

# Los problemas de la evolución III

## La Teoría Sintética

Antonio León Sánchez  
Curso de doctorado  
“Los problemas de la evolución”  
Departamento de Antropología, Lógica y Filosofía de la Ciencia  
Facultad de Filosofía. UNED. Madrid

## **1.-El eclipse del darwinismo**

El éxito inicial de *El origen de las especies* de Darwin se debió más a su posicionamiento evolucionista que a la propia idea de la selección natural como motor del cambio evolutivo. En *El origen* Darwin consideró también otras posibilidades de cambio, incluyendo el lamarckismo. Esta flexibilidad seguramente contribuyó a la buena acogida que su obra tuvo en la comunidad científica, porque la selección natural como causa principal de la evolución no convenció a muchos. La falta de acuerdo sobre las causas de la evolución, junto con otros factores, acabó ocasionando una grave crisis en el darwinismo hacia finales del siglo XIX. El descubrimiento del mimetismo y el éxito de los darwinistas en la explicación de la distribución biogeográfica de los organismos no fueron suficientes para paliar dicha crisis. En los últimos años del siglo XIX y primeros del XX la situación era ya tan delicada que algunos dieron por muerta a la teoría de Darwin. Julian Huxley bautizó esa etapa crítica como “*el eclipse del darwinismo*” [Bowler, 1985]. De ella surgirá la moderna síntesis evolucionista que, con todas sus disensiones y contestaciones, dominará el panorama de la Biología en la segunda mitad del siglo XX. Pero veamos antes algunos de los factores que contribuyeron a la decadencia del darwinismo en esas décadas en torno a 1900.

### **Las disensiones internas**

Salvo Wallace, Hooker, Asa Gray y alguno más, pocos naturalistas consideraban que la selección natural fuera la verdadera causa de la evolución. A la propuesta de Darwin se enfrentaban varias alternativas: lamarckismo, evolucionismo teísta y ortogénesis. A ellas se unirá, en los primeros años del siglo XX, el mutacionismo. No todos los problemas eran igualmente explicados por cada una de las alternativas. De ahí que la adscripción a una u otra teoría tuviera mucho que ver con su capacidad para explicar los problemas concretos con los que tenían que enfrentarse los diferentes especialistas: el papel del ambiente, el registro fósil, la variabilidad, la distribución biogeográfica etc. La flexibilidad inicial del darwinismo fue sustituida por la rigidez de ciertas posiciones que dividieron a la comunidad científica y que se fueron desarrollando en torno a las grandes cuestiones del debate evolucionista:

- El motor de la evolución.
- El papel del ambiente y de las fuerzas internas.
- La continuidad o discontinuidad de los cambios
- El carácter lineal, o no, de la evolución.
- Los sujetos de la evolución (organismos, poblaciones y, más tarde, genes)

Así, a finales del siglo XIX los darwinistas ya no eran capaces de ofrecer un frente unido, sus intereses se hallaban fragmentados por las exigencias particulares de cada una de sus especialidades. Sin duda, todo ello contribuyó a su pérdida de influencia. Pero la división más grave se produjo en los primeros años del siglo XX, entre los naturalistas de campo y los genetistas experimentales. Los primeros se mantuvieron próximos a las ideas de Darwin, tenían una visión poblacional de las especies, defendían la selección

natural y la naturaleza gradual de los cambios evolutivos. Los segundos, por el contrario, rechazaron la selección natural, proponiendo en su lugar a las mutaciones repentinas como causa de la especiación y de la evolución, y lo hicieron desde posiciones tipológicas y esencialistas de la noción de especie, ignorando así la diversidad individual y continua de los organismos. A partir de la década de 1920 se fueron debilitando las barreras conceptuales y metodológicas que separaban a los naturalistas de los genetistas y se fue haciendo evidente la compatibilidad de sus respectivas ideas y datos. El encuentro de esos dos movimientos será un paso imprescindible en el desarrollo de la moderna síntesis evolutiva que llegará poco después.

### **El rechazo de los excesos darwinistas**

La defensa a ultranza de ciertas posiciones darwinistas acabó produciendo más rechazo que apoyo a la teoría de Darwin. Es el caso del neodarwinismo de Weissmann, del hiperadaptacionismo de Wallace y de la biometría de Galton, Weldon o Pearson. El biólogo alemán Agust Weismann (1834-1914) se inició en el evolucionismo experimentando minuciosamente sobre aspectos muy concretos de la evolución, como el desarrollo de la coloración en las orugas. Por causa de una enfermedad se vio obligado a abandonar la experimentación, dedicándose entonces al estudio teórico de la evolución. En la década de 1880 desarrolló su famosa teoría del plasma germinal, en la que proponía una sustancia concreta como única responsable de la transmisión de la información genética: los cromosomas del núcleo celular. Weismann fue también el primero en destacar la importancia de la recombinación sexual como fuente de la variabilidad genética, lo que hoy llamamos entrecruzamiento o *crossing over*. La teoría de Weismann fue un duro golpe para el lamarckismo. Con el famoso experimento de los ratones a los que cortó la cola durante varias generaciones, logró probar la ausencia de toda “herencia blanda”. Propuso, en consecuencia, la eliminación del lamarckismo de la teoría darwinista de la evolución, y a la selección natural como única causa de la evolución. Fue ese seleccionismo exagerado y dogmático, que recibió el nombre de neodarwinismo, el que consiguió dividir a la comunidad científica en dos grupos francamente hostiles entre sí, con el consiguiente perjuicio para las posiciones darwinistas más moderadas.

Por su parte, y en el año 1896, Alfred Wallace defendía que *todos* los caracteres diferenciadores exhibidos por especies estrechamente emparentadas tenían una explicación adaptativa y que, por tanto, se habían originado por selección natural. Este nuevo exceso darwinista provocó una acalorada polémica que encontró en las páginas de *Nature* su vehículo de expresión. Muchos darwinistas tuvieron que admitir la exageración de Wallace, aunque no por ello pensaron que la teoría de la selección natural quedaba invalidada. Pero la ocasión fue aprovechada por algunos lamarckistas, como J. T. Cunningham, para desafiar a Wallace, proponiéndole que explicara el valor adaptativo de *cualquiera* de los caracteres que normalmente se utilizan para clasificar las especies. La polémica tuvo sus efectos, provocando que algunos evolucionistas abandonaran sus posiciones darwinianas.

El influyente William Bateson fue uno de los primeros en abandonar los métodos clásicos de la Morfología y Embriología evolucionista y optar por el estudio experimental y estadístico de la evolución. Sus conclusiones le llevaron a defender la evolución discontinua frente a la evolución gradual propuesta por Darwin, provocando así una nueva controversia. Los biométricos, que usaban las mismas técnicas experimentales y estadísticas que Bateson, defendieron con ahínco la selección natural pero provocaron más rechazo que apoyo a la causa darwinista tanto por sus sofisticados métodos como por el alcance microevolucionista de sus conclusiones y por su negativa o incapacidad

para explicar la adaptación. Los biométricos fueron mal entendidos por los naturalistas de campo, los únicos defensores de Darwin que aún quedaban. Además, se opusieron al mendelismo y al mutacionismo de H. de Vries, y con ello ignoraron la investigación más prometedora para la Biología Evolucionista.

### **El auge de las alternativas no darwinistas**

El análisis histórico del origen y evolución del darwinismo cuenta con una amplísima y detallada bibliografía que no para de crecer y que alimenta la llamada *factoría Darwin*. No puede decirse lo mismo del estudio histórico de las alternativas evolucionistas a la teoría de Darwin. Especialmente del lamarckismo y la ortogénesis [Bowler, 1985]. Pero parece fuera de toda duda que dichas alternativas tuvieron su época de esplendor en las décadas siguientes a la publicación de *El origen de las especies*. La teoría de la evolución teísta y la teoría de la ortogénesis, defendida sobre todo por los paleontólogos norteamericanos, perdieron vigencia con relativa rapidez. Pero no ocurrió lo mismo con el lamarckismo, que resistió hasta bien entrado el siglo XX, en cuyas primeras décadas llegó a ser muy influyente [Bowler, 1983; Mayr, 1982] y una alternativa muy respetable al darwinismo. En realidad, ciertas formas de lamarckismo aún se siguen defendiendo [Grassé, 1977, Sandín, 1995].

Finalmente, el redescubrimiento del trabajo de Mendel en los primeros años del siglo XX supuso un nuevo, y casi definitivo, golpe al darwinismo. En efecto, como se verá más abajo, el mendelismo originó una nueva metodología experimental que, inicialmente, promovió una nueva corriente antidarwinista: el mutacionismo. Una visión tipológica y esencialista del mundo orgánico que defendía una evolución a saltos propulsada por la única fuerza de las mutaciones genéticas. Nada más lejos, pues, de la sensibilidad naturalista de los pocos defensores de Darwin que aún quedaban.

### **Factores no científicos de la crisis darwinista**

Tal como ocurre en la actualidad, a finales del siglo XIX sólo las posiciones más conservadoras y recalcitrantes de la sociedad rechazaban la idea de la evolución biológica. Pero de todas las causas propuestas para explicar los cambios evolutivos, la selección natural era la que más rechazo provocaba. No era fácil aceptar un Creador que dejaba en manos del azar los destinos del mundo orgánico. Ese Creador chocaba frontalmente con la idea del Dios sabio, bondadoso y previsor que los textos sagrados proclamaban. El darwinismo se hizo acreedor de la etiqueta materialista y atea, lo que, naturalmente, contribuyó a agudizar su crisis. Por otra parte, los excesos del darwinismo social (defendidos por el poco ortodoxo darwinista H. Spencer) también contribuyeron a la decadencia y abandono del darwinismo. Las alternativas ortogénicas y lamarckianas se adaptaban mejor a las exigencias religiosas y sociales.

## **2.-La nueva Genética Mendeliana**

Hacia finales del siglo XIX un número importante de evolucionistas, decepcionados por los escasos y siempre dudosos resultados del análisis morfológico y de la Sistemática teórica, decidieron emprender la búsqueda de métodos más fructíferos. Centrarón su interés en las causas físicas de la variación y, aunque algunos de sus principales autores iniciaron sus trabajos antes del redescubrimiento del trabajo de Mendel, encontraron en la nueva ciencia de la Genética –inaugurada en los primeros años del siglo XX– su principal herramienta. La separación entre los naturalistas de campo y los experimentalistas

se hizo más profunda y la crisis del darwinismo se agudizó. Ambos grupos mantuvieron posiciones irreconciliables durante algún tiempo. No sólo aplicaban métodos diferentes al estudio de la evolución, también mantuvieron distintas concepciones sobre la diversidad de los organismos y sobre las causas y los ritmos de la evolución. Cada grupo ponía en evidencia los errores del otro, pero eran incapaces de resolver los propios. Finalmente, el descubrimiento de las mutaciones reversibles y los nuevos estudios matemáticos y genéticos de las poblaciones, así como el reconocimiento de los errores propios y de la compatibilidad de buena parte de los resultados obtenidos por cada grupo con los del otro, hicieron posible el reencuentro definitivo de estas dos movimientos evolucionistas.

### **Bateson y la evolución a saltos**

El zoólogo inglés William Bateson (1861-1926) se inició como morfológico y embriólogo evolucionista en la década de 1880. Empezó su famoso estudio de *Balanoglossus* con la intención de arrojar alguna luz sobre el origen de los cordados. Pero su decepción no tardó en manifestarse: la reconstrucción de los hipotéticos e inverificables linajes evolutivos le pareció una tarea estéril. Bateson eligió entonces un camino muy diferente: se dispuso a estudiar la correlación entre las variaciones ambientales y las variaciones orgánicas. Inició este tipo de estudios en las estepas de Asia Central, en 1886-87. Encontró que en numerosas especies no existe tal correlación, lo que era tan negativo para el darwinismo como para el lamarckismo. En efecto, si una misma especie era capaz de soportar ambientes muy diferentes sin mostrar por ello rasgos adaptativos tendría que ser porque el ambiente no ejerce todo el control que ambas teorías le suponían. Bateson se centró en el estudio de las variaciones, encontrando en ellas la verdadera causa de la evolución (*variación es evolución*). Distinguió dos tipos de variaciones, las individuales (o continuas) que serían irrelevantes para la evolución y las discontinuas que promueven la especiación y que se producen de forma repentina. La naturaleza discontinua de estas variaciones no podía ser explicada en términos ambientales sino en términos de la naturaleza intrínseca de los organismos (citado en Mayr, 1982, p. 545):

Discontinuity ... has its origin not in the environment, nor in any phenomena of Adaptation, but in the intrinsic nature of organisms themselves, manifested in the original discontinuity of Variation.

El libro de Bateson *Materials for the Study of Variation* llegó a ser muy influyente entre los evolucionistas de su época. Por ejemplo, en el botánico ruso S. Korschinsky, que en 1899-1901 presentó su teoría de la *heterogénesis*, según la cual todos los organismos tenían la capacidad de producir ocasionalmente descendientes con rasgos distintos a los comunes de su misma especie, pudiendo reconocerse en ellos las variaciones discontinuas de Bateson.

### **El mutacionismo de Hugo de Vries**

El saltacionismo de Bateson encontró en el mutacionismo del botánico holandés Hugo de Vries (1848-1935) su más firme apoyo. De Vries, uno de los primeros mendelianos, también mantuvo una concepción tipológica de las especies en la que las variaciones individuales no jugaban ningún papel significativo. Para él las especies se producían por cambios repentinos y discontinuos y la selección natural era irrelevante para la evolución. De forma sorprendente, centró todo su estudio sobre una única y singular especie, *Oenothera lamarckiana*, que presenta una fuerte variabilidad, en claro contraste con la mayoría de las restantes especies. Este descubrimiento le llevó a proponer la idea de que

las especies alternaban periodos de cambios con periodos de inmutabilidad. Quizás el error más importante de H. de Vries, y de otros mendelianos de esta época, fue considerar que las variaciones individuales no tenían una base genética. Esta suposición fue fatal para la consideración de las razas como especies incipientes (una idea defendida por los darwinistas) y para el consiguiente rechazo de la especiación geográfica. La posición evolucionista de los primeros mendelianos se puede resumir en las siguientes conclusiones defendidas por todos ellos:

- 1) La única fuerza que impulsa la evolución de los organismos es la presión de las mutaciones. Todos los cambios evolutivos se deben a nuevas mutaciones, a discontinuidades genéticas.
- 2) La mayoría de las variaciones continuas individuales no son de naturaleza genética.
- 3) La selección natural es irrelevante para la evolución. Se limita, en todo caso, a eliminar las mutaciones deletéreas.

### **Genética de Poblaciones**

Los intereses de la Genética se repartieron desde el principio entre dos grandes áreas de investigación. Por una parte, el estudio físico-químico y biológico de los mecanismos de la herencia. Por otra, el de las bases genéticas de la evolución. Para los investigadores de este último grupo pronto quedó claro que la evolución era un fenómeno propio de las poblaciones naturales de organismos. Se convino en llamar *Genética de Poblaciones* a esta nueva rama de la Genética, cuyo principal interés era la investigación de la frecuencia de los genes en las poblaciones. Pronto aparecieron dos ramas dentro de esta disciplina: la *Genética Matemática de Poblaciones* y la más tarde (1964) llamada *Genética Ecológica*. La primera, que tuvo sus orígenes en la controversia entre mendelianos y biométricos, jugó un papel decisivo en el origen de la Teoría Sintética de la Evolución, al probar que no había ningún conflicto entre la herencia particulada (mendeliana) y la selección natural.

La base de toda la Genética Matemática de Poblaciones es la llamada Ley de Hardy-Weinberg, establecida en 1908. Esta ley afirma la constancia de las frecuencias de dos alelos diferentes en una población en equilibrio (no afectada por migraciones, mutaciones, selección o errores de muestreo). Una de las primeras cuestiones que se estudiaron fue la efectividad de la selección natural ante un nuevo alelo que proporcione a sus portadores alguna pequeña ventaja. Entre los primeros estudiosos de este problema se encuentra el matemático inglés H. T. J. Norton. Los resultados de sus investigaciones, publicados en 1915, probaron que pequeñas diferencias en la eficacia reproductora (menores del 10%) ocasionaban cambios drásticos en la distribución de los genes implicados, y que, además, lo hacían en unas pocas generaciones. Los resultados de Norton ejercieron una gran influencia en otros investigadores como J. B. S. Haldane (1892-1964), que también publicó en los años 20 trabajos matemáticos importantes sobre la selección natural (defendiendo una versión dura de la misma) y sobre los cambios en la distribución de frecuencias de algunos genes humanos.

Otra contribución importante fue la R. A. Fisher (1890-1962), que defendió la idea de que la mayor parte de la variación continua se debe a la acción combinada de múltiples genes de baja actividad fenotípica, y no a la influencia del ambiente. Esta conclusión será un buen punto de encuentro en la inmediata reconciliación entre genetistas y naturalistas. El genetista americano Sewal Wright (1889-1988), al contrario que Fisher, estaba convencido de que el tamaño pequeño de las poblaciones (grupos reproductores o

demes) era un factor influyente en las variaciones de las frecuencias génicas. Parecía incluso sugerir que la deriva genética era un mecanismo de evolución alternativo a la selección natural. Wright, que mantuvo numerosos contactos con los naturalistas, estaba también impresionado por los efectos pleiotrópicos de los genes (ya señalados por Fisher) y, en consecuencia, se interesó también por las posibles alteraciones en la eficacia de los genes al variar las combinaciones de las que formaban parte. Su concepción de las especies como agregados de poblaciones favoreció su posterior colaboración con T. Dobzhansky, uno de los artífices de la moderna síntesis evolutiva.

En las primeras décadas del siglo veinte destacó también la escuela de genetistas rusos. Sergei S. Chetverikov (1880-1959) fue uno de sus más destacados representantes. Lamentablemente sus publicaciones en ruso fueron traducidas muy tarde al inglés. Llegó de manera independiente a conclusiones similares a las de Haldane, Fisher y Wright. En general, mientras la mayoría de los genetistas matemáticos se interesaban por los genes individuales (Fisher y Haldane), los genetistas rusos lo hicieron por la naturaleza pleiotrópica de los genes, por el medio genotípico. Chetverikov rechazó claramente la concepción de los organismos como mosaicos de genes independientes, cada carácter, decía, está determinado no por un solo gen sino por el agregado del que forma parte. Chetverikov y los genetistas matemáticos acabaron con la teoría mutacionista de la evolución, confirmando la ausencia de presiones de mutación y la importancia de la selección natural.

### 3.- La Teoría Sintética de la Evolución

Las expresiones “*síntesis evolutiva*” y “*teoría sintética de la evolución*” se suelen utilizar para referirse al amplio consenso alcanzado en la década de 1940 sobre la investigación de los problemas evolucionistas [Depew and Weber, 1995]. Consenso en el que participaron investigadores de diferentes áreas de la Biología. Por extensión, dichas expresiones también se utilizan como sinónimos de la teoría moderna de la evolución biológica. La expresión original apareció en el libro de Julian Huxley *Evolution: The Modern Síntesis* (1942). Ese libro se publicó en la misma época que otros textos que resultaron decisivos en el nacimiento de la moderna síntesis evolutiva. Fueron los siguientes:

- *Genetics and the Origin of Species* (1937), de Teodosius Dobzhansky.
- *Systematics and the Origin of Species* (1942), de Ernst Mayr
- *Tempo and Modo in Evolution* (1944), de George Gaylord Simpson.

Las expresiones *síntesis evolutiva* y *síntesis moderna* resultan a veces problemáticas y ambiguas, pues con ellas los diferentes autores se refieren a distintas situaciones y acontecimientos de la historia reciente de la Biología Evolucionista. Por ejemplo los siguientes:

- La síntesis entre el darwinismo y el mendelismo alcanzada en los años 1930 por Fisher, Wright, Haldane y Chetverikov.
- La etapa de unificación de campos muy diferentes de la Biología, como Biogeografía, Paleontología, Sistemática y Morfología, que tuvo su argumento unificador en la noción de población natural.
- La unificación alcanzada entorno al problema de las especies dentro de la cual habrían de encontrar solución todos los problemas evolucionistas.

- La teoría formulada a partir de un conjunto de acuerdo interdisciplinarios que genera un espacio conceptual (poblacionista) común en el que poder desarrollar las investigaciones evolucionistas.

Tal como Huxley indicó, la síntesis evolutiva surgió de una profunda crisis del darwinismo, comenzó a fraguarse en la década de 1920 y se consolidó en la Conferencia de Princeton de 1947 (véase tabla 1). La síntesis fue, sin embargo, incompleta. Los aspectos evolucionistas de disciplinas como la Botánica, la Embriología, la Ecología y la sociología quedaron inicialmente fuera de ella. En los años 1950 la Botánica evolutiva (Sttebins) se incorporó a la síntesis, en la década siguiente lo hizo la Ecología evolucionista (Maynard Smith). El estado final alcanzado por el darwinismo resultante de la síntesis, fue el de una ciencia histórica. Una ciencia cuyos métodos no pueden ser los mismos que los de otras ciencias como la Física.

### **Las grandes controversias evolucionistas**

Para comprender el alcance de la síntesis evolutiva conviene recordar las grandes cuestiones evolucionistas que encontraron respuesta en su espacio conceptual (con independencia de que la respuesta fuera o no la correcta). Todas esas cuestiones estaban ya planteadas en los primeros años del siglo XX. Y habían conseguido dividir a la comunidad científica en grupos irreconciliables. Eran las siguientes:

- 1) Las nociones de variedad, raza, especie y población.
- 2) El significado evolutivo de las variaciones individuales.
- 3) El papel evolutivo del aislamiento geográfico y fisiológico.
- 4) La importancia de la “herencia blanda” (soft inheritance). Por ejemplo, la herencia de los caracteres adquiridos.
- 5) Los factores que dirigen la evolución, que según los diferentes grupos podían ser:
  - a. La selección natural.
  - b. Las tendencias y fueras intrínsecas de los organismos.
  - c. Las mutaciones.
  - d. La inducción ambiental.
- 6) El carácter gradual o discontinuo de la evolución.
- 7) El objeto de la evolución: genes, organismos o poblaciones.
- 8) La relevancia del tamaño de las poblaciones y el papel de la deriva genética.
- 9) El problema de la discontinuidad de los genes y la continuidad de las variaciones individuales.

### **Los primeros pasos: el acercamiento entre genetistas y naturalistas**

En lugar de aliviar sus problemas, el redescubrimiento de los trabajos de Mendel proporcionó a la teoría de Darwin un nuevo enemigo, el mutacionismo. Pero este movimiento evolucionista no iba a durar mucho tiempo. Así es, el descubrimiento, en los años 1920, de las mutaciones reversibles fue decisivo, y no sólo para la decadencia del mutacionismo (la evolución se podría deshacer con la misma facilidad que se hacía), también lo fue para el declive del lamarckismo, la otra alternativa al motor de la evolución biológica. La nueva Genética Mendeliana hizo su primera gran contribución a la síntesis evolutiva asestando un golpe decisivo a la herencia blanda (*soft inheritance*), que era la base del lamarckismo. El siguiente y decisivo paso lo dio la Genética de Po-



blaciones al probar que no había ninguna incompatibilidad entre la herencia mendeliana, discontinua y particualda, y la selección natural. Otro descubrimiento también decisivo fue el de la naturaleza pleiotrópica de los genes. Sobre todo porque permitió dar una explicación genética a las variaciones continuas que exhiben los componentes individuales de las poblaciones naturales. En efecto, la acción fenotípica ligera de varios genes sobre un mismo carácter permitía explicar la diversidad orgánica en su justa medida. De esta forma, los grandes obstáculos que dificultaban el encuentro de los darwinistas (naturalistas de campo casi todos) y los genetistas (principalmente experimentalistas de laboratorio) desaparecieron de forma más o menos completa.

### **El problema de las especies**

Los grandes artífices de la moderna síntesis evolutiva se encontraron con un problema común que les sirvió para canalizar y organizar sus respectivos programas de investigación, el problema de las especies y el de la especiación. El viejo enigma de los enigmas. Dobzhansky, Mayr y Simpson se enfrentaron a él con propuestas ligeramente diferentes pero suficientemente unificadoras como para poder otorgarles la calificación de arquitectos de la Teoría Sintética de la Evolución. Para fijar la envergadura del problema de las especies basta decir que sigue siendo un problema. Lo realmente importante fue que sirvió de punto de encuentro unificador en la recapitulación evolucionista. La investigación sobre el problema de las especies y de la especiación sirvió para poner de acuerdo a gentes de muy diversos campos de la Biología con intereses en la evolución orgánica.

En la década de los años 1930 (y mucho después) las especies seguían siendo consideradas bajo puntos de vista radicalmente distintos. Para la visión tipológica, esencialista, las especies eran grupos fijos de organismos a los que se pertenece o no según se satisfagan, o no, los criterios de pertenencia. En este sentido una especie es el nombre de una clase de organismos definida en términos de las condiciones necesarias y suficientes de pertenencia. Otra visión más “práctica” consideraba a las especies como grupos de organismos cerrados por barreras reproductoras. Buffon fue el primero en defender esta noción, hasta cierto punto compatible con el esencialismo (más aristotélico que platónico). Finalmente, y desde la oposición esencialista, nos encontramos con la noción de especie propia de la epistemología nominalista británica, de acuerdo con la cual las especies eran agrupaciones mentales y arbitrarias de seres vivos. Los organismos eran reales, las especies no (Darwin se sintió próximo a estas ideas, aunque nunca resolvió su ambigüedad sobre el problema de las especies).

Estrechamente relacionado con el problema de la especie se encuentra el problema del aislamiento geográfico y su papel en la formación de nuevas especies. Así, la especiación alopátrica requiere la división y separación, por algún tipo de barrera geográfica, de un grupo inicial de organismos. Cada subgrupo acabará transformándose en una nueva especie. Una variante de la especiación alopátrica es la especiación peripátrica, cuyos sujetos son los habitantes de las fronteras o periferias de los diferentes territorios. En ambos casos la evolución cladista es la dominante, produciendo la segregación o ramificación de grupos a partir de un grupo inicial. La evolución simpátrica ocurre, por el contrario, en el mismo territorio. Sin barreras geográficas. Los grupos se suceden (anagénesis) o se segregan (cladogénesis) bajo la presión de barreras fisiológicas, reproductoras y ecológicas.

### **La Genética Evolucionista de Theodosius Dobzhansky**

El genetista ruso T. Dobzhansky (1900-1975) se formó con Philipchenko en la escuela rusa de genetistas de Leningrado. Emigró después a los Estados Unidos, donde trabajó

en varias universidades y en el Instituto Tecnológico de California, casi siempre en problemas relacionados con la Genética Evolucionista. Fue uno de los fundadores de la Teoría Sintética de la Evolución y uno de los que más contribuyó a la popularización de la nueva teoría. Estudió las causas de las variaciones, sobre todo desde el punto de vista de la adaptabilidad a los medios físicos cambiantes. En este sentido se mantuvo muy cerca de la posición de Chetverikov, reconociendo en los heterocigotos la reserva principal de tales variaciones. Reconoció también, y destacó, el papel de la estructura de las poblaciones en el mantenimiento y evolución de las variaciones adaptativas. Aquí se mantuvo cerca de Wright, pues propuso que la diversidad se repartía entre los pequeños grupos esparcidos por una especie de paisaje adaptativo (matemático y real) con sus correspondientes picos y valles. En 1950 escribía (citado en Depew & Weber, 1995, p. 308)

The enormous diversity of organisms may be envisioned as correlated with the immense variety of environments and ecological niches which exist on earth. But the variety of ecological niches is not only immense, it is also discontinuous ... The living world is not a formless array or randomly combining genes and traits, but a great array families of related gene combinations, which are clustered on a large but finite number of adaptive peaks. Each living species may be thought of as occupying one of the available peaks in the field of gene combinations. The adaptive valleys are deserted and empty.

Dobzhansky explica la formación de las especies de la siguiente forma: en poblaciones suficientemente pequeñas la deriva genética empuja, a los grupos diferenciados, hacia los diferentes picos adaptativos de su paisaje geográfico y ecológico. Este movimiento es facilitado por mecanismos externos de aislamiento, como las barreras geográficas. El aislamiento genético acabará sellando la variabilidad de unos grupos respecto a otros. Variabilidad que en cada grupo quedará sintonizada con su correspondiente pico adaptativo, incluyendo sus ciclos naturales de variación [Dobzhansky, 1980].

El trabajo de Dobzhansky supone el esfuerzo más importante realizado hasta la fecha por subordinar la taxonomía teórica a una concepción poblacional de las especies. El término *especie* adquiere en Dobzhansky un significado más ontológico que epistemológico. Ya no se refiere a una categoría arbitraria que nos ayuda a conocer el mundo orgánico, sino a un conjunto de organismos que se mantienen realmente unidos por enlaces genéticos y ecológicos. Una especie existe, dice Dobzhansky, “when a once actually or potentially interbreeding array of forms becomes segregated into two or more separate arrays which are physiologically incapable of interbreeding” (citado en Depew & Weber, 1995). El empleo de ciertas palabras es significativo. Por ejemplo el uso de “array” sugiere que los límites de los grupos se definen en términos estadísticos; “physiologically” indica que no es suficiente el aislamiento geográfico; y “becomes” sugiere que las especies sean consideradas como estados de un proceso en vías de desarrollo. Así se expresa Dobzhansky con relación a este importante aspecto de la noción de especie (citado en Depew & Weber, 1995, p. 308):

Species is a stage in a process, not a static unit ... Our definition cannot pretend to offer a systematist a fixed yardstick with the aid of which he could decide in any given case whether two or more forms have or have not yet reached the species rank.

### **Ernst Mayr y la Sistemática evolucionista**

El ornitólogo, biogeógrafo y sistemático de origen alemán Ernst Mayr (1904-) es otro de los cofundadores de la moderna síntesis evolutiva. Mayr no es, como Dobzhansky, un genético experimental. El director del Museo de Zoología Comparada de Harvard es más bien un naturalista casi fanático [Depew & Weber, 1995] cuya contribución principal a la teoría sintética fue su llamada de atención hacia los aspectos fenotípicos de los organismos y su relación con el espacio biogeográfico ocupado. Mayr siempre ha sentido una fuerte aversión sobre el pensamiento esencialista de los sistemáticos tradicionales (llamó a Platón el antihéroe de la evolución). El darwinismo es para Mayr una especie de antídoto contra el esencialismo. Mayr reclama también la independencia de la Biología Evolucionista con relación a la Física, defendiendo que la naturaleza histórica de la primera la convierte en autónoma e irreducible a la segunda. Toda su obra está afectada por esa concepción antiesencialista y fenotípica de los organismos y por su visión histórica de la Biología Evolucionista.

El cambio de perspectiva que E. Mayr representa en el desarrollo de la síntesis evolutiva afecta en primer lugar a su propio concepto biológico de especie. Mayr define las especies como "groups of actually (or potentially) interbreeding populations, which are reproductively isolated from other such groups". Pueden apreciarse en esta definición algunas diferencias respecto a la misma noción de Dobzhansky. En primer lugar en el tipo de aislamiento que ahora es reproductivo (y por tanto con un significado más amplio que el fisiológico de Dobzhansky). La otra diferencia es que para Mayr las especies no son estados de un proceso sino los resultados del mismo. Para él las especies son entidades biogeográficas, distribuciones reales de organismos reales en sitios reales.

Aunque Mayr no discute la posibilidad de la especiación simpátrica, prefiere la alopátrica, incluso la peripátrica. Propone, como Wright y Dobzhansky, que la formación de nuevas especies ocurre en pequeñas poblaciones en aquellos lugares en los que se puede dar el aislamiento. Pero pone el énfasis sobre los aspectos fenotípicos, así en lugar de hablar de deriva genética lo hace sobre el *principio de los fundadores* (citado en Depew and Weber, 1995, p. 312):

The reduced variability of small populations is not always due to accidental genes loss, but sometimes to the fact that the entire population was started by a single pair of by a single fertilized female.

Sus propuestas sobre la formación de especies se pueden resumir en los siguientes puntos:

- 1) Los fundadores (a veces una simple hembra fertilizada) son sólo portadores de una pequeña fracción de la diversidad genética de la población parental.
- 2) Los cruzamientos en las generaciones siguientes tendrán como consecuencia el aumento de la homocigosis, exponiendo la mayoría de los alelos recesivos a la selección.
- 3) La pérdida de una buena parte de