

ESPECIACION Y MACROEVOLUCION*

ERNST MAYR

Las especies y los taxones de rango superior representan, fenomenológicamente, dos niveles muy diferentes en la organización jerárquica de los seres vivos. Desde que hubo un concepto de evolución, se ha planteado el problema de cómo se puede llegar del nivel de la especie al de las categorías más elevadas. Darwin, adalid del gradualismo, dijo que se trataba de un problema puramente cuantitativo. Si simplemente se van acumulando pequeñas diferencias una sobre otra, se terminará por obtener algo que es cualitativamente diferente: un taxón de rango superior o una novedad evolutiva. La razón por la cual Darwin defendió tan resueltamente el gradualismo es algo de lo que no quiero ocuparme ahora (Stanley, 1979; Ospovat, 1981; Gruber, 1974). Pero es interesante destacar, que, por lo que he podido apreciar a través de la literatura, Darwin estuvo prácticamente solo, en su época, en su insistencia en la concepción gradualista. Virtualmente todos los otros evolucionistas de su tiempo estaban tan impresionados por las discontinuidades entre los géneros y por las discontinuidades aún mayores entre los taxones de mayor rango, que sintieron que no podían prescindir de los saltos bruscos. T. H. Huxley representó típicamente esta manera de pensar. El "saltacionismo" se tornó todavía más popular luego de los trabajos de Bateson (1894) y de De Vries (1901-1903), a pesar de que hubo entonces voces ocasionales (p. ej. Scott, 1894) que defendían la idea de la evolu-

ción gradual. Y aun cuando en la década de los años 40 y en la de los 50 hubo un último destello del "saltacionismo" (representado por Goldschmidt, 1940, Willis, 1940, y Schwindewolf, 1950), el gradualismo fue la concepción triunfante en la llamada "síntesis evolutiva". Pero me interesa destacar que dicho gradualismo lo fue, en su totalidad, en el sentido del gradualismo de la tradición vertical (lamarckista). Fue simplemente una concepción en términos de líneas filéticas que gradual e inexorablemente se van desplazando hacia arriba hacia mejores adaptaciones o hacia especializaciones todavía más marcadas. La tradición darwinista "horizontal", que se centra en el origen de la diversidad, es decir en la multiplicación de las especies, y en el papel que desempeñó esta diversificación en la macroevolución, fue totalmente ignorada. Cuando se estudian los escritos de los paleontólogos "darwinistas", se descubre que sus argumentos pasan directamente de la variación genética —nivel mutacional— a los procesos macroevolutivos (nuevos taxones de rango superior, novedades evolutivas). Lo mismo es válido para los geneticistas, quienes, con la excepción de Dobzhansky y de algunos pocos otros que tienen una formación de naturalistas, se mueven directamente del nivel genético al de los fenómenos macroevolutivos.

Es sólo en los escritos de los naturalistas, en particular de los zoólogos donde encontramos que la transición total desde el nivel de los genes al de los procesos de la macroevo-

lución se considera a través de la inserción y el análisis del papel de las especies en la transición de las poblaciones a las especies y a los taxones de mayor rango.

La diferencia entre la manera de pensar de los geneticistas y paleontólogos por un lado, y Darwin y los naturalistas por el otro, es mucho más fundamental de lo que suelen tener en cuenta la mayoría de los evolucionistas. Si definimos la evolución como cambios en la adaptación y en la diversidad, tendremos entonces que los que estudian la adaptación tratan con lo que podríamos llamar la dimensión vertical de la evolución mientras que los que estudian la diversidad, tratan con su dimensión horizontal, es decir, con cambios que experimentan las poblaciones en latitud y en longitud. Está claro, por cierto que ambos procesos tienen lugar de manera simultánea, pero la mayoría de los científicos que trabajan en las distintas subdisciplinas de la biología evolutiva han prestado atención tan sólo a una de las dos dimensiones. Es tradicional que cuando los paleontólogos estudian la macroevolución nunca lleguen a asir el problema del origen de los taxones o tipos que se desarrollaron hacia niveles más

* Este artículo es una versión en castellano (traducción O. A. Reig) de un artículo que apareció en la revista *Evolution*. Vol. 36, Nº 6, nov. 1982 (1119-1122).

Se publica con autorización del autor y de la respectiva revista.

Ernst Mayr nació en Alemania en 1904. Después de recibir su PhD. en Berlín permaneció dos años y medio en Nueva Guinea y las islas Solomon como naturalista. Desde 1931 a 1953 estuvo en el American Museum of Natural History de Nueva York, como curador de aves. De 1953 a 1975 fue Profesor de la Cátedra Alexander Agassiz de Zoología en la Universidad de Harvard y de 1961 a 1970 fue director del Museum of Comparative Zoology. Sus investigaciones primeras fueron dedicadas a la ornitología y a la sistemática. Sus investigaciones recientes han tenido que ver con problemas de las especies, la especiación y la evolución. Ha publicado recientemente sobre la historia de las ideas y la filosofía de la Biología. Dirección: Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts 02138 EE.UU.

altos o que experimentaron las radiaciones adaptativas. Simpson, por ejemplo, no hace referencia alguna a la especie o la especiación en su *Tempo and Mode* (1944). El hecho incómodo de que el estudio de las líneas filéticas a lo largo del tiempo sólo parece revelar cambios mínimos, y que no brinda pruebas de la existencia de cambios que conecten un género con otro, o del origen gradual de una novedad evolutiva, se ignora plácidamente. Lo más frecuente es que se lo atribuya a lo incompleto que es el registro fósil.

Los científicos que estudian la especiación y, más ampliamente, los neontólogos en su conjunto, han aceptado como un artículo de fe no sólo que todos los fenómenos macroevolutivos son consistentes con las leyes de la genética sino también que dichos fenómenos pueden explicarse en términos de la variación geográfica y de la especiación. En mi libro de 1942 concluí con la aseveración de que "todos los datos disponibles indican que el origen de las categorías de rango superior es un proceso que no es nada más que una extrapolación de la especiación. Todos los procesos y fenómenos de la macroevolución y del origen de las categorías de rango superior pueden ser rastreadas en el pasado en la variación intraespecífica, aun cuando los primeros pasos de tales procesos sean por lo general de dimensión muy pequeña" (Mayr, 1942: 298).

Simpson no estuvo solo en su negligencia con respecto al problema de la especiación. La mayoría de los paleontólogos, durante los cien años posteriores a la publicación del *Origen*, ignoraron por completo el problema del origen de la diversidad orgánica. Lo hicieron así, en parte porque sus datos "no son lo suficientemente sensibles para analizar la cinética evolutiva" (Carson, *Science* 211: 773) Pero además, porque ni la teoría genética existente de corte reduccionista, ni las teorías clásicas de la especiación de los biólogos sistemáticos proporcionaban explicaciones apropiadas que pudiesen conectarse adecuadamente con los descubrimientos paleontológicos. Su actitud no carecía, entonces, de buenas razones.

Y a pesar de que tanto Simpson (1944) como yo (1942) nos opusimos vigorosamente a la concepción esencialista de la especiación a saltos, los pocos paleontólogos que se preocuparon por explicar el origen de la diversidad, adoptaron dicha concepción. Y el esencialismo todavía goza de fuertes adhesiones sobre todo en los países no anglo-sajones. Incluso algunos investigadores que aceptan la teoría de la des-

continuidad, abrazan teorías predarwinistas que patrocinan el origen a través de saltos bruscos con lo que están rechazando conscientemente el gradualismo de Darwin.

Como tanto Goldschmidt (1940), como Willis (1940) y Schwindewolf (1950) lo hicieron notar en su época, los hechos observados parecían confirmar las afirmaciones de los saltacionistas. Al decir de esos autores, la naturaleza no muestra en ningún lugar la existencia de transiciones entre géneros, familias, órdenes y los taxones de rango más alto. Incluso el registro fósil es incapaz de fundamentar la existencia de ningún tipo de continuidad y todas las novedades aparecen, conforme con la documentación paleontológica, de manera completamente abrupta. Los oponentes del gradualismo llegaron entonces a la conclusión de que la afirmación de los adherentes a la síntesis evolutiva en el sentido de que la genética de poblaciones y los hechos conocidos de la especiación geográfica pueden explicar la macroevolución, es una hipótesis carente de fundamentación fáctica. Durante los dos últimos años se ha vuelto a repetir exactamente la misma objeción al gradualismo. Y si, como yo lo he dicho siempre, la especiación es la clave de la solución del problema de la macroevolución, se hace entonces necesario pasar revista a los avances recientes de la teoría de la especiación.

continuidad subconsciente de la vieja ambigüedad sobre lo que realmente se entiende por especiación. Algunos de los que defienden el gradualismo filético todavía están pensando en términos de especiación filética.

