelantado), la realidad es que las teorías enunciadas por Charles Darwin (1809-1882) en “El Origen de las Especies” (1859) y otras obras posteriores siguen plenamente vigentes, guían la investigación en un creciente número de especialidades de la biología y están influyendo cada vez más a las ciencias sociales y las humanidades. La mejor prueba de su actualidad y vigencia es la gran cantidad de detractores que aun sigue atrayendo, algo que una teoría obsoleta raramente consigue. Lo que más preocupó desde el principio y sigue preocupando a críticos que van desde profesionales de la religión a biólogos no convencidos, pasando por estudiosos de las ciencias humanas, es que dichas teorías han desmontado el artificio científico creado para demostrar un mundo estable y diseñado para el ser humano y han dejado en su lugar una naturaleza cambiante y caótica dominada por un mecanismo algorítmico de cortas miras, sin previsión ni finalidad alguna, pero implacable e inevitable, lo que Darwin llamó la selección natural (Jacob 1982). Una prueba de la peligrosidad para ideologías reaccionarias y alienantes de la idea básica de Darwin es que los gobernantes en los países islámicos o en ciertos estados conservadores de los EEUU continúan poniendo trabas al darwinismo. ¿Y qué decir de la imposición brutal del paradigma neolamarckista por Lysenko durante la dictadura de Stalin? Pero antes de repasar los principales aspectos de la teoría darwinista que serán tratados con detenimiento en otras partes del libro, es necesario repasar algunos puntos de la biografía de uno de los, sin duda, mayores científicos que han existido.

Darwin fue un naturalista nato ya antes de embarcar por cinco años en el famoso viaje del Beagle (1831-1836). Poseía un conocimiento asombroso sobre todo tipo de organismos además de una excelente preparación en Geología. Cualquier lector del relato de su viaje queda impresionado ante el detalle y acierto de sus observaciones sobre cualquier aspecto de la naturaleza y ante su insaciable curiosidad (Darwin 1959, reedición). Sus libros posteriores sobre lombrices (Darwin 1881), animales y plantas domésticas (Darwin 1868), polinización de orquídeas (Darwin 1862), formación de arrecifes de coral

(Darwin 1851) o conducta animal (Darwin 1871, 1872) entre otros, son un prodigio de finura en la observación, profundidad en el análisis, experiencia naturalista e ideas tan originales, que aún hoy son fuente de inspiración para estudiosos de la naturaleza (recomiendo su lectura a cualquier naturalista actual). Podría decirse que su mente en muchos aspectos se adelantó en más de un siglo a las de sus contemporáneos (Ghiselin 1969). Durante su estancia en Argentina durante el periplo del Beagle adquirió una enfermedad que le atormentaría para el resto de su vida, convirtiéndole casi en un inválido. Al regreso de su viaje contrajo matrimonio y se retiró a una casa de campo cerca de Londres donde redactaría casi toda su obra sin realizar ningún viaje más. Hay algunos datos erróneos sobre su biografía pero ampliamente propagados en ciertos relatos divulgativos. Uno es que llegó a su teoría durante su estancia en las Islas Galápagos durante el viaje del Beagle. La prueba de que su idea sobre la especiación no estaba aun madura en Galápagos es que no se preocupó en muchos casos de identificar en qué isla había recogido sus muestras. El carácter específico de las muestras de sinsontes de tres islas distintas en Galápagos (no de los famosos pinzones de Darwin) analizadas en Inglaterra por John Gould sí le permitieron posteriormente interpretar el proceso de especiación geográfica (marzo de 1837) (Ruiz y Ayala 1999). En julio de 1837 inició la escritura de sus cuadernos de notas sobre “Transmutación de Especies”. Esto nos lleva a otra falacia propagada en numerosas publicaciones con el fin de desprestigiar a la teoría a través de su autor. Esta es que el naturalista inglés Alfred Russell Wallace (1823-1913) fue el primero en desarrollar la teoría de la selección natural pero fue obstaculizado en la publicación de la misma para permitirle a Darwin ser el primero (Quammen 1996). Este relato suele basarse en que Wallace escribió al propio Darwin en junio de 1858 presentándole sus ideas y pidiéndole comentarios. Darwin, que llevaba 20 años acumulando datos para sustentar su teoría, se quedó anonadado ante la coincidencia en los planteamientos de ambos sobre el mecanismo de la evolución. Para que el trabajo callado de Darwin durante dos décadas no fuera menoscabado por la prioridad del artículo de Wallace, los amigos de Darwin Lyell y Hooker presentaron en julio de 1858 dicho artículo junto con un ensayo de Darwin escrito en 1844 ante la Sociedad Linneana de Londres. De esa manera no se dio prioridad temporal a ninguno de los autores. Pero el hecho es que dicha publicación académica pasó desapercibida para el gran público (una teoría tan novedosa no se podía defender en un artículo). Darwin tuvo que abreviar su recogida de información y redactar en 9 meses un resumen de su obra (¡de 490 páginas!) que fue publicado mucho antes de lo que hubiera deseado su autor, el “Origen de las Especies”. Y esta obra sí que resultó ser noticia por el carácter aplastante de la evidencia acumulada por Darwin y por la elaboración de sus argumentos. Se publicaron de ella 6 ediciones que se agotaron siempre en pocos meses. Ni Darwin copió nada de Wallace como demuestran sus cuadernos de notas llenos de evidencias evolutivas desde 1837, ni impidió la publi-

cación del artículo de Wallace. Tampoco se puede comparar un artículo breve presentando una teoría original con una obra monumental de acumulo de datos, defensa articulada de argumentos y elaboración teórica como es el libro de Darwin (Desmond y Moore 1991). El propio Wallace lo reconoció al considerar siempre a Darwin como el principal artífice de la teoría y expresar siempre su profunda admiración por él y su obra. Habría que añadir que Wallace nunca asumió todas las implicaciones de su teoría y se negó a aceptar que la inteligencia humana tuviera un origen evolutivo (Wallace 1891).

Hay dos grandes contribuciones de Darwin a la ciencia que conviene separar: una es su demostración de un proceso histórico de desarrollo de nuevas formas de vida a partir de otras por cambios graduales, y la otra es su propuesta sobre el mecanismo que determina dichos cambios, es decir, la selección natural (Mayr 1982). En cuanto a la primera, Darwin tuvo que enfrentarse al argumento sobre una edad de la Tierra insuficiente para tantísimos cambios graduales entre formas de vida. Acertó bastante más que el insigne físico Lord Kelvin que se equivocó en un orden de magnitud y calculó una edad máxima de 100 millones de años para el planeta (Burchfield 1975). Darwin acertó en el orden de magnitud, es decir, algunos miles de millones de años. Existe consenso actualmente de que sí ha habido tiempo suficiente, sobre todo después de haber estudiado tasas de evolución rapidísimas en poblaciones actuales. Sobre las aparentes discontinuidades entre edades en el registro fósil, Darwin insistió en la imperfección de dicho registro, algo que nadie negaría hoy día (la radiación explosiva en el Cámbrico no es necesariamente problemática para una explicación gradualista, Conway-Morris 1999). Los argumentos sobre cambios bruscos en la estructura de los organismos se siguen utilizando hoy día por los partidarios del puntuacionismo en evolución como una alternativa al modelo de evolución gradual de Darwin (Eldredge y Gould 1972, Eldredge 1985). Darwin siempre propuso explicaciones ecológicas a fenómenos como las radiaciones adaptativas (conquista de nuevos nichos ecológicos), y consideró únicos a los patrones evolutivos de cada especie o grupo de especies. Negaba, por tanto, cualquier sencilla regla aplicable a todos, algo inaudito para los físicos con sus leyes universales (los físicos tratan generalmente fenómenos de una simplicidad apabullante para un biólogo). Consideró que las extinciones eran la consecuencia ineludible de la evolución al no poder ciertas especies adaptarse a cambios en su medio, incluyendo el medio a otras especies (p. ej. muchas especies no podrán adaptarse a la explosión demográfica humana). La teoría de la ascendencia común permitió comprender por qué era tan obvio clasificar a los seres vivos en un sistema natural como el linneano, con agrupaciones de especies progresivamente más inclusivas (Ghiselin 1969). Cuanto más baja o menos inclusiva era la jerarquía de clasificación (género por debajo de familia, etc.), mas tardíamente se habían separado los linajes originarios de dichas especies. Lamarck nunca pudo explicar la jerarquía linneana al pensar en linajes separados de creciente complejidad sin una ascendencia común (en realidad nunca rompió con la Escala Natural). La eviden-

cia de una ascendencia común de todos los seres vivos hizo añicos a la posición separada del ser humano y de los supuestos antropocéntricos de todas las religiones y de casi todas las escuelas filosóficas (Ruse 1979). Darwin también refutó las llamadas “leyes de creación” en biogeografía al demostrar que las faunas y floras no eran producto inmediato del clima (p.ej. la fauna patagónica y europea se parecen en poco). Según él, la distribución de especies podía explicarse por las capacidades dispersoras de los organismos en relación con barreras geográficas (mares, cordilleras, etc.), siendo las distribuciones separadas recuerdos de distribuciones previamente continuas. Hasta bien entrado el siglo veinte no alcanzó la ciencia de la biogeografía a los avances teóricos y conceptuales de Darwin (Ghiselin 1969). En morfología, Darwin suplantó el concepto esencialista de arquetipo ideal (la “unidad de plan” de Aristóteles) de los morfólogos idealistas como Richard Owen (1804-1892) por el de ancestros comunes, explicándose así la diferencia entre homologías (derivadas del mismo órgano o estructura en un ancestro común) y analogías (derivadas de una función común). Aunque la morfología postdarwiniana aceptó el principio de ascendencia común y se concentró durante un siglo en la búsqueda de homologías y la determinación de filogenias, hasta muy recientemente apenas tuvo en cuenta a la selección natural como fuente de cambios morfológicos o utilizó principios lamarckistas como el de uso y desuso para explicarlos o principios geométricos y físicos (Thompson 1917). La embriología por último dio a Darwin uno de sus argumentos anticreacionistas más potentes. Si las especies habían sido creadas, su ontogenia debería conducir desde el huevo hasta el adulto por la ruta más directa. ¿Por qué todas esas complicaciones como que los embriones de vertebrados terrestres desarrollen arcos branquiales o una notocorda? Según Darwin la única explicación plausible era que las adquisiciones evolutivas más recientes solían afectar al estado de adulto que era el que estaba sometido a mayores presiones selectivas y dejaban en las formas embrionarias rasgos derivados de antepasados evolutivos. Las interpretaciones alternativas estaban basadas en la *Scala Naturae*, en que los organismos más complejos iban pasando por estadios adultos de formas más primitivas, algo descartado en embriología por los trabajos de Von Baer (Ospovat 1976). En definitiva, la teoría de la ascendencia común enunciada por Darwin resolvió los enigmas de muchas ramas de la biología (paleontología, taxonomía, biogeografía, morfología, embriología) que habían persistido durante generaciones. Es por ello que constituye la principal teoría unificadora de la biología (Mayr 1982).

No voy a comentar en detalle la otra aportación teórica fundamental de Darwin, el mecanismo de la selección natural, ya que se tratará en el Capítulo 7, aunque sí quiero resaltar algunos detalles históricos sobre su génesis. Se ha hecho mucho hincapié en la influencia de la lectura de Malthus por Darwin en 1838 para su concepción del mecanismo evolutivo (referencias en Ruiz y Ayala 1999). En este sentido, algunos autores presentan al darwinismo como una mera adaptación al mundo natural de la revolución industrial triunfante basada en una competencia ca-

pitalista feroz (Levins y Lewontin 1985). Estos análisis historicistas no mencionan que el darwinismo resultó tremendamente ofensivo para muchos miembros de las clases dominantes de la época (Hodge 1974) y fue inicialmente bien recibido por Marx y sus seguidores como contribución a una concepción materialista de la naturaleza. Los marxistas, sin embargo, siempre trazaron una línea divisoria entre la humanidad, que sólo se regía por las leyes del desarrollo social, y el resto de los seres vivos, cuya evolución se explicaba por el darwinismo (Singer 2000). Darwin ya conocía por otras lecturas el enorme potencial reproductor de los organismos (Ghiselin 1969). Lo que cristalizó en su mente al leer el “Ensayo sobre Población” (1798) de Malthus fue la comprensión de la importancia de la competencia entre individuos de la misma especie, y lo diferente que era esta competencia a una competencia tipológica entre especies (curiosamente muchos divulgadores piensan en la lucha por la existencia enunciada por Darwin como la lucha entre el león y el antílope cuando Darwin pensaba más en la competencia entre leones o entre antílopes por generar descendencia). Desarboló la posibilidad del equilibrio natural enunciado por la Teología Natural que suponía que los organismos se reproducían sólo hasta el punto necesario para mantener el presunto equilibrio (muchos ecólogos y divulgadores de lo natural siguen hablando hoy como los teólogos naturales del diecinueve pero sin divinidad vigilante). Darwin aprendió más que de los economistas como Malthus de los criadores de animales domésticos, tomando de ellos un concepto de enorme importancia, el de la individualidad de cada miembro de la manada. Gracias a ese concepto, Darwin pasó de un pensamiento tipológico a uno poblacional. Esta revolución de considerar a las especies como formadas por poblaciones de individuos, todos diferentes entre sí, es una contribución fundamental del darwinismo (Ghiselin 1969) que es totalmente ajena a las ciencias físicas y que no ha sido aceptada aún en ciertos círculos científicos y filosóficos (p. ej. Lamarck nunca contempló a individuos diferentes dentro de una especie). La selección natural es un concepto estadístico, ya que poseer un genotipo mejor adaptado a circunstancias inmediatas no garantiza el éxito reproductor, solo una mayor probabilidad de obtenerlo. Se confunde a menudo el concepto de selección natural con el de eliminación de las aberraciones o desviaciones del tipo característico de una especie (p. ej. Zirkle 1941), una idea esencialista propugnada por Maupertuis y muchos otros antes de Darwin. Ambos conceptos, no tienen nada que ver, pues para Darwin no hay tipo característico ni esencia alguna de la que desviarse. Un proceso de simple eliminación no puede crear nada nuevo, y solo fue propuesto para justificar la existencia de tipos inmutables.

Darwin relegado y recuperado

La resistencia al darwinismo fue muy fuerte entre muchos coetáneos de Darwin y continúa hoy día entre sectores académicos y ajenos a la ciencia. Si la evolución como tal y la evolución por ascendencia común han sido

ampliamente aceptadas por la comunidad científica y hasta por representantes del estamento religioso (Juan Pablo II ha llegado a aceptar la realidad de cierta evolución recientemente), el carácter gradual de la evolución y el mecanismo de la selección natural siguen encontrando una fuerte resistencia no siempre basada en datos científicos (Mayr y Provine 1980). Ni siquiera defensores acérrimos de Darwin como Thomas Huxley aceptaron la selección natural. Solo ciertos naturalistas como Wallace o Henry Bates (descubridor del mimetismo batesiano, otra prueba elegantísima del poder de la selección natural) fueron seleccionistas a ultranza. Las críticas a la selección natural fueron generalizadas desde un principio (Hull 1973). En primer lugar la selección natural eliminó la necesidad de un diseñador divino y la existencia de una teleología cósmica o finalismo (Dennett 1995). Contribuyó también a desbancar al esencialismo reinante al mostrar una inmensa variabilidad en la naturaleza y una casi infinita posibilidad de cambios dado un suficiente periodo de tiempo (Mayr 1982). La objeción a menudo expresada por críticos de que las maravillosas adaptaciones del organismo no se pueden deber exclusivamente al ciego azar confunde la producción de nueva variación, que sí se debe a fenómenos estocásticos según la teoría, con la dirección impresa a los cambios por las presiones selectivas. La falta de pruebas experimentales ha sido otra crítica muy utilizada, crítica que no se aplica con la misma saña a ciencias como la cosmología o la geología de difícil comprobación experimental. En este tipo de ciencias se pueden formular hipótesis basadas en observaciones, que pueden ser luego comprobadas con nuevas observaciones (Hull 1973, Hodge 1977). Esto es lo que en esencia llena las casi 500 páginas de “El Origen de las Especies”. Disciplinas enteras actuales como la ecología evolutiva, la ecología de la conducta o la sistemática utilizan el método comparado como herramienta científica al igual que lo hizo Darwin (Harvey y Pagel 1991). Él también impuso la legitimidad de las preguntas de “por qué” ante fenómenos naturales (Gillespie 1979). Otro tipo de preguntas suelen responderse con puras descripciones que acaban llevando al por qué de así y no de otra manera (Dennett 1995). Esta forma de abordar la naturaleza es una herramienta heurística de gran valor, como se podrá deducir de las páginas de este libro. Según el influyente filósofo de la ciencia Karl Popper (1972), la teoría de la selección natural no es verdaderamente científica al no poder ser falseada mediante pruebas experimentales. El argumento de Popper es erróneo ya que existen innumerables datos imaginables que contradirían la generalidad de la teoría. P. ej. cambios saltacionistas que llevarán a organismos viables, o modificaciones fenotípicas inducidas directamente por cambios ambientales en todos los miembros de una población y transmitidos a generaciones siguientes, o cualquier evidencia de generación espontánea, falsearían la teoría al evidenciar mecanismos alternativos que pueden determinar cambios evolutivos (intentos de falsear la teoría empíricamente llevan más de un siglo realizándose). Otra fuente de resistencia procede del rechazo a cualquier base biológica del comportamiento humano bajo el

lema “todo en la conducta humana es cultural”, tradición científica en ciencias humanas que probablemente proviene de la creencia en una capacidad de progreso social ilimitado de la Ilustración. Esta escuela, como en el caso de la antropóloga Margaret Mead, ha llegado a falsificar información para justificar la infinita maleabilidad de los patrones culturales humanos (Freeman 1983). Por último están las objeciones clásicas sobre la imposibilidad del desarrollo gradual de nuevas estructuras u órganos (el argumento ya clásico de que un cuarto de ojo o media ala no sirven para nada, o el “todo o nada” en evolución) (Gould 1980). Parece imposible convencer a algunos de estos críticos con evidencias de que un inicio de ojo puede servir para percibir sombras y formas, lo que es sin duda mejor que nada o que alas imperfectas pueden servir para planear entre arboles o escapar rápidamente de un depredador torpe (p. ej. Nilsson y Pelger 1994 han demostrado la plausibilidad de cambios graduales que conduzcan a la evolución del ojo). Los opositores al darwinismo apoyaron en principio teorías alternativas a la de la selección natural como las teorías saltacionistas o mutacionistas, las teorías neolamarckistas como atajo para explicar las adaptaciones sin esperar a la producción azarosa de la variación necesaria y las teorías ortogenéticas que presuponen una tendencia y dirección inmanente a los cambios evolutivos (p. ej. Teilhard de Chardin propuso una versión ortogenética compatible con el cristianismo). Aunque la evolución ha producido transiciones importantes (p. ej. la fotosíntesis, la célula eucariota, la multicelularidad, ver Maynard Smith y Szathmary 1995) que han permitido un aumento de la diversidad y de la complejidad de los seres vivos (la complejidad es un mero producto del tiempo transcurrido pues sólo puede ir surgiendo gradualmente, Bonner 1988), no se vislumbra ninguna linealidad en las tendencias y sí una divergencia o diferenciación cada vez mayor en las mismas como propuso Darwin en su principio de divergencia de caracteres. Como veremos, las teorías contrarias a la selección natural y al gradualismo darwinista acabarían dominando el campo de la biología durante más de medio siglo después de la publicación de “El Origen de las Especies”.

En los ochenta años posteriores a la publicación de “El Origen de las Especies” se produjo una gran diversidad de opiniones entre los biólogos evolucionistas. En Alemania, Ernst Haeckel (1834-1919) fue el principal divulgador de la teoría de Darwin, pero su versión constituye sin duda una tergiversación al no contemplar la importancia del azar en la producción de variación y considerar como lo mismo a variación y adaptación (una idea claramente lamarckista). En Inglaterra, Ray Lankester fundó una escuela seleccionista que mantuvo las posiciones hasta la aparición de Fisher y Haldane. En Francia la resistencia contra el darwinismo fue poderosísima (en parte por motivos nacionalistas) y el neo-lamarckismo no cesó en su dominación de la biología evolutiva hasta después de 1945 (Boesiger 1980). En España y Latinoamérica el darwinismo recibió una respuesta generalmente negativa (se ignoró en muchos casos), aunque marcada por debates políticos entre conservadores y progresistas (Glick

et al. 1999). Paradójicamente, en ningún país de Europa se aceptó con tanta facilidad la teoría de la selección natural como en Rusia antes de la dictadura de Stalin (Adams 1968). Una de las aportaciones más singulares al estudio de la evolución fue “Ayuda mutua” (1902) de Kropotkin. Kropotkin (1842-1921) fue el primero en resaltar que la derecha política había hecho demasiado hincapié en el individualismo y la competencia como consecuencias de la selección natural, despreciando las importantes evidencias de cooperación entre animales o de simbiosis mutualista entre organismos diversos. La cooperación y el mutualismo estaban ampliamente representadas en la naturaleza y eran también consecuencias de la selección natural. Actualmente las ideas de Kropotkin son reivindicadas entre otros por los defensores de la importancia de la selección de grupo como mecanismo evolutivamente importante (ver Capítulo 5). Durante el siglo diecinueve, solo August Weismann (1834-1914) hizo aportaciones sustancialmente nuevas a la teoría evolutiva al proponer la separación total de la línea germinal del soma durante el desarrollo embrionario (Weismann 1893, Mayr 1988). Con ello se negaba la posibilidad de la llamada herencia blanda o de caracteres adquiridos (Darwin la aceptó como posibilidad al no tener una concepción clara sobre el funcionamiento de la herencia), dado que los cambios que experimentaba el organismo no podían pasar a la línea germinal (Buss 1987). Weismann, además, fue el primero en comprender el extraordinario poder de la recombinación sexual para producir variabilidad genética, y el primero en desarrollar una teoría sobre las ventajas evolutivas del sexo (Michod 1995), algo que no se retomaría hasta casi un siglo después. También se hizo preguntas sobre la regulación de la longevidad por la selección natural o evolución de la senescencia, problema no retomado hasta después de 1950. Su impacto sobre la biología evolutiva fue muy fuerte al obligar a todos los biólogos a tomar postura ante el problema de la herencia de caracteres adquiridos.

Después de la muerte de Darwin en 1882, los evolucionistas comenzaron a divergir en cuanto a sus concepciones. Por un lado los biólogos experimentales, especialmente embriólogos, fisiólogos y genetistas, enfocaron el problema de los cambios evolutivos o transformaciones sin tener en cuenta el problema de la diversidad de especies y de la variación geográfica, que eran el foco de atención de los naturalistas (zoólogos, botánicos y paleontólogos). Mientras los primeros daban primacía a experimentos de laboratorio, los segundos utilizaban el método comparado de Darwin para obtener inferencias (Mayr 1982). Unos estudiaban células y genes, mientras los otros trataban poblaciones, especies y taxones superiores. Una barrera de comunicación se estableció entre estas dos tradiciones científicas que duraría hasta la síntesis neo-darwinista posterior a 1930.

El principal problema que les enfrentó fue el de la importancia de la variación continua en caracteres y de los cambios graduales propugnados por Darwin con respecto a variación discontinua y saltos evolutivos. Contra el lema darwinista de “*Natura non facit saltum*”, un nú-

mero creciente de evolucionistas concluyeron que la variación gradual era insuficiente para explicar las ubicuas discontinuidades observadas entre especies y entre taxones superiores. Uno de los principales adalides de la importancia de cambios discontinuos fue el zoólogo británico William Bateson (1861-1926). Según él, la variación que llevaba a la formación de nuevas especies era variación discontinua existente en muchas poblaciones, llevándole a la conclusión de que la discontinuidad entre especies venía dada por la discontinuidad de la variación que las había originado (Bateson 1894). El saltacionismo en evolución recibió su principal apoyo de la teoría de la mutación del botánico holandés Hugo de Vries (1848-1935), uno de los redescubridores de las teorías de Mendel. De Vries achacaba la especiación al origen espontáneo de nuevas especies por la producción súbita de una variante discontinua. Su argumento era totalmente circular: Llamaba a cualquier variante discontinua una especie, por lo que las especies necesariamente se originarían por cualquier cambio que indujera una discontinuidad. En su "Teoría de la Mutación" (1909), aceptada por todos los mendelianos hasta 1910, enunció las siguientes conclusiones: 1) Todos los cambios evolutivos se deben a la aparición de una nueva mutación, es decir, de una nueva discontinuidad genética. Por tanto, la fuerza determinante de la evolución es la presión de mutación; 2) La selección natural es una fuerza irrelevante en la evolución, que puede como mucho eliminar mutaciones deletéreas; 3) Ya que la mutación puede explicar todos los fenómenos evolutivos, la variación individual y la recombinación genética, al no producir nada nuevo, son irrelevantes. La variación individual continua observada no tiene base genética. Los naturalistas quedaron espantados al comprobar como su evidencia de variación geográfica gradual era tirada por la borda por el mutacionismo. Ellos por su parte negaban importancia a la herencia de caracteres mendelianos, y sólo consideraban importantes a los caracteres cuantitativos (Poulton 1908). Por otro lado apelaban a menudo al neo-lamarckismo (uso y desuso, inducción directa por el medio y herencia de caracteres adquiridos) o a capacidades ortogenéticas (tendencias inmanentes) para explicar lo que Darwin explicó por la selección natural (especiación y adaptación). Así pues el darwinismo apenas contaba con partidarios a principios del siglo veinte ni entre los mendelianos ni entre los naturalistas. Por otra parte, el rechazo entre filósofos, sociólogos o humanistas era generalizado.

Una nueva generación de genetistas, con T.H. Morgan como principal artífice, abrió posteriormente el camino a una nueva interpretación de la estructura del material genético y de las mutaciones (Allen 1968), permitiendo una fusión de las teorías de Mendel y de Darwin y dando al darwinismo la sustentación genética que le faltó en sus inicios. Este proceso, que culminó en la llamada "Síntesis Evolutiva" de las décadas de 1930 y 1940, llevó a las siguientes conclusiones: 1) Sólo hay un tipo de variación, siendo macromutaciones y ligeras variantes individuales extremos de un continuo; 2) No todas las mutaciones son deletéreas: unas son neutrales y otras beneficiosas; 3) No

existe herencia de caracteres adquiridos; 4) La recombinación es la principal fuente de variación genética en las poblaciones; 5) La variación fenotípica continua puede ser explicada por la acción de múltiples genes con interacciones epistáticas y no están en conflicto con la herencia mendeliana; 6) Un gen puede afectar a varios caracteres fenotípicos (pleiotropía); 7) La selección existe tanto en el laboratorio como en el campo y funciona (Capítulo 4). El saltacionismo mutacionista no se recuperó después de estas evidencias, aunque el genetista Goldschmidt continuó proponiendo la especiación por génesis de "monstruos esperanzados" hasta la década de 1940. La posibilidad de herencia de caracteres adquiridos, que había inducido numerosos experimentos y hasta falsificaciones de datos (Kammerer 1924), sería principalmente defendida por Lysenko en la URSS por medio del terror político. La genética de poblaciones o disciplina que estudia el cambio de frecuencias génicas en poblaciones fue la principal artífice de las conclusiones de la síntesis evolutiva al zanjar la controversia entre mendelianos (la única variación importante es discontinua) y los biométricos (que no consideraban caracteres discontinuos). En su vertiente matemática contó con las brillantes contribuciones de R. A. Fisher (1930), J.B.S. Haldane (1932) y Sewall Wright (1931, 1978), y en su vertiente naturalista con los trabajos de Chetverikov, Dobzhansky, Cain, Sheppard y E. B. Ford entre otros (Provine 1971). Fisher (1890-1962) fue sin duda el más original en sus ideas, desarrollando lo que sería más tarde la genética cuantitativa (ver Capítulo 6), pero contribuyendo ideas novedosas en temas como la selección sexual (variante de la selección natural propuesta por Darwin en 1871, ver Capítulo 13), la evolución de la razón de sexos, del aposematismo y mimetismo o el valor reproductivo y las estrategias vitales (ver Capítulo 8) y siendo sin duda el promotor directo de muchos aspectos de lo que se llamaría más tarde ecología evolutiva. Fisher y Haldane demostraron matemáticamente cómo alelos que diferían muy ligeramente en valor selectivo podían reemplazarse muy rápidamente en el curso de la evolución. Los errores de muestreo que podían llevar a la deriva genética (un mecanismo evolutivo ajeno a la selección natural) fueron contemplados por el genetista norteamericano Wright (1889-1988) para poblaciones pequeñas, problema soslayado por Fisher. Para Wright (1931) la estructuración de poblaciones en subpoblaciones pequeñas hacía de la deriva genética un mecanismo de cambio importante. Más tarde se haría mucho hincapié en la existencia de variación genética neutra para la selección (Kimura 1960), mientras Fisher siempre contempló a los polimorfismos como evidencia de la ventaja selectiva de los heterocigotos. El genetista ruso Chetverikov (1926) mostró como nadie antes, la cantidad de variación escondida en forma de alelos recesivos en poblaciones naturales. También enfatizó más que los genetistas occidentales la epistasis o interacción entre genes, resaltando que la expresión fenotípica de cada gen viene determinada por el "ambiente genético" o complejo de genes con los que interactúa.

En Sistemática se abrió camino progresivamente el enfoque poblacional darwinista entre los naturalistas. La

aplicación de una estadística que enfatizaba la varianza más que la media (Fisher había desarrollado el análisis de varianza) por naturalistas y criadores llevó al abandono de conceptos tipológicos en evolución. Mientras los genetistas se concentraron en la sustitución de genes en poblaciones, los naturalistas abordaron el problema de la especiación desde el punto de vista de las barreras al flujo génico entre poblaciones (Mayr 1942). Moritz Wagner (1813-1887) ya había debatido con Darwin acerca de la importancia del aislamiento geográfico para la especiación, ya que Darwin no veía su necesidad al resaltar su principio de divergencia para explicarla (lo que hoy llamaríamos especiación simpátrica (ver Capítulo 18). Mayr en su “Sistemática y el Origen de las Especies” (1942) planteó definitivamente el modelo alopátrico de especiación y el concepto biológico de especie como perfectamente compatibles con el gradualismo y la selección natural. Entre 1936 y 1947 se llegó por fin a un consenso entre diversas ramas de la biología basado en dos conclusiones: que la evolución es gradual y puede ser explicada por la selección natural actuando sobre pequeños cambios genéticos y su recombinación, y que considerando a las especies como conjuntos de poblaciones reproductivamente aisladas entre sí y analizando su ecología se podía explicar el origen de la diversidad taxonómica como consistente con los mecanismos genéticos conocidos y con las evidencias de los naturalistas. Esta recuperación del paradigma darwinista iniciada con la publicación por Dobzhansky de “Genética y el Origen de las Especies” (1937) ha sido llamada la “Síntesis Evolutiva” (Huxley 1942). Entre sus principales artífices se encuentran Dobzhansky, Huxley, Mayr, Simpson, Rensch y Stebbins, que publicaron obras clásicas en las décadas de los treinta y cuarenta. Ellos consiguieron construir puentes entre genetistas y naturalistas (Laudan 1977), haciendo a los primeros abandonar sus ideas tipológicas y a los segundos su fe en la herencia de caracteres adquiridos. La síntesis del darwinismo y la genética tuvo un impacto enorme en muchas ramas de la biología y continúa siendo, pasado más de medio siglo, el paradigma científico dominante en el estudio de la evolución (Mayr y Provine 1980).

Desarrollos recientes

Después de la síntesis evolutiva, y especialmente en las últimas décadas, ha habido una auténtica explosión de estudios con relevancia evolutiva en temas que van desde la conducta animal y las interacciones ecológicas hasta la antropología y la psicología. Una rama nueva de la biología, la biología molecular, experimentó un rápido crecimiento después del descubrimiento de la estructura del ADN en 1953. Dos conclusiones del darwinismo fueron confirmadas por la biología molecular: que todos los organismos vivos compartimos el mismo código genético (ascendencia común) y que cambios en las proteínas no afectan al ADN (imposibilidad de herencia blanda). Sin embargo, descubrimientos recientes con relación a herencia epigenética están haciendo tambalearse esta última

conclusión (Jablonka y Lamb 1995). La posibilidad de que el ambiente pueda afectar directamente a la herencia de los organismos empieza a abrirse camino, vindicando en parte a algunas ideas de Lamarck (la herencia de caracteres adquiridos). Esta variación influida por el ambiente y, por tanto, no azarosa se veía posteriormente sometida a procesos selectivos, lo que ampliaría el campo de la selección natural darwinista (Jablonka y Lamb 1995). También permitiría tasas evolutivas más rápidas. Es este sin duda uno de los enfoques más novedosos en la biología evolutiva actual y al que se debe prestar una atención especial en los próximos años. El paradigma weismanniano sobre el aislamiento del soma y de la línea germinal ha sido también revisado ya que solo afecta a ciertos metazoos y deja fuera a la mayoría de los seres vivos (Buss 1987).

Aunque inicialmente imbuida de escaso pensamiento evolutivo, los descubrimientos de la biología molecular en cuanto a la organización del material genético, la variabilidad genética en poblaciones naturales, el reloj molecular o tasa histórica de mutaciones y las diferencias genéticas entre especies están adquiriendo un creciente peso en el estudio de la evolución (ver Capítulo 6). La existencia de ADN repetitivo o que no es transcrito (neutro para la selección) ha sido interpretado como ADN parásito (Orgel y Crick 1980, ver Capítulo 27), concepto que está de acuerdo con la selección génica propuesta por Dawkins (1976). Crow y Kimura (1970) propusieron la neutralidad selectiva de la mayor parte de la variación genética encontrada, planteando la posibilidad de que la evolución se debiera a la deriva genética. Sin embargo, mucho polimorfismo genético puede deberse a selección apostática, selección dependiente de la frecuencia (ver Capítulo 16), selección debida a la presión de parásitos, etc. El neutralismo parece haber perdido fuerza recientemente como alternativa seria a la selección natural. Actualmente el estudio de la variación molecular es de importancia decisiva en el estudio del desarrollo. Así el estudio de los genes homeobox está revolucionando a la embriología y tiene importantes consecuencias evolutivas (Schwartz 1999). En ecología estudios sobre flujo génico, endogamia, éxito reproductor, seguimiento de individuos, etc., se están beneficiando de la incorporación de técnicas moleculares. La sistemática ya no se realiza sin ayuda de inferencia molecular.

En el estudio de la selección natural y de la adaptación ha habido una depuración de conceptos que ha permitido un avance enorme en los campos de la ecología y de la etología (ver Capítulo 7). Se ha reconocido el carácter estadístico o probabilístico de la selección natural (Mayr 1963), se ha incorporado la importancia de las constricciones a la evolución derivadas de la filogenia (en realidad debidas a la cohesión del genotipo y a los procesos del desarrollo) (Brooks y MacLennan 1991) y se ha perfeccionado el método hipotético-deductivo en su estudio. El adaptacionismo es un riguroso método científico de enorme valor heurístico y de larga historia en fisiología que consiste en plantear hipótesis sobre la posible función adaptativa de un órgano, conducta o patrón, deducir

predicciones y comprobar su veracidad de forma observacional o experimental (Reeve y Sherman 1993). Si no se comprueban las predicciones, se generan nuevas hipótesis hasta obtener una aproximación entre hipótesis y datos. De esta manera se exploran las posibles constricciones evolutivas además de comprobarse la función o el “por qué” evolutivo de fenómenos biológicos (Mayr 1983). Aunque ridiculizado por Gould y Lewontin (1979), el enfoque adaptacionista ha permitido avances espectaculares en ecología, fisiología y etología, y no tiene actualmente una alternativa metodológica seria para explicar por qué determinados fenotipos existen actualmente en lugar de otros muchos posibles (Reeve y Sherman 1993). Otra depuración ha afectado a la propuesta de “selección de grupo” o selección que beneficia al grupo social, población o especie a costa de los individuos que los conforman (ver Capítulo 5). El estudio de la conducta social ha recibido un fuerte empuje al recuperarse ideas de Fisher (1930) y Haldane (1932) sobre la evolución de conductas altruistas mediante los brillantes trabajos teóricos de Hamilton (1964). En ellos se estableció el concepto de selección de parentesco y de eficacia biológica inclusiva para explicar conductas altruistas, eliminando con ello la necesidad de postular “selección de grupo” (Wilson 1975). El potencial heurístico para las ciencias humanas de las ideas de Darwin no ha sido explotado hasta muy recientemente en el estudio evolutivo del lenguaje (Pinker 1994), de la medicina (Nesse y Williams 1994), de la psicología (Barkow et al. 1992), de la antropología (Betzig et al. 1988) o de la sociología (Runciman 1998). Ello se ha debido más a prejuicios ideológicos que a la invalidez de estos modelos. Otro campo en donde se han recuperado en su totalidad las tesis originales de Darwin planteadas en su “El Origen del Hombre y la Selección con relación al Sexo” (1871) es en el de la selección sexual o forma de selección natural en que se considera exclusivamente el éxito de apareamiento, aun a costa de otros componentes de la eficacia biológica (Capítulo 13). La posibilidad planteada por Darwin de que las hembras pudieran escoger a sus parejas (algo negado sistemáticamente hasta hace muy poco) y de que esta selección fuera beneficiosa para ellas, ha obtenido una masiva confirmación en una auténtica explosión de trabajos en este campo que está llevando a una mejor comprensión de los procesos de selección natural en su conjunto (Andersson 1994). El debate sobre la función del sexo (Capítulo 9) iniciado por Weismann ha adquirido gran importancia, llevando a trabajos de gran originalidad teórica que muestran una vez más el gran valor heurístico de la pregunta “por qué” (Williams 1975, Maynard Smith 1978, Michod 1995).

En biogeografía, los trabajos de la escuela de Hutchinson-MacArthur y especialmente el modelo de MacArthur y Wilson (1967) sobre biogeografía de islas dieron nueva vida a las ideas ecológicas de Darwin (1859) y Wallace (1880) y originaron un fuerte auge del estudio de las comunidades ecológicas. En el estudio de la especiación (ver Capítulo 18) continúa el debate entre los que plantean la primacía o exclusividad de la especiación alopatrica (Mayr 1954) y los que siguiendo a Darwin postulan que también

la especiación simpátrica es importante. Parece que esta vez también Darwin va a acabar teniendo más razón de lo que se pensaba en un principio, ya que continuamente se descubren nuevos casos de radiaciones explosivas o procesos de especiación en los que el aislamiento geográfico no es necesario para explicarlos (Magurran y May 1999). La selección sexual se está revelando como una importante fuente de especiación simpátrica. El debate sobre si las “novedades evolutivas” pueden surgir gradualmente (nuevos órganos, nuevas conductas, nuevas capacidades fisiológicas, etc.) continúa latente a pesar de que existen explicaciones para su desarrollo basadas en cambios de función (serían exaptaciones, no adaptaciones en la terminología de Gould y Vrba 1981), modificaciones de conducta (nuevos patrones de conducta crean nuevas presiones selectivas, como propuso Baldwin en 1896) y cambios graduales (Nilsson y Pelger 1994). La morfología busca ya funciones para explicar divergencias evolutivas, constituyendo la disciplina de la ecomorfología (Wainwright y Reilly 1994).

En macroevolución (ver Capítulo 19) o evolución de grupos taxonómicos superiores es en donde actualmente existe un mayor debate y en donde las tesis antigradualistas han encontrado su principal bastión (Stanley 1979). Eldredge y Gould (1972) han propuesto que la microevolución o modificaciones graduales debidas a la selección natural no pueden explicar la macroevolución o transición entre grupos taxonómicos superiores, y que el modelo gradualista no permite interpretar el patrón obtenido en el registro fósil consistente en largos periodos de estabilidad morfológica de las líneas filéticas interrumpidos o puntuados por bruscos cambios experimentados en cortos periodos de tiempo. Este debate sobre los llamados “equilibrios puntuados” continúa actualmente entre paleontólogos (ver Conway-Morris 1998 para una versión crítica) sin que exista consenso actualmente sobre si macroevolución y microevolución son realmente procesos diferentes. Las transiciones importantes en la historia evolutiva como el origen de la célula eucariota podrían deberse a cambios bruscos o saltos al asociarse diversos microorganismos procariontes para formar por simbiosis un organismo radicalmente diferente (Margulis 1993). Ello contradice hasta cierto punto el gradualismo implícito en el darwinismo, aunque pudiera también haberse producido una interacción simbiótica gradualmente a partir de interacciones tróficas. Las conclusiones a extraer sobre la generalidad de estos cambios no graduales son diferentes según el autor (Margulis 1993, Maynard Smith y Szathmary 1995). Es poco probable que cambios evolutivos importantes se deban a saltos sin red en el espacio evolutivo como propuso Goldschmidt (1940). La realidad es que nadie ha propuesto hasta la fecha un mecanismo alternativo a la selección natural para explicar la enorme diversificación de los organismos y la complejidad de sus adaptaciones. Proponer que las extinciones debidas a impactos de meteoritos u otras catástrofes naturales son una alternativa a la selección natural (Gould 1985) es confundir causas ambientales con mecanismos evolutivos (ver Archibald 1996 para una visión crítica de un paleontólogo).

go sobre la popular teoría de los meteoritos y la extinción de los dinosaurios). Al fin y al cabo las catástrofes planetarias como la destrucción humana de los ecosistemas implican presiones selectivas muy intensas y cambios cuantitativos en la escala temporal del funcionamiento de la selección natural, pero no algo radicalmente distinto. La escalada entre presiones del ambiente y respuestas de los organismos es una de las conclusiones más evidentes del registro fósil y resalta los posibles factores selectivos que han modulado los procesos evolutivos (Vermeij 1987). Los grupos que han sobrevivido a las grandes extinciones no lo han hecho por puro azar sino probablemente porque se adaptaron mejor por selección natural a los cambios ambientales y pudieron ocupar los nichos ecológicos de especies extintas (Vermeij 1987, Conway-Morris 1999). El supuesto azar absoluto propuesto por Gould está reñido con los asombrosos ejemplos de convergencia adaptativa observables hoy día y en el registro fósil.

El debate macroevolutivo (Eldredge 1995) y la posibilidad de herencia de ciertos caracteres adquiridos (Jablonka y Lamb 1995) pueden modificar en el futuro algunos de los supuestos básicos del darwinismo, gene-

rando una teoría evolutiva más general y que incluya todos los procesos que han existido en la historia de la vida, desde aquellos inducidos por cambios graduales sobre variación genética azarosa hasta los debidos a variación determinada por el ambiente, cambios bruscos o extinción masiva. Parece dudoso, sin embargo, que se modifique sustancialmente en el futuro la visión darwinista sobre la importancia de la selección natural como proceso productor de adaptación y de diversificación. Los debates abiertos actualmente demuestran que la biología evolutiva está bien viva y goza de buena salud.

Agradecimientos

A Manolo Soler por ofrecerme la posibilidad de reflejar mis lecturas sobre evolución en este capítulo, a Alberto Tinaut por sus constructivos comentarios y a Staffan Ulfstrand por revelarme la importancia de la evolución tras 5 años en una facultad de biología española durante los que no oí mencionar en clase a la selección natural ni a Darwin.

Bibliografía

- ADAMS, M. 1968. The founding of population genetics: contributions of the Chetverikov School, 1924-1934. *J. Hist. Biol.* 1:23-29.
- ALBRITTON, C.C. 1980. *Changing Conceptions of the Earth's Antiquity after the Sixteenth Century*. Freeman, Cooper, San Francisco.
- ALLEN, G.E. 1968. Thomas Hunt Morgan and the problem of natural selection. *Ju. Hist. Biol.* 1: 113-139.
- ANDERSSON, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- ARCHIBALD, J.D. 1996. *Dinosaur Extinction and the End of an Era*. Columbia University Press, New York.
- BALDWIN, J.M. 1896. A new factor in evolution. *Am. Nat.* 30: 441-451, 536-553.
- BARKOW, J.H., COSMIDES, L. y TOOBY, J. (eds.). 1992. *The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Evolution of Culture*. Oxford University Press, Oxford.
- BATESON, W. 1894. *Material for the Study of Variation*. MacMillan, London.
- BETZIG, L., BORGERHOFF-MULDER, M. y TURKE, P. (eds.) 1988. *Human Reproductive Behavior: A Darwinian Perspective*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BOESIGER, E. 1980. The state of evolutionary biology in France at the time of the synthesis. En Mayr, E. y Provine, W.B. (eds.): *The Evolutionary Synthesis*. pp. 309-321. Harvard University Press, Cambridge-Mass.
- BONNER, J.T. 1988. *The Evolution of Complexity by means of Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- BOWLER, P.T. 1976. *Fossils and Progress*. Science History Publications, New York.
- BROOKS, D.R. y MACLENNAN, D.A. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- BURCHFIELD, J.D. 1975. *Lord Kelvin and the Age of the Earth*. Science History Publications, New York.
- BURKHARDT, R.W. 1977. *The Spirit of System: Lamarck and Evolutionary Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BUSS, L.W. 1987. *The Evolution of Individuality*. Princeton University Press, Princeton.
- CHETVERIKOV, S.S. 1961. On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 105: 167-195.
- COLEMAN, W. 1964. *Georges Cuvier, Zoologist*. Harvard University Press, Cambridge-Mass.
- CONWAY-MORRIS, S. 1998. *The Crucible of Creation: The Burgess Shale and the Rise of Animals*. Oxford University Press, Oxford.
- CONWAY-MORRIS, S. 1999. The evolution of diversity in ancient ecosystems: a review. En A.E. Magurran y R.M. May (eds.): *Evolution of Biological Diversity*. Pp. 283-321. Oxford University Press, Oxford.
- CROW, J.F. y KIMURA, M. 1970. *An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper & Row, New York.
- DARWIN, C. 1845. *Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Various Countries visited during the Voyage of H.M.S. Beagle bound round the World*. Murray, London.
- DARWIN, C. 1851. *Geological Observations on Coral Reefs, Volcanic Islands and on South America*. Smith, Elder, London.
- DARWIN, C. 1859. *On the Origin of Species by means of Natural Selection or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. Murray, London.
- DARWIN, C. 1862. *The Various Contrivances by which Orchids are Fertilized by Insects*. Murray, London.
- DARWIN, C. 1868. *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. Vols. 1-2. Murray, London.
- DARWIN, C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Murray, London.
- DARWIN, C. 1872. *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. Murray, London.
- DARWIN, C. 1881. *The Formation of Vegetable Mould through the Action of Worms*. Murray, London.
- DAWKINS, R. 1976. *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford.
- DAWKINS, R. 1986. *The Blind Watchmaker*. Longmans, London.
- DENNETT, D.C. 1995. *Darwin's Dangerous Idea*. Allen Lane, The Penguin Press, London.
- DESMOND, A. y MOORE, J. 1991. *Darwin*. Michael Joseph, London.
- DE VRIES, H. 1909. *The Mutation Theory*. Open Court Publishing Co., Chicago.
- DIJKSTERHUIS, E.J. 1961. *The Mechanization of the World Picture*. Clarendon Press, Oxford.

- DOBZHANSKY, T. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- ELDREDGE, N. 1985. *Time Frames: The Evolution of Punctuated Equilibria*. Princeton University Press, Princeton.
- ELDREDGE, N. 1995. *Reinventing Darwin*. Weidenfld & Nicolson, London.
- ELDREDGE, N. y GOULD, S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En Schopf, T.J.M. y Thomas, J.M. (eds.): *Models in Paleobiology*. Pp. 82-115. Freeman, Cooper, San Francisco.
- FARLEY, J. 1977. *The Spontaneous Generation Controversy from Descartes to Oparin*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- FISHER, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- FREEMAN, D. 1983. *Margaret Mead and Samoa: The Making and Unmaking of an Anthropological Myth*. Harvard University Press, Cambridge-Mass.
- GHISELIN, M.T. 1969. *The Triumph of the Darwinian Method*. University of California Press, Berkeley.
- GILLESPIE, N.C. 1979. *Charles Darwin and the Problem of Creation*. University of Chicago Press, Chicago.
- GLICK, T.F., RUIZ, R. y PUIG-SAMPER, M.A. (eds.) 1999. *El Darwinismo en España e Iberoamérica*. UNAM, CSIC y Doce Calles.
- GOLDSCHMIDT, R. 1940. *The Material Basis of Evolution*. Yale University Press, New Haven.
- GOULD, S.J. 1980. *The Panda's Thumb: More Reflections in Natural History*. Norton, New York.
- GOULD, S.J. 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. Hutchinson Radius, London.
- GOULD, S.J. 1985. The paradox of the first tier: an agenda for palaeobiology. *Palaebiologia* 11: 2-12.
- GOULD, S.J. y LEWONTIN, R. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 205: 581-598.
- GOULD, S.J. y VRBA, E. 1981. Exaptation: A missing term in the science of form. *Palaebiologia* 8: 4-15.
- GUTHRIE, W.K.C. 1965. *A History of Greek Philosophy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HALDANE, J.B.S. 1932. *The Causes of Evolution*. Longmans, Green, New York.
- HAMILTON, W.D. 1964. The genetical evolution of social behavior, pts. 1-2. *J. Theor. Biol.* 7: 1-52.
- HARVEY, P.H. y PAGEL, M.D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- HODGE, M.J.S. 1974. Darwinism in England. En Glick, T.F. (ed.): *The Comparative Reception of Darwinism*. Pp. 3-31. University of Texas Press, Austin.
- HODGE, M.J.S. 1977. The structure and strategy of Darwin's "long argument". *Brit. J. Hist. Sci.* 10: 237-246.
- HOFSTADTER, R. 1944. *Social Darwinism in American Thought*. University of Pennsylvania Press, Philadelphia.
- HULL, D.L. 1973. *Darwin and his Critics*. Harvard University Press, Cambridge-Mass..
- HUXLEY, J. 1942. *Evolution, the Modern Synthesis*. Allen & Unwin, London.
- JABLONKA, E. y LAMB, M.J. 1995. *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*. Oxford University Press, Oxford.
- JACOB, F. 1970. *La Logique du Vivant: Une Histoire de l'Heredité*. Gallimard, Paris.
- JACOB, F. 1982. *The Possible and the Actual*. Pantheon Books, New York.
- KAMMERER, P. 1924. *The Inheritance of Acquired Characteristics*. Boni & Leveright, New York.
- KIMURA, M. 1960. Optimum mutation rate and degree of dominance as determined by the principle of minimum genetic load. *J. Genetics* 57:21-34.
- KROPOTKIN, P. 1902/1972. *Mutual Aid: A Factor of Evolution*. Allen Lane, London.
- KUHN, T. 1962. *The Structure of Scientific Revolutions*. University of Chicago Press, Chicago.
- LACK, D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London.
- LAMARCK, J.B. 1809. *Philosophie Zoologique*. Paris.
- LAUDAN, L. 1977. *Progress and its Problems: Towards a Theory of Scientific Growth*. University of California Press, Berkeley.
- LEVINS, R. y LEWONTIN, R. 1985. *The Dialectical Biologist*. Harvard University Press, Cambridge-Mass..
- LOVEJOY, A.O. 1936. *The Great Chain of Being*. Harvard University Press, Cambridge-Mass.
- LYELL, C. 1830-1833. *Principles of Geology*. 3 vols. London.
- MACARTHUR, R. y WILSON, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MAGURRAN, A.E. y MAY, R.M. 1999. *Evolution of Biological Diversity*. Oxford University Press, Oxford.
- MALTHUS, T.R. 1798. *An Essay on the Principle of Population, as it affects the Future Improvement of Society*. Johnson, London.
- MARGULIS, L. 1993. Origins of species: acquired genomes and individuality. *Biosystems* 31: 121-125.
- MAYNARD SMITH, J. 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MAYNARD SMITH, J. y SZATHMARY, E. 1995. *The Major Transitions in Evolution*. W.H. Freeman, Oxford.
- MAYR, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- MAYR, E. 1954. Change of genetic environment and evolution. En Huxley, J., Hardy, A.C. y Ford, E.B. (eds.): *Evolution as a Process*. Pp. 157-180. Allen & Unwin, London.
- MAYR, E. 1957. Species concepts and definitions. *Amer. Assoc. Adv. Sci., Publ. No. 50*: 1-22.
- MAYR, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge-Mass.
- MAYR, E. 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Harvard Univ. Press, Cambridge-Mass.
- MAYR, E. 1983. How to Carry out the Adaptationist Programme. *Am. Nat.* 121: 324-334.
- MAYR, E. 1988. *Towards a New Philosophy of Biology*. Harvard University Press, Cambridge-Mass..
- MAYR, E. y PROVINE, W. (eds.) 1980. *The Evolutionary Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge-Mass.
- MICHOD, R.E. 1995. *Eros and Evolution: A Natural Philosophy of Sex*. Addison-Wesley, Reading.
- MONOD, J. 1970. *Le Hasard et la Necessité*. Seuil, Paris.
- NESSE, R.M. y WILLIAMS, G.C. 1994. *Why We Get Sick: The New Science of Darwinian Medicine*. Times Books, New York.
- NILSSON, D.E. y PELGER, S. 1994. A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 256: 53-58.
- NISBET, R.A. 1969. *Social Change and History: Aspects of the Western Theory of Development*. Oxford University Press, Oxford.
- ORGEL, L.E. y CRICK, F.H.C. 1980. Selfish DNA: The ultimate parasite. *Nature* 284: 604-607.
- OSPOVAT, D. 1976. The influence of Karl Ernst von Baer's embryology, 1828-1859: a reappraisal in light of Richard Owen's and William B. Carpenter's paleontological application of von Baer's Law. *J. Hist. Biol.* 9: 1-28.
- OSPOVAT, D. 1977. Lyell's theory of climate. *J. Hist. Biol.* 10: 317-339.
- PALEY, W. 1802. *Natural Theology: Or, Evidences of the Existence and Attributes of the Deity, collected from the Appearances of Nature*. R. Fauldner, London.
- PINKER, S. 1994. *The Language Instinct*. Harper-Collins, New York.
- POPPER, K. 1972. *Objective Knowledge*. Cambridge University Press, Cambridge.
- POULTON, E.B. 1908. *Essays on Evolution*. Clarendon Press, Oxford.
- PROVINE, W.B. 1971. *The Origins of Theoretical Population Genetics*. University of Chicago Press, Chicago.
- QUAMMEN, D. 1996. *The Song of the Dodo: Island Biogeography in an Age of Extinctions*. Random House, London.
- REEVE, H.K. y SHERMAN, P.W. 1993. Adaptation and the goals of evolutionary research. *Quart. Rev. Biol.* 68: 1-32.

- RUDWICK, M.J.S. 1972. *The Meaning of Fossils*. MacDonald, London.
- RUIZ, R.G. y AYALA, F.J. 1999. El núcleo duro del darwinismo. En Glick, T.F., Ruiz, R. y Puig-Samper, M.A. (eds.): *El Darwinismo en España e Iberoamérica*. Pp. 299-323. UNAM-CSIC-Doce calles. España e Iberoamérica.
- RUNCIMAN, W.G. 1998. *The Social Animal*. Harper-Collins, London.
- RUSE, M. 1979. *The Darwinian Revolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHIPMAN, P. 1994. *The Evolution of Racism*. Simon & Schuster, New York.
- SINGER, P. 2000. *Una izquierda darwiniana. Crítica*. Barcelona.
- SOBER, E. y WILSON, D.S. 1998. *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Harvard University Press, Cambridge-Mass.
- SCHWARTZ, J.H. 1999. Homeobox genes, fossils, and the origin of species. *Anatomical Record* 257: 15-31.
- THOMPSON, D. 1917. *On Growth and Form*. Cambridge University Press, Cambridge.
- TOULMIN, S. y GOODFIELD, J. 1965. *The Discovery of Time*. Harper & Row, New York.
- VERMEIJ, G.J. 1987. *Evolution & Escalation. An Ecological History of Life*. Princeton University Press, Princeton.
- WAINWRIGHT, P.C. y REILLY, S.M. 1994. *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- WALLACE, A.R. 1880. *Island Life*. MacMillan, London.
- WALLACE, A.R. 1891. *Natural Selection and Tropical Nature: Essays on Descriptive and Theoretical Biology*. MacMillan, London.
- WARD, P.D. 1997. *The Call of the Distant Mammoths. Why the Ice Age Mammals disappeared*. Springer-Verlag, New York.
- WEISMANN, A. 1893. *The germ-plasm: a theory of heredity*. Walter Scott, London.
- WILLIAMS, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- WILLIAMS, G.C. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- WILSON, E.O. 1975. *Sociobiology*. Harvard University Press, Cambridge-Mass..
- WRIGHT, S. 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.
- WRIGHT, S. 1978. *Evolution and the Genetics of Populations. IV. Variability within and among Natural Populations*. University of Chicago Press, Chicago.
- WYNNE-EDWARDS, V.C. 1962. *Animal Dispersion in relation to Social Behaviour*. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- ZIRKLE, C. 1941. Natural selection before the "Origin of Species". *Proc. Amer. Phil. Soc.* 84: 71-123.
- ZIRKLE, C. 1946. The early history of the idea of the inheritance of acquired characters and of pangenesis. *Trans. Amer. Phil. Soc. N.S.* 35: 91-151.

Lecturas recomendadas

- (1) DARWIN, C. 1998. *El origen de las especies*. Espasa-Calpe, Madrid. (Traducción al castellano del libro originalmente publicado en 1859). Obra indispensable para entender no solo las teorías darwinistas sino a través de los argumentos expuestos, tanto el estado de conocimientos en biología y geología a mediados del siglo diecinueve, como los fundamentos de las teorías sobre la historia de la vida que Darwin logró desmontar. ¡Sigue siendo un texto de gran actualidad!
- (2) DARWIN, C. 1987. *El origen del hombre*. EDAF, Madrid. (Traducción al castellano del libro originalmente publicado en inglés en 1871). Cualquier etólogo o ecólogo se quedará pasmado al comprobar cómo a Darwin se le habían ocurrido ya casi todas las ideas en selección sexual y evolución humana que se están comprobando ahora mismo. ¡Un siglo por delante!
- (3) DENNETT, D.C. 1999. *La peligrosa idea de Darwin*. Galaxia-Gutenberg y Círculo de Lectores, Barcelona. Uno de los mejores filósofos actuales desmenuza aquí las implicaciones filosóficas generales del darwinismo, sus bases ontológicas y epistemológicas y las causas de la rabiosa oposición a esta teoría. Una crítica acerada a los intentos por eludir la importancia de la selección natural como mecanismo de adaptación.
- (4) JACOB, F. 1973. *La lógica de lo viviente: Una historia de la herencia*. Laia, Barcelona. Un estudio de la historia del pensamiento en evolución y herencia desde la revolución científica por un premio Nobel en bioquímica. Una discusión materialista de las ideas y de su evolución realizado por alguien que conoce a la investigación desde dentro por lo que no necesita apelar a simplistas análisis sociológicos.
- (5) YOUNG, D. 1998. *El descubrimiento de la evolución*. Ediciones del Serbal, Barcelona. Un ameno recorrido por la historia de las ideas sobre evolución desde el siglo XVII hasta nuestros días escrito por un profesional de la biología evolutiva.