Pero la complicación perdura aun si se define claramente a la especiación como la producción de dos especies hermanas. Existen tres o cuatro teorías legítimas sobre cómo pueden llegar a originarse ese tipo de especies, pero por fortuna la validez o invalidez de estas distintas maneras de especiación potencial sólo tiene una importancia muy limitada en relación con el argumento discontinuista (Punctuationalist, Nota del Traductor).

Hace poco presenté un análisis detallado del problema de la especiación (Mayr, 1982b) por lo que aquí sólo resumiré mis conclusiones finales. Estas conclusiones van a sonar necesariamente algo categóricas. Poca duda cabe ahora, por lo menos en lo que se refiere a los animales, que el modo predominante de especiación es alopátrida. En 1942, definí este modo de especiación de la siguiente manera: "Una nueva especie se desarrolla si una población que ha llegado a aislarse geográficamente con respecto a su especie parental adquiere durante este período de aislamiento caracteres que promueven o que garantizan el aislamiento reproductivo cuando desaparezcan las

"Los científicos que estudian la especiación y, más ampliamente, los neontólogos en su conjunto, han aceptado como artículo de fe no sólo que los fenómenos macroevolutivos son consistentes con las leyes de la genética, sino también que pueden explicarse en términos de variación geográfica y especiación".

Tipos de especiación

El término *especiación* ha sido utilizado de una manera ambigua durante buena parte de la historia de la biología evolutiva. Para los evolucionistas de la tradición vertical, ese término se refiere a la especiación filética, es decir, a la transformación de una especie en otra. Para los que pertenecen a la tradición horizontal, se refiere a la multiplicación de las especies, es decir al surgimiento de distintas poblaciones que son especies incipientes. Gran parte del conflicto presente sobre la validez de los equilibrios discontinuos (Punctuated equilibria, Nota del Traductor, O.A. Reig) representan en realidad la

barreras externas". Varias formas de especiación distintas de la alopátrida han sido postuladas además de ésta. Entre aquellas discutidas por White (1978) las más importantes son las siguientes:

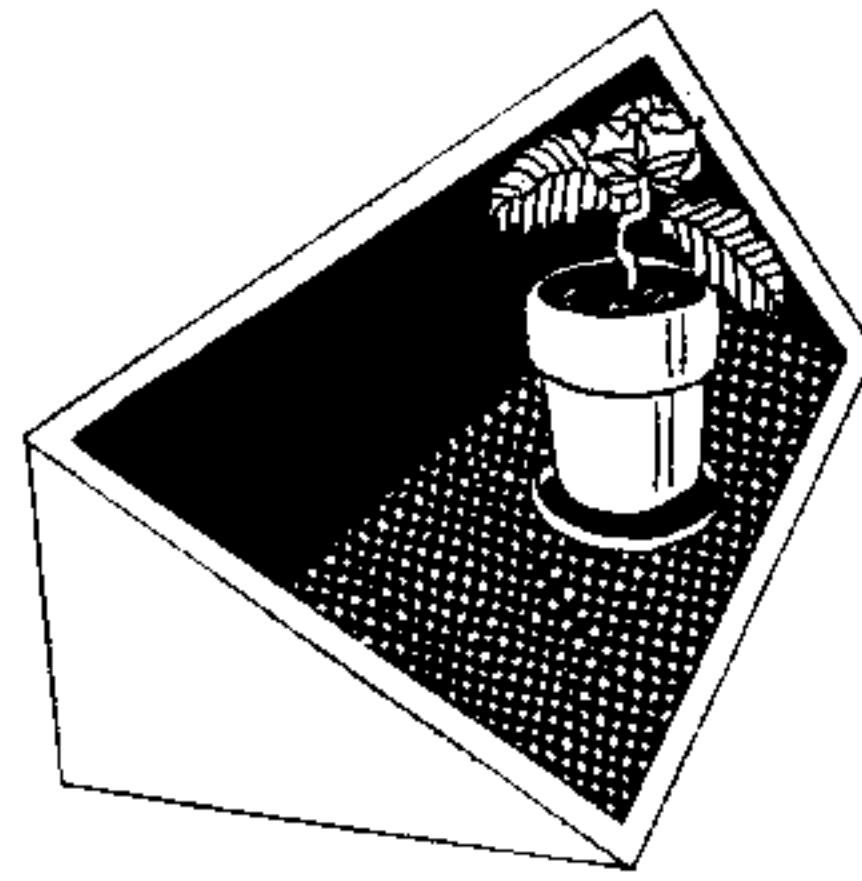
a) Especiación simpátrida. Se define como el origen de mecanismos aislantes dentro del área de dispersión de los descendientes de un solo demo. La suposición de la preponderancia de la especiación simpátrida perdió apoyo cuando destaqué en 1942, y aún más decisivamente en 1947 (reimpreso en 1976) cuáles son las dificultades genéticas que plantea a las especies diploides de reproducción sexual la división de un demo en condiciones de simpátrida y, además, que todos los casos citados

como demostrativos de la especiación simpátrida podían ser explicados con la misma facilidad o aún con mayor facilidad, si se los considerase resultantes de la especiación geográfica. Pero en la década de 1960 y en la de 1970, la especiación simpátrida fue promovida nuevamente con energía, en particular por Guy Bush y por M. J. D. White. Sin embargo, en los últimos dos años, varios autores han cuestionado de manera independiente el predominio y hasta la propia existencia, de este tipo de especiación. Aun cuando es concebible como mecanismo de especiación, dudo que tenga una importancia significativa.

Una forma especial de especiación simpátrida es la especiación por selección disruptiva. Según esta hipótesis, podrían originarse nuevas especies a través de la adquisición de aislamiento reproductivo de parte de distintos morfos de una población polimórfica. No hay duda de que se pueden formular una serie de condiciones que harían que esto fuese posible, pero me parecería que en las poblaciones naturales la selección resistiría enérgicamente una tan drástica reducción del potencial reproductivo de un individuo. La situación ideal para que pueda tener lugar ese tipo de especiación sería la ofrecida por los peces de agua dulce, entre los cuales se descubrió la existencia de "especies" tróficas, es decir, morfos tan discontinuos en sus especializaciones que tienen las características fenotípicas de varias buenas especies morfológicas, a pesar de ser miembros de una misma población. Es evidente que hasta que no se reúna un número mucho mayor de pruebas sobre la validez de la especiación simpátrida de que se dispone en la actualidad dicha modalidad de la formación de especies debe omitirse de la consideración del papel de la especiación en la macroevolución. En rigor, nunca se ha llegado a demostrar que esa modalidad tenga ninguna importancia particular por la macroevolución.

b) Especiación estasiopátrida. Como lo he demostrado anteriormente (Mayr, 1982b) no existe ningún tipo de dato en favor de la existencia de esta forma de especiación (como ha sido postulada por M. J. D. White).

c) Especiación parapátrida. Este modelo de especiación, que ha sido propuesto por Bryan Clarke, J. Endler y otros autores, también carece de pruebas convincentes. Todos los casos propuestos se explican con mayor facilidad como zonas de contacto secundario entre poblaciones previamente aisladas. Sólo se encuentran situaciones que podrían ser considerados casos de especiación parapátrida incipiente entre plantas



parcialmente autogámicas. La falta de espacio impide que discutamos el problema del flujo génico, cuyo análisis es esencial en la consideración de la posibilidad de este tipo de especiación.

Debe destacarse una vez más que en lo que concierne a la discusión sobre la especiación filética *versus* la especiación discontinua, resulta completamente no pertinente si las nuevas especies se originan parapátrida, simpátrida o disruptivamente; cualquiera de esos casos tendría como resultado una situación discontinuista.

cia no se observa divergencia en partes de una especie que están muy separadas. Dichas separaciones fueron conocidas desde antes de la época de Darwin y, en realidad, fueron la principal razón de la teoría de Agassiz de las creaciones múltiples de la misma especie, y del intercambio de correspondencia entre Darwin y Asa Gray.

Pero es más interesante el hecho, que yo fui el primero en destacar (Mayr, 1942: 281-285) de que las porciones muy aisladas de las especies son a veces tan drásticamente diferentes del área principal de su distribución, que los taxónomos no sólo las han clasificado como especies distintas, sino que a veces las han elevado al rango de distintos géneros. Por cierto que se fue acumulando cada vez mayor número de datos que sugerían la existencia de tasas de especiación drásticamente diferentes en distintas circunstancias. Durante muchos años luego de la publicación de mi libro *La sistemática y el origen de las especies* me vi sorprendido por estas diferencias y llegué finalmente a la conclusión de que al lado del "modelo de las pesas" se debe distinguir un proceso adi-

"Debe destacarse una vez más que en lo que concierne a la discusión sobre la especiación filética *versus* la especiación discontinua, resulta completamente no pertinente si nuevas especies se originan parapátrida, simpátrida o disruptivamente..."

Tipos de especiación alopátrida

Luego de la síntesis evolutiva, se aceptó de manera general el predominio de la especiación, alopátrida, por lo menos para el caso de los animales. Los que no están personalmente familiarizados con los problemas de la especiación, acostumbran describir este proceso como la separación de una especie en dos mitades a través del surgimiento de una barrera geográfica, y la ulterior divergencia genética gradual de las dos mitades aisladas. White (1978) designó a esta versión de la especiación alopátrida, como "el modelo de las pesas" ("Dumbbell" model).¹

Al estudiar casos concretos de especiación incipiente en varios grupos de animales y de plantas, descubrí que se avienen raramente a este modelo de libros de texto. Hay, en particular, dos aspectos de la especiación alopátrida que seguían siendo sorprendentes. Uno de ellos es que con frecuen-

cial de especiación alopátrida que tiene lugar en poblaciones periféricamente aisladas (Mayr, 1954), proceso para el cual propongo ahora la designación de *especiación peripátrida*.

Mi teoría ha sido objeto de tantas interpretaciones equivocadas en la literatura reciente, que es importante destacar el verdadero contenido de mis trabajos originales (Mayr, 1954, 1963, 1970). El dato fundamental sobre el cual me basé es el hecho empírico de que cuando en una superespecie, o grupo de especies, existe una población o un taxón que es muy divergente, dicha población o taxón se encuentra invariablemente en una ubicación periférica aislada. Al estudiar una serie de especies alopátridas muy emparentadas, encontré que en muchos casos las más distantes, o más periféricas, eran tan distintas que los ornitólogos las habían descrito como géneros separados o, por lo menos, se habían confundido en el reconocimiento de sus verdaderas relaciones

de parentesco. También encontré que en todos los géneros las especies más periféricas eran las más distintas. Sobre esta base empírica y estrictamente observacional es que propuse, en 1954, mi teoría de la especiación peripátrida. Ningún descubrimiento realizado en los más de 25 años transcurridos desde esa publicación fue capaz de debilitar mi proposición. Por el contrario, dicha proposición se vio enormemente fortalecida por las brillantes investigaciones de Hampton Carson sobre la especiación en las *Drosophila* de las Islas Hawaii.

Mi conclusión fue que cualquier reorganización drástica del reservorio génico es mucho más fácil que tenga lugar en una pequeña población fundadora que en cualquier otro tipo de población. No pude encontrar verdaderamente ningún tipo de prueba de la existencia de aceleración evolutiva drástica y de reconstrucción genética en especies populosas y de amplia distribución. Siendo que ha habido tantas falsas interpretaciones recientes sobre este aspecto de mis ideas, debo entonces destacar aquello que yo *no* afirmé.

Yo no afirmé que toda población fundadora debe especiar. La razón es que la mayoría de ellas se extinguen rápidamente. Pero una segunda razón es que en la enorme mayoría de ellas sólo tienen lugar reorganizaciones genéticas de escasa magnitud.

Yo no afirmé que todo cambio genético que tiene lugar en una población fundadora representa una revolución genética. Es evidente que esta última requiere la existencia de condiciones especiales que puedan generar reorganizaciones genéticas drásticas.

Yo no afirmé que toda población fundadora experimenta un cambio drástico. Todo lo que dije fue que cuando tiene lugar un cambio de ese tipo, dicho cambio se realiza en una población relativamente pequeña y aislada.

Yo no afirmé que la especiación solamente tiene lugar en poblaciones fundadoras.

Los que me han interpretado equivocadamente parecen ignorar la distinción entre condiciones necesarias y suficientes. Lo que es muy evidente es que ni se puede predecir lo que ocurre durante la especiación, ni se puede tratar a todas las situaciones bajo un mismo signo. Lamentablemente, el pensamiento tipológico todavía está demasiado difundido, sobre todo entre los geneticistas; como consecuencia de ello, se tiende a ignorar la existencia de explicaciones pluralistas.

Se ha dicho repetidamente que yo traté de reemplazar la de-

riva genética por mi teoría de la especiación peripátrida. Esto es totalmente falso. Siempre he sido consciente del hecho de que todos los procesos evolutivos estocásticos, incluyendo la fundación de nuevas poblaciones, dan como resultado la deriva genética tal como ella fue definida por Sewall Wright. Este autor, sin embargo, cuyo interés esencial siempre fueron los procesos de evolución vertical, se concentró en los fenómenos que tenían lugar en demos aislados temporalmente, describiendo cómo esos fenómenos podrían afectar el cambio genético en la totalidad de una especie. Por todo lo que conozco, Wright no tuvo en cuenta, antes de 1974, a la incidencia de estos fenómenos para una teoría de la multiplicación de las especies. En lo que a mí respecta, consideré el aspecto estocástico del establecimiento de una población fundadora sólo como un punto de partida y, como hice hincapié en ello desde el principio, siempre consideré que la selección era la causa real del cambio genético que tenía lugar en una población fundadora. Por lo tanto, nunca fui de la opinión de que a lo largo de la especiación peripátrida podrían tener lu-

Si se añade a ellos la reconstrucción genética necesaria para hacer posible la coexistencia no-competitiva entre la especie madre y la especie hija, se debía concluir que la especiación requería con toda probabilidad una considerable reorganización genética. Conforme con el modelo clásico de especiación alopátrida, también requeriría períodos de aislamiento geográficos muy largos para que se fueran acumulando despaciosamente el gran número de genes que eran necesarios para que tenga lugar la especiación. Esto no encajaba para nada con las situaciones en las que se aplicaba mi modelo peripátrida, y tuve que especular sobre la posible existencia de un proceso genético muy diferente al de la lenta acumulación de diferencias génicas. Pero aún así mi explicación se basó esencialmente sobre la suposición que dominaba para entonces, de que todos los genes son, en principio, del mismo tipo. Vislumbré un proceso genético que consistía en los siguientes elementos:

1. Los fundadores (en muchos casos una única hembra fertilizada) solamente eran portadores de una

“Aun cuando la especiación simpátrida sea concebible en tanto que mecanismo, dudo que tenga una importancia significativa. Todos los casos propuestos de especiación parapátrida se explican con mayor facilidad como zonas de contacto secundario entre poblaciones previamente aisladas. No existe ningún tipo de dato en favor de la especiación estasiopátrida”.

gar revoluciones genéticas o cualquier cosa por el estilo, como una alternativa a la deriva genética, ya que ambos procesos son totalmente independientes uno del otro, y siempre están coexistiendo.

La genética de la especiación peripátrida

Cuando propuse en 1954 mi teoría de la especiación peripátrida, era virtualmente nulo lo que se conocía sobre la genética de especiación, con la excepción de que se había encontrado en las plantas que un único, o unos pocos genes, eran a veces suficientes para establecer una barrera de esterilidad. La situación era mucho menos clara en los animales. La mayor parte de los estudios sobre los mecanismos comportamentales de aislamiento, así como también los referidos a la esterilidad, indicaban que estaban involucrados numerosos genes.

fracción de la variabilidad genética total de la población parental.

2. La endocruza extrema de las generaciones subsiguientes no sólo conducía a una creciente homocigosis, sino que también exponía a la selección a la mayoría de los alelos recesivos que ahora se presentaban al estado homocigota.

3. La eliminación de gran número de los equilibrios alélicos y epistáticos previamente existentes puede conducir a un aflojamiento considerable de la cohesión del genotipo.

4. Esas poblaciones genéticamente desequilibradas pueden tener las características ideales para desplazarse hacia nuevos nichos, como los que pueden hacerse disponibles en las condiciones ambientales modificadas en la que se encuentra la población fundadora.

5. La reorganización genética debería ser lo suficientemente

drástica para debilitar lo suficiente la homeostasis genética como para facilitar la adquisición de innovaciones morfológicas.

6. La drástica diferenciación física y biótica del ambiente de la población fundadora determinará la acción de presiones de selección mucho más intensas.

Dado que las primeras generaciones serán de pequeño tamaño, los procesos estocásticos deberán desempeñar un importante papel en la reorganización genética. Mi conclusión fue que la combinación de todos estos diferentes factores podría tener como resultado un cambio en la estructura genética mayor en varios órdenes de magnitud al que tiene lugar en un demo normal que forma parte de una especie populosa y de amplia distribución. Denominé a dicha drástica reorganización "revolución genética". Basé dicho concepto sobre la idea del medio ambiente genético de cada gen. Como mis ideas han sido frecuentemente mal comprendidas y mal interpretadas, citaré textualmente lo que dije en mi trabajo de 1954: "El aislamiento de unos pocos individuos que pertenecían a una población variable... producirá un cambio súbito en el ambiente genético de la mayoría de los loci. Este cambio es, en realidad, el tipo de cambio más drástico... que puede tener lugar en una población natural, ya que puede afectar a todos los loci de una vez. Puede, sin duda, tener el carácter de una verdadera 'revolución genética'. Además, esta 'revolución genética' desencadenada por el aislamiento de la población fundadora, puede muy bien tener el carácter de una reacción en cadena. Los cambios en cualquiera de los loci afectarán a su vez los valores selectivos de muchos otros loci, hasta que finalmente el sistema alcance un nuevo estado de equilibrio".

Mis estudios sistemáticos de literalmente miles de poblaciones aisladas periféricamente, que llevé a cabo durante los últimos 25 años, me han demostrado que ese tipo de cambio drástico tiene lugar sólo de manera muy ocasional. No afirmé ni lejanamente que toda población fundadora experimenta una revolución genética, ni que todos o la mayoría de los genes se veían afectados genéticamente. Todo lo que dije es que al cambiar su ambiente genético, la expresión fenotípica y por lo tanto los valores selectivos de muchos genes se verían afectados. Algunos autores se preguntaron, con cierta justificación, si el término "revolución" no era demasiado fuerte. Pero el historiador sabe que muchas revoluciones, con excepción de la forma de gobierno, apenas si llegan a

afectar a las otras instituciones de un país. Además, en otros tipos de poblaciones nunca ocurre nada que ni tan sólo se aproxime a la drástica reorganización genética que tiene lugar en las poblaciones fundadoras que experimentan una revolución genética.

Lo que dije en 1954 se basó totalmente sobre inferencias, y ha llegado el tiempo de preguntarse hasta qué punto mis especulaciones han sido confirmadas o refutadas en los 28 años subsiguientes.

Quizás el conocimiento más importante que se adquirió desde entonces es el de la heterogeneidad del ADN. Gran parte de los desentendimientos del pasado tuvieron su origen en la continua insistencia de algunos geneticistas de que toda evolución es causada por "caracteres mendelianos". Debemos admitir que ésta fue una designación útil en las primeras décadas de este siglo, cuando todavía existía la creencia generalizada de que los genes se mezclaban. Pero hoy en día, ese término sugiere que los "caracteres mendelianos" constituyen una clase homogénea, siendo que cuando más aprendemos sobre los tipos de ADN,

Pero veamos algunos de los detalles. Como hay diferentes clases de ADN y como ya tenemos algunos datos que nos dicen que esas clases desempeñan papeles diferentes en la especiación, debemos considerar a cada una de ellas por separado.

1. Genes enzimáticos. El método de la electroforesis proporcionó la importantísima comprobación de que los genes enzimáticos clásicos no tienen una implicación importante, si es que acaso tienen alguna implicación, en la especiación. Las pruebas de esta conclusión son múltiples, y quizás la más convincente es que la tasa de reemplazo de isozimas no es más rápida en las líneas filéticas que están sometidas a especiación activa que en las líneas conservadoras. Existen también grupos de especies y de géneros emparentados que son idénticos en todos los loci enzimáticos que han sido estudiados. Los que basan sus interpretaciones de la genética de la especiación en los genes enzimáticos, están seguramente apuntando fuera del blanco.

2. Reconstrucción cromosómica. Siendo que en los eucariotas

"Debe distinguirse un proceso adicional de especiación alopátrida que tiene lugar en poblaciones periféricamente aisladas, proceso para el cual propongo ahora la designación de especiación peripátrida".

se hace cada vez más obvio que eso está lejos de la verdad. El término "caracteres mendelianos" tiene simplemente el significado de que la herencia está controlada por los cromosomas en los cuales están ubicados los factores genéticos respectivos. Pero no nos dice nada sobre la naturaleza química, fisiológica o evolutiva de dichos factores genéticos. Conocemos ahora que el genotipo, aunque está compuesto en su totalidad de ADN, consiste en clases muy heterogéneas de dicha substancia, cada una de las cuales puede tener una función parcial o totalmente diferente. Aquellos de nosotros que nos hemos dedicado a explicar la especiación y la evolución por un largo tiempo, y que pensamos que estábamos cerca de cumplir ese objetivo, nos sentimos ahora de golpe en la situación de un jugador de ludo que tiene que volver a la posición cero. Y es verdad que en lo que corresponde a nuestro conocimiento de la genética de la especiación, nos encontramos casi en una posición cero.

virtualmente todo el material genético está ubicado en los cromosomas, nadie pondría en duda que los cromosomas son importantes en la especiación; lo único que cabe preguntarse es ¿en qué forma? La frecuencia con que en la mayoría de los grupos de organismos las especies emparentadas difieren en su estructura cromosómica confirma cuán frecuentemente la especiación parece estar acompañada de reorganizaciones cromosómicas. Pero por otra parte, la existencia de especiación homosecucional en muchos grupos de especies de drosófilas de Hawaii, y en otros géneros de dípteros (Carson), también demuestra que la especiación es posible sin grandes cambios cromosómicos. En vista del hecho de que los heterocigotas en cuanto a los complementos cromosómicos de dos especies diferentes poseen frecuentemente una viabilidad disminuida o son más o menos estériles, poca duda cabe de que la acumulación de dichas diferencias podría acelerar la adquisición de mecanismos de

aislamiento entre las especies. M.J.D. White ha demostrado convincentemente el importante papel que este mecanismo desempeñó en la especiación de ciertos grupos de organismos, los saltamontes morabinos por ejemplo. Pero las drosófilas de Hawaii de Carson muestran también que la reorganización cromosómica no es una condición necesaria para la especiación.

Debemos dejar en este punto el sólido fundamento de las comprobaciones basadas sobre hechos firmes. Por más de quince años varios investigadores han venido especulando sobre la importancia que los genes reguladores (por analogía a lo descubierto en los prokariotas) guardan en la especiación, y parece que existen bastantes pruebas del papel desempeñado por esos mecanismos reguladores. Aun cuando algunos geneticistas todavía son renuentes a admitir más de un mínimo de interacción génica, me parece que existen muchas más pruebas de una estrecha cohesión interna en el genotipo que lo que admiten los mendelistas clásicos. Pero nuestra ignorancia del sistema de regulación que se viene postulando es todavía casi completa. Tal sistema puede involucrar genes codificadores únicos que desempeñen varias funciones, entre las que una puede ser la de establecer mecanismos de aislamiento, y puede ser que jueguen en esto su papel algunos de los "genes misteriosos" descubiertos recientemente, como las "copia" y otros elementos móviles. El ADN medianamente repetitivo parece ser muy importante en la regulación, y es posible también que en ella participe, el ADN altamente repetitivo. Pero también es posible que la concepción unifactorial completa sea errónea.

El medio ambiente genético

Dos distintas tradiciones en cuanto a la concepción del genotipo pueden distinguirse dentro de los últimos sesenta años, pero también se podría decir que ellas se remontan al propio Darwin (1859: 146; 1868 II: 319-335). De acuerdo con la concepción atomística (o del "saco de frijoles", "beanbag" en inglés) cada gen es independiente no sólo en sus acciones, sino también en los efectos que tiene la selección sobre él. La estasis evolutiva del fenotipo se explica, por ejemplo, por la selección estabilizadora que actúa sobre los genes individuales. Conforme con la concepción holista (integrativa), los genes actúan en equipo y la enorme cantidad de los otros genes forman el "medio ambiente genético" (Chetverikov, 1926) de cada gen. Los intercambios genéticos en cada locus

pueden tener su impacto sobre el valor selectivo de los genes de otros loci. Aun cuando las atomistas (reduccionistas) son completamente conscientes de la pleiotropía, la poligenia y otros procesos que intervienen en la producción del fenotipo (el objetivo de la selección) y que determinan automáticamente la interacción selectiva de los genes, estos procesos no son tenidos en cuenta en sus interpretaciones evolutivas. Pero aquellos otros que destacaron el significado del medio ambiente genético (Chetverikov), la homeostasis genética (Lerner), el equilibrio interno (Mather) o la cohesión del genotipo (Mayr), han sido consistentes en considerar al impacto de la selección natural de una manera diferente de lo que lo han hecho aquellos para los cuales el papel de los genes es, en lo esencial, puramente aditivo. Por ejemplo, los atomistas tratan a las restricciones en el desarrollo y a la selección estabilizadora como dos problemas separados, mientras que para los "holistas" la principal causa de esta última es, precisamente el conjunto de restricciones que la cohesión del genotipo genera en el desarrollo ontogenético. Schmalhausen tuvo com-

los atomistas los *Limulus* y *Triops* vivientes se mantuvieron morfológicamente constantes porque la selección estabilizadora eliminó todas las nuevas mutaciones, de manera tal que el genotipo permaneció esencialmente inmodificado durante todo el período de su existencia.

Es así que los holistas han introducido un nuevo factor importante en la teoría evolutiva, la estructura interna del genotipo. Ellos dicen que muchos acontecimientos macroevolutivos no pueden explicarse por el reemplazo atomístico de los genes o por la presión de la selección sobre genes aislados, sino que esa explicación sólo está dada por una reorganización más o menos drástica del genotipo que se hace posible por el aflojamiento de la apretada cohesión genética del genotipo que caracteriza a las especies populosas y de amplia distribución. Pero yo no debería haber hablado de un factor nuevo, ya que encontramos en el propio Darwin una defensa de este punto de vista, el que también fue planteado con insistencia posteriormente, casi siempre por parte de los evolucionistas que pertenecían al campo de los naturalistas, aunque algunos

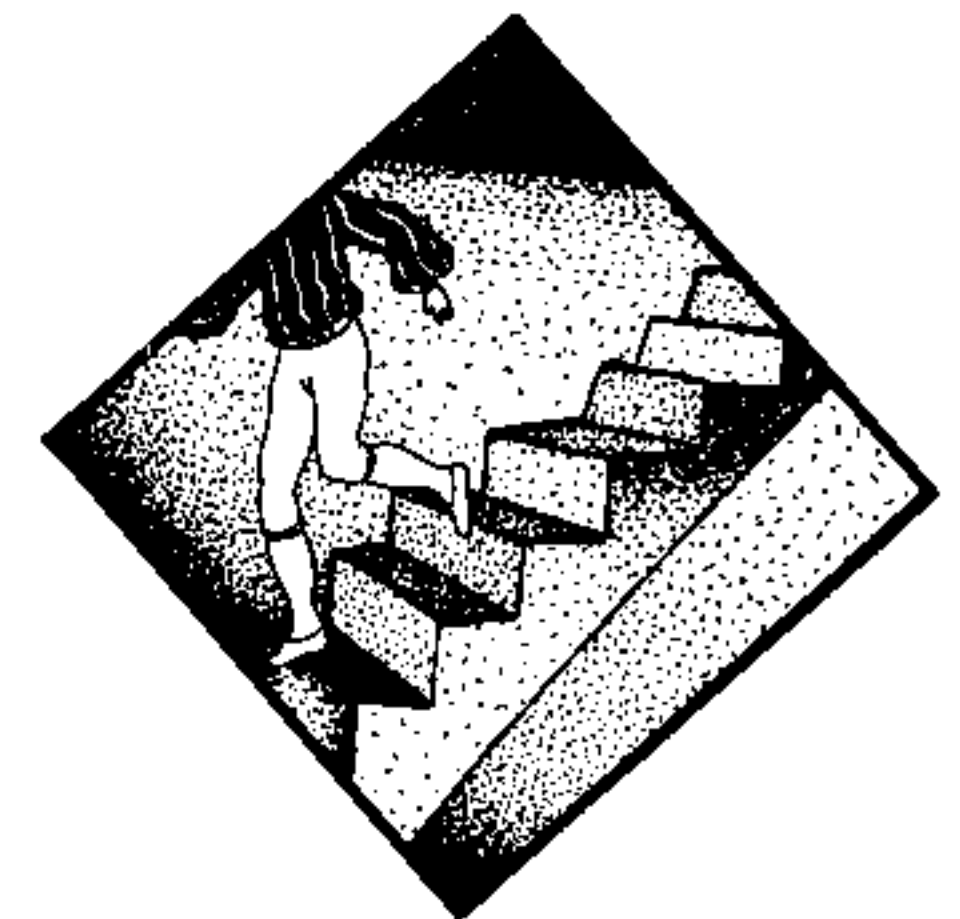
"El aspecto estocástico del establecimiento de una población fundadora es sólo un punto de partida, y la selección es siempre la causa real del cambio genético que tiene lugar en una población fundadora".

pleta conciencia de esto, pero la mayoría de los geneticistas, y sobre todo los geneticistas matemáticos, lo ignoran porque complica muchos los cálculos. Realmente todavía no existe una metodología adecuada para el análisis de los factores que controlan la cohesión.

Los adherentes de cada una de estas concepciones interpretan de diferente manera muchos problemas evolutivos. La estasis evolutiva, por ejemplo, constituye para los holistas una prueba del hecho de que un cierto grado de reorganización genética puede ser compensado por ajustes internos en la cohesión del genotipo. Si los *Limulus* y los *Triops* de la actualidad son casi indistinguibles en su morfología de sus antecesores que vivieron 100 ó 200 millones de años atrás, ello no significa que todavía tengan el mismo genotipo, sino más bien que a pesar de haber existido una gradual modificación genética, la cohesión del genotipo ha sido capaz de mantener un morfotipo constante. En contraste, para

autores que se incorporaron al evolucionismo desde la embriología, como Waddington y Goldschmidt, también expresaron ideas similares.

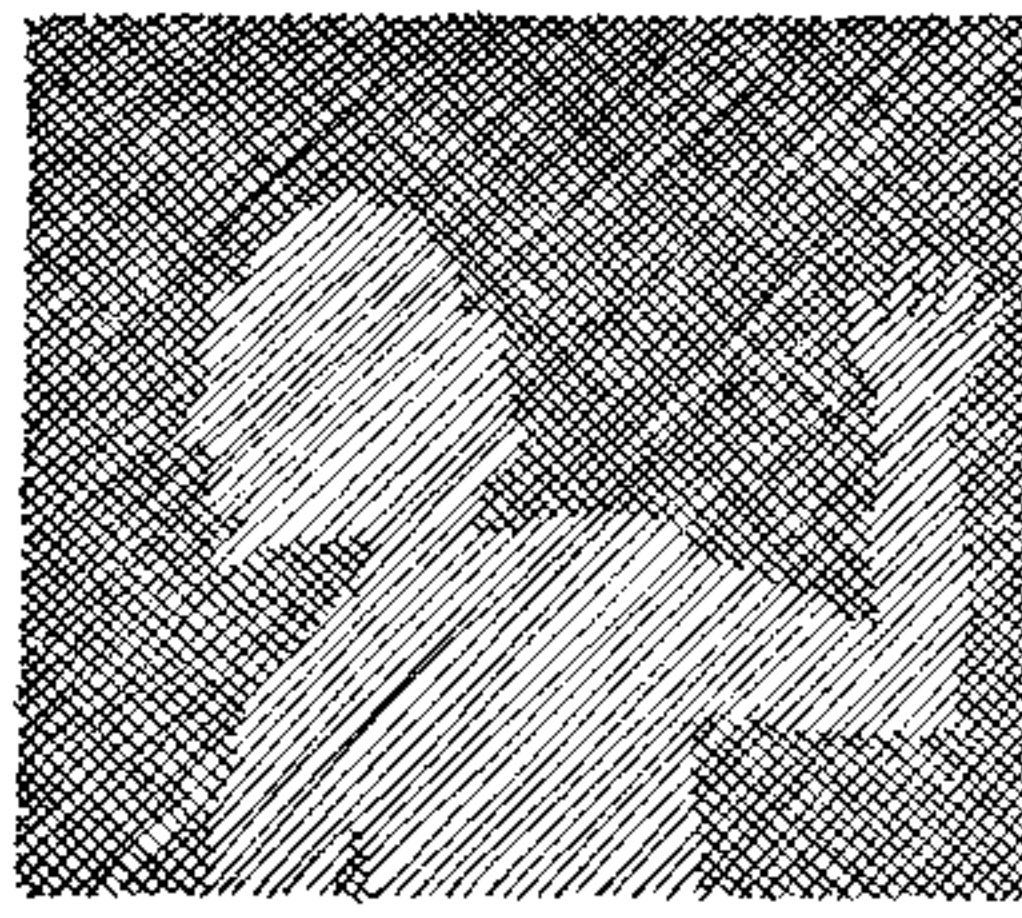
Carson (1975) ha sido el autor que desarrolló con mayor fuerza



la teoría de que el aflojamiento de la cohesión del genotipo es un componente importante, y quizás el más decisivo, en gran parte del fenómeno de la especiación. Sus argumentos reforzaron poderosamente a aquellos que habían sido presentados con anterioridad por autores que van desde Darwin a Rensch, Lerner, Waddington, Mayr y otros.

Microevolución y macroevolución

La concepción clásica de la macroevolución que mantuvieron Darwin y la mayoría de los paleontólogos hasta hoy día es que las especies, en el curso de su evolución gradual, cambian a lo largo del tiempo en un grado tal que se van transformando en géneros diferentes y aun en diferentes taxones de rango superior, adquiriendo en ese proceso todas las adaptaciones y especializaciones que se observan en el mundo de la diversidad orgánica. La visión de la evolución en una dimensión estrictamente vertical mantenida por la mayoría de los paleontólogos, incluyendo a Simpson, difícilmente permitía otra interpretación del proceso evolutivo. Pero cuando se estudian con detenimiento los escritos de los genetistas que también han pensado en la macroevolución, se encuentra que ellos igualmente adoptaron un punto de vista que coincide en lo esencial, aunque algunos de ellos sintieron que había un área que quedaba así inexplicada. Esto condujo a Goldschmidt a su teoría del "monstruo esperanzado", y a otras teorías saltacionistas, y condujo también a que varios autores llegasen a afirmar que el replanteo de los procesos evolutivos que tuvo lugar en los últimos 10 ó 15 años puso a la nueva síntesis en la situación de una teoría obsoleta. Estas son conclusiones inevitables en aquellos que piensan en términos de reservorios génicos cerrados y de una evolución exclusivamente vertical. No hay realmente conexiones visibles entre los fenómenos estudiados por los geneticistas matemáticos de poblaciones y los procesos macroevolutivos estudiados por los paleontólogos y los especialistas en anatomía comparada. Pero esas conexiones pueden ser demostradas utilizando los hallazgos de la sistemática poblacional y una concepción horizontal de la evolución como lo patrocina la nueva sistemática, ya que ellos proporcionan un puente perfecto entre la micro y la macroevolución. En los escritos de Rensch y en mi libro de 1942 se pueden encontrar rudimentos de esta demostración. En mi teoría de la especiación peripátrida sostuve que las poblaciones periféricamente aisladas tienen varios atributos que "son de gran interés... para los que estudian los



grandes cambios evolutivos. Me parece que muchos fenómenos sorprendentes como los que se presentan particularmente a los paleontólogos, se llegan a aclarar si consideramos las características de este tipo de poblaciones. Se encuentran entre estos fenómenos las tasas evolutivas desiguales (y particularmente las muy rápidas), las interrupciones en las secuencias evolutivas y los saltos aparentes y, finalmente, el origen de nuevos 'tipos'... La reorganización genética de las poblaciones aisladas periféricamente permite que tengan lugar cambios evolutivos muchas veces más rápidos que los cam-

encuentran en una situación de estasis evolutiva casi completa, y que continúan así por millones o decenas de millones de años hasta que terminan finalmente por extinguirse sin haber manifestado materialmente ningún cambio. Explican el hecho de que se encuentren tantos casos de transición de una especie a otra en el registro fósil de la siguiente manera: "Si las nuevas especies surgen muy rápidamente en pequeñas poblaciones locales aisladas periféricamente, la gran expectativa de la existencia de secuencias insensiblemente graduales de fósiles, no es más que una quimera", y continúan: "La historia de la evolución no es la historia de un majestuoso desenvolvimiento, sino una historia de equilibrios homeostáticos, perturbados sólo 'raramente' (es decir, bastante a menudo en la completez del tiempo) por rápidos acontecimientos episódicos de especiación" (Eldredge y Gould, 1972: 84).

Como sucede con todas las teorías nuevas (o con nuevas versiones de viejas teorías), los amigos y los adversarios de la de los equilibrios discontinuos pronto propugnaron interpretaciones bastante diferentes de la mis-

"Muchos acontecimientos macroevolutivos no pueden explicarse por el reemplazo atomístico de los genes o por la presión de la selección sobre genes aislados, sino por una reorganización más o menos drástica del genotipo".

bios que tienen lugar en las poblaciones que forman parte de un sistema continuo. Encontramos aquí, entonces, un mecanismo que puede permitir la rápida emergencia de novedades macroevolutivas sin ningún conflicto con los hechos observados de la genética" (Mayr, 1954: 206-207).

Es curioso que esta conclusión mía permaneció completamente ignorada por los paleontólogos a lo largo de casi 20 años. Pero en 1972 Eldredge y Gould publicaron su *teoría de los equilibrios discontinuos* (punctuated equilibria), por la cual algunos de los hechos más importantes descubiertos por los paleontólogos son explicados en los términos de mi teoría de la especiación peripátrida. Estos autores reconocen dos tipos de especies: en primer lugar, las neoespecies que se originan en aislados periféricos y que experimentan una tasa de cambio muy acelerada durante e inmediatamente después de su origen; y en segundo lugar, viejas especies bien asentadas que, según ellos, se

ma. Esas interpretaciones cubren un espectro considerable, pero para destacar las diferencias, sólo describiré dos versiones extremas.

(1) La versión "moderada", o "versión de Mayr", que consiste esencialmente en una traducción directa de mi teoría de la especiación peripátrida de 1954 en términos verticales, como ha sido desarrollada más arriba.

Para mí, el proceso de la revolución genética que tiene lugar en la especiación peripátrida es un proceso gradual y poblacional, aun cuando sea enormemente acelerado. Como insinué previamente, pero como fue destacado particularmente por Carson (1975), el acontecimiento más importante que es presumible que tenga lugar en muchos casos de especiación peripátrida es la destrucción de la cohesión genotípica previamente existente, y su reemplazo por un nuevo sistema de equilibrio. Y es totalmente probable que la adquisición de un nuevo sistema homeostático facilite el surgimiento de nuevas diver-

gencias evolutivas y que explique el origen de nuevos taxones de rango superior y de novedades evolutivas.

(2) La "versión drástica" o "versión goldschmidtiana". Según esta versión, durante la especiación peripátrida tienen lugar acontecimientos genéticos de naturaleza única, entre los que se incluyen "mutaciones sistémicas" o "monstruos esperanzados" como los descritos por Goldschmidt (1940).

En un artículo titulado "El retorno de los monstruos esperanzados", Gould (1977) escribió: "Hago la predicción de que durante la próxima década Goldschmidt será ampliamente reivindicado en el mundo de la biología evolutiva... El rompió abruptamente con la teoría sintética al afirmar que las nuevas especies surgen abruptamente por variación discontinua, o macromutación... Goldschmidt adelantó que cada vez que una macromutación discontinua, por pura buena fortuna puede llegar a adaptar a un organismo a una nueva forma de vida surge lo que en su terminología llama un 'monstruo esperanzado'. La macroevolución avanza por el éxito ocasional de estos monstruos esperanzados, y no por los pequeños cambios continuos que tienen lugar en el seno de las poblaciones". Continúa Gould: "Como darwinista, quiero defender el postulado de Goldschmidt de que la macroevolución no es simplemente la microevolución extrapolada, y que las principales transiciones estructurales pueden tener lugar rápidamente sin la existencia de una serie uniforme de estadios intermedios".

En la subsiguiente discusión, Gould no distingue claramente entre la magnitud del cambio estructural y la situación en que éste podría ocurrir. En consecuencia, su discusión fue interpretada por muchos como un apoyo a la teoría del "monstruo esperanzado" de Goldschmidt. Y esto nos lleva al problema de en qué consistió realmente la teoría de Goldschmidt. Este autor, aunque se ocupó de muchos temas, fue principalmente un embriólogo, y su trabajo genético se refirió a problemas del desarrollo. Y aun cuando trabajó con diferentes poblaciones de ciertos tipos de mariposas, siempre pensó en términos de individuos, no de poblaciones. Para él, un monstruo esperanzado era un individuo que iniciaba una nueva línea evolutiva. Es así que llegó a aprobar la conclusión de Schindewolf de que "es en vano que se busquen distintos eslabones perdidos en el registro paleontológico, ya que ellos nunca existieron: 'La primera ave eclosionó de un huevo de reptil'".

Resulta ahora claro que la diferencia básica entre la versión moderada y la versión drástica de la teoría

de los equilibrios discontinuos radica en que para la primera tiene lugar una reestructuración genética gradual, aunque sea rápida y bastante drástica, de las poblaciones, mientras que en la versión goldschmidtiana una mutación sistémica produce un único individuo, un monstruo esperanzado, que inicia una nueva tradición evolutiva.

Aun cuando algunas de las afirmaciones que Eldredge, Gould y Stanley hicieron en la década del 70, sonaban como si favoreciesen la versión goldschmidtiana, estos autores se distanciaron claramente de esa versión en sus discusiones más recientes. Gould dice que cuando postula saltos evolutivos "No me refiero al origen saltacional de diseños totalmente nuevos que surgen completos en toda la complejidad e integración de sus características... vislumbré por el contrario el potencial origen saltacional de los caracteres esenciales de las adaptaciones claves" (Gould, 1980: 127).

Luego de esta afirmación, el argumento se transforma en una discusión semántica sobre cuán grande es lo grande, o sobre qué es lo gradual.

goldschmidtiano tuviese lugar, como lo señalé anteriormente (May 1963: 438), se deberían encontrar en gran abundancia en la naturaleza ese tipo de globos de sondeo. Pero contrariando las creencias de los neo-goldschmidtistas, no se puede encontrar en la naturaleza polimorfismos frecuentes de monstruos desesperanzados, ni aun de monstruos esperanzados. Por cierto que no todas las mutaciones que conducen a cambios evolutivos tienen que ser minúsculas (ver Turner, 1977, con respecto a las mutaciones que inician el mimetismo), pero las mutaciones que producen los caracteres de nuevos taxones de rango superior en su conjunto, son muy improbables. Por consiguiente, no hay necesidad de postular ningún tipo de proceso nodarwiniano para explicar el origen de las novedades evolutivas. Todo lo que se necesita, como lo destacaron Chetverikov, Mather, Lerner, Carson y yo mismo, es un concepto del genotipo menos atomístico y menos reducecionista.

Para un paleontólogo, miles y aun decenas de miles de años no son más que un momento. Es por ello que la especiación peripátrida resulta un

"El proceso de la revolución genética que tiene lugar en la especiación peripátrida es gradual y poblacional, aun cuando sea enormemente acelerado. El acontecimiento más importante es la destrucción de la cohesión genotípica previamente existente, y su reemplazo por un nuevo sistema de equilibrio".

Quiero destacar lo siguiente: para un darwinista, toda reconstrucción genética que tiene lugar en una población que en una especie diploide de reproducción sexual siempre comienza con el cambio de un solo cromosoma, es gradual por definición. Siempre tiene que pasar a través de un estado de polimorfismo o de heterocigiosidad, independientemente del tamaño que tenga la estructura unitaria con la cual se construye el cambio. Una mutación que tiene lugar en un estadio temprano de la ontogenia, podría producir un cambio drástico en la estructura del adulto, como dicen los neo-goldschmidtistas. Pero como fue destacado por el propio Goldschmidt, la mayoría de las macromutaciones producirán perturbaciones de un carácter tal que el resultado será un monstruo *desesperanzado*. Por lo tanto, y por fortuna, la hipótesis de Goldschmidt permite realizar una predicción: si ese tipo de proceso neo-

fenómeno más o menos instantáneo, un verdadero salto. Pero bajo la óptica mucho más ampliada del análisis detallado de las poblaciones vivientes, un cambio que requiere cientos o miles de años nos parecerá no sólo gradual, sino inclusive verdaderamente lento. Con toda seguridad, algunos componentes de la reestructuración genética de una población fundadora, como el desplazamiento de una mutación cromosómica de una condición homocigótica a otra, puede completarse en unas pocas generaciones. De la misma manera, si tiene lugar el reemplazo de un sistema de homeostasis genética por otro, la transición debería ocurrir en un número relativamente pequeño de generaciones. Pero no obstante, el acabamiento de la producción de una novedad evolutiva genuina debe requerir cientos, sino miles, de generaciones, a pesar de que incluso un período de esa magnitud sea todavía demasiado corto para que pueda

ser descubierta por el paleontólogo. Los discontinuistas se han mofado de la tradicional tendencia de los paleontólogos a invocar a las deficiencias del registro fósil tan frecuentemente en sus explicaciones. Es sin embargo irónico que la discontinuidad aparente de la aceleración evolutiva que acompaña a la especiación peripátrida, sea también un artefacto de la incompletez del registro fósil. Si todas las poblaciones fundadoras, que son sumamente pequeñas, locales y de corta duración, hubiesen quedado preservadas en dicho registro, seguramente podrían documentar la naturaleza gradual de los cambios.

La estasis evolutiva

La existencia de "fósiles vivientes" y la constatación de "especiación explosiva" en algunos lagos, ha sido aceptada desde hace mucho como "pruebas de tasas de especiación y de evolución drásticamente disímiles. También se están acumulando pruebas de que esta diferencia se correlaciona con, y presumiblemente es causada por, diferencias en la estructura poblacional de las respectivas especies" (Mayr 1963: 522; 1976: 53-60). Más precisamente, se han venido acumulando gradualmente pruebas de que, si se mantienen iguales otros factores, la tasa de especiación está correlacionada inversamente con el tamaño poblacional. Es por esto que la especiación puede ser tan rápida en las poblaciones fundadoras, mientras que las especies populosas y de amplia distribución geográfica pueden ser evolutivamente totalmente inertes.

Lo que los paleontólogos encuentran normalmente en el registro fósil es este último tipo de especies. Y son éstas precisamente las que por razones teóricas (Haldane, 1957) se espera que muestren el menor grado de cambio evolutivo. La extrapolación a partir de esta clase de especies es lo que indujo a algunos discontinuistas a postular que todas las especies asentadas se tornarían constantes y evolutivamente inertes una vez que hubieren pasado a través de un período de rápida especiación. Al así hacerlo, están desconsiderando el hecho de que las especies menos populosas y de menor distribución se encontrarán con más dificultad en el registro fósil, y que su hallazgo paleontológico estará separado por grandes brechas. Los discontinuistas interpretarán esto como una prueba de que están interviniendo acontecimientos de especiación peripátrida, aun cuando puede haber habido un cambio lento y gradual. Esto es por cierto lo que afirman algunos de sus oponentes (Kellog, 1975; Gingerich, 1976).

Yo me siento personalmente inclinado a creer en la existencia de un espectro completo de tasas de evolución, que van desde cambios sumamente rápidos en algunos casos de especiación peripátrida, a través de numerosas especies que experimentan lentos cambios que se continúan en el tiempo (particularmente en el caso de las especies que tienen áreas de distribución relativamente pequeñas), hasta llegar al caso de especies totalmente estáticas, (mayormente en el caso de aquellas que tienen una amplia distribución y que son muy populosas). Cuanto más alejada esté en el tiempo una especie del acontecimiento de especiación que le dio origen, tanto más se habrá estabilizado su genotipo y tanto más resistente al cambio se habrá tornado. Las especies que se originaron en los refugios del Pleistoceno, como las descritas por Haffer y por otros autores, documentan la existencia de una clase de especies que tienen tasas de evolución intermedias. He expresado frecuentemente mi convicción de que, si otras cosas se mantienen inalterables, la tasa de evolución está correlacionada inversamente con el tamaño poblacional.

"Se han venido acumulando pruebas de que la tasa de especiación está correlacionada inversamente con el tamaño poblacional.

Es por eso que la especiación puede ser muy rápida en las poblaciones fundadoras, mientras que las especies populosas y de amplia distribución pueden ser totalmente inertes evolutivamente".

¿Hemos llegado al fin del neo-darwinismo y de la síntesis evolutiva?

En los últimos años algunos autores han afirmado que los descubrimientos más recientes estaban señalando el fin de la síntesis evolutiva. Una dificultad que surge al intentar refutar esta afirmación es que no existe acuerdo sobre cuáles son los componentes cruciales de la síntesis evolutiva. Los geneticistas en su totalidad adoptaron una definición fuertemente reduccionista de la evolución, describiéndola como la acumulación gradual de pequeños cambios. Pero esa definición no sólo no representa la concepción del propio Darwin, quien consideró que la selección actuaba sobre "variedades" de un amplio rango de tamaño, sino que también deja fuera de la "síntesis" a buena parte de ella. Lo que ocurrió en las décadas de 1930 y de 1940 fue una síntesis del pensamiento de los geneticistas experimentales y de los naturalistas de concepción poblacional. Los geneticistas contribuyeron con la herencia dura y por par-

tículas (inmezclable), mientras que los naturalistas aportaron el pensamiento poblacional, el individuo como el objeto de la selección y el componente horizontal de la evolución (el origen de la diversidad). Nada de esto ha sido debilitado ni refutado por los descubrimientos más recientes.

Trataré de demostrar esto último examinando algunas de las afirmaciones opositoras. La especiación peripátrida, que es el fundamento de la teoría de los equilibrios discontinuos, se lleva a cabo, como lo postuló Mayr (1954, 1970), completamente dentro del margen de la síntesis evolutiva. Tampoco existe conflicto alguno entre las tesis de dicha síntesis y cualquiera de las otras formas de especiación que han sido revividas o que se han propuesto por primera vez en los años recientes. Esto es seguramente bastante irrelevante, ya que la validez, o por lo menos la existencia frecuente de cualesquiera de esos otros métodos de especiación, es algo muy discutible. La afirmación que hacen algunos adherentes de la teoría de los equilibrios discontinuos, en el sentido de que la estasis evolutiva está en conflicto

con el neo-darwinismo o con la síntesis evolutiva, carece totalmente de fundamento. Ya en los tiempos de Darwin se conocía la existencia de fósiles vivientes, y ese autor destacó expresamente que podían tener lugar extensos períodos de estasis evolutiva (véase por ejemplo, el taxón F en el diagrama de la página 116 de *El origen de las especies*). El mismo fenómeno fue también destacado por Rensch, Julian Huxley, Haldane, Mather, Simpson y muchos otros autores. Y uno de los grandes éxitos de Darwin fue precisamente haber refutado la teleología evolutiva de Lamarck, que sostenía la necesidad de un avance evolutivo continuo que obedecía a una tendencia intrínseca de los organismos hacia la perfección. Existen distintas maneras de explicar la estasis evolutiva dentro del marco del darwinismo. Yo personalmente cuestiono que la selección estabilizadora sea responsable por sí sola de este fenómeno, y creo más bien que el mismo se debe principalmente a una cohesión interna del genotipo mantenida por mecanismos moleculares todavía no explo-

rados. Si esto se confirma, no sería nada más que una extensión de "las misteriosas leyes de la correlación" postuladas por Darwin.

Nada existe en la teoría de Darwin que requiera tasas de evolución constantes. El pensamiento de la nueva síntesis es totalmente compatible con la opinión de que durante la especiación e inmediatamente después de ella hay grandes aceleraciones en las tasas de cambio, y que sobreviene un virtual estancamiento durante períodos de estasis evolutiva. Las revoluciones genéticas, como las postuladas por mí, y las grandes reconstrucciones del genotipo, no están de ninguna manera en conflicto con la interpretación darwiniana. En todos los casos se trata de fenómenos poblacionales, y por lo tanto son fenómenos necesariamente graduales, independientemente del tamaño de las unidades sobre las que se construye la reconstrucción genética, y de cuán drásticamente difiera el producto final de la condición inicial. Esto también es válido para el caso de las reorganizaciones cromosómicas, que siempre deben pasar por el cuello de botella de una condición heterocigótica. El concepto de Darwin de que la evolución se debía al origen de una nueva variedad que en caso de ser superior, se iría arraigando gradualmente, es tan aplicable a los cambios cromosómicos como a los de naturaleza puramente génica.

Lo que más me asombra de gran parte de la controversia reciente entre paleontólogos y geneticistas, es que los que están en cada uno de dichos campos opuestos ignoran completamente los testimonios fascinantes y muy decisivos de la sistemática poblacional. Yo dediqué buena parte de mi libro de 1942 a refutar las demandas de Goldschmidt, demostrando el potencial macroevolutivo de las subespecies aisladas. ¿Por qué, entonces, Gould cita a Goldschmidt, que sólo consideró a las subespecies de distribución clinal, y no a mi refutación punto por punto de la pretensión de ese autor de que las subespecies no tienen nada que ver con la macroevolución? Y repito: ¿por qué? Lo mismo es válido para los geneticistas, cuya posición reduccionista es totalmente incapaz de explicar los tantos fenómenos interesantes de la variación en relación con la estructura de las especies.

El análisis precedente de la función de la especiación en la macroevolución ha demostrado que en el período que media entre los dos aniversarios centenarios de Darwin, nuestra comprensión de esa función ha avanzado considerablemente. Al mismo tiempo, también ha puesto en evidencia hasta qué punto somos incapaces todavía de pro-

porcionar respuestas satisfactorias a problemas importantes. Para ilustrar el grado de nuestra ignorancia, mencionaré algunos de estos problemas:

(1) ¿Qué le ocurre al genotipo durante la especiación, particularmente durante las revoluciones genéticas que tienen lugar en las poblaciones fundadoras?

(2) ¿Cuáles son las fuerzas moleculares que son responsables de la aparente cohesión del genotipo?

(3) ¿Cuál es el papel que desempeñan en la especiación y en la evolución los diferentes tipos de ADN, como los ADN mediana y altamente repetitivos, los transposones, etc.?

(4) ¿Qué tipo de represiones actúan para impedir un éxito ilimitado a la selección natural? (Mayr, 1982a).

(5) ¿Cuán drástico puede ser el efecto fenotípico de una mutación (*sensu lato*) como para que no se tope con tanta contra-selección que haga que la mutación sea rápidamente eliminada?

"El pensamiento de la nueva síntesis es totalmente compatible con la opinión de que durante la especiación e inmediatamente después de ella hay grandes aceleraciones en las tasas de cambio, y que sobreviene un virtual estancamiento durante períodos de estasis evolutiva".

NOTA

1. En rigor, existe aquí un juego de palabras, pues "dumbbell" significa a su vez, la pesa, o barra con dos esferas pesadas en los extremos que se utilizan en los gimnasios para ejercitar los músculos, por parte de los "levantadores de pesas", como también persona tonta, zopenco. (Nota del traductor).

REFERENCIAS

- Bateson, W. (1894): *Materials for the Study of Variation*. London: McMillan.
- Carson, H. L. (1975): The genetics of speciation at the diploid level. *Amer Naturalist* 109: 83-92.
- Chetverikov, S. S. (1926): On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics. *J Exptl Biol* (Russian) A2: 3-54. (English trans. [1961]. *Proc Amer Phil Soc* 105: 167-195).
- Darwin, C. (1859): (24 Nov.). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. London: Murray.
- (1868): *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, vols 1-2. London: Murray.
- De Vries, H. (1901-1903): *Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreich*,
- vol. 1. *Die Entstehung der Arten durch Mutation*; vol. 2 *Elementare Bastardlehre*. Leipzig: Veit. (English trans. J. B. Farmer, and A. Darbishire. 1909-1910. Chicago: Open Court Publishing Co.).
- Eldredge, N. y S. J. Gould. (1972): Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En Schopf, T. J. M. and J. Thomas (eds.) 1972. *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper, pp. 305-332.
- Gingerich, P. D. (1976): Paleontology and phylogeny: patterns of evolution at the species level in early tertiary mammals. *Amer J. Science* 276: 1-28.
- Goldschmidt, R. (1940): *The Material Basis of Evolution*. New Haven: Yale University Press.
- Gould, S. J. (1977): The return of hopeful monsters. *Nat Hist* 86 (June-July): 22-30.
- Gould, S. J. (1980): Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology* 6: 119-130.
- Gruber, H. E. (1974): *Darwin on Man*. (New York: Dutton).
- Haldane, J. B. S. (1957): The cost of natural selection. *J Genetics* 55: 511-524.
- Kellogg, D. E. (1975): The role of phyletic change in the evolution of *Pseudocubus vema* (Radiolaria). *Paleobiology* 1: 359-370.
- Lerner, I. M. (1954): *Genetic Homeostasis*. Edinburg: Oliver & Boyd.
- Mayr, E. (1942): *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.
- (1954): Change of genetic environment and evolution, in Huxley, J., A. C. Hardy, and E. B. Ford (eds.). 1954. *Evolution as a Process*. London: Allen & Unwin, pp. 157-180. (See also Mayr [1976], pp. 188-210).
- (1963): *Animal Species and Evolution*. Cambridge: Harvard University Press.
- (1970): *Populations, Species, and Evolution*. (Cambridge: Harvard University Press).
- (1976): *Evolution and the Diversity of Life*. Cambridge: Harvard University Press.
- (1982a): Adaptation and selection *Biol. Zentralbl.* 101: 66-77.
- (1982b): Processes of animal speciation. Rome Symposium (*en prensa*).
- Ospovat, D. A. (1982): *The Development of Darwin's Theory: Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1838-1859*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rensch, B. (1947): *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Stuttgart: Enke.
- Scwindewolf, O. H. (1950): *Grundfragen der Paläontologie*. Stuttgart: Schweizerbart.
- Scott, W. B. (1894): On variations and mutations. *Amer J Sci* (3) 48: 355-374.
- Simpson, G. G. (1944): *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia University Press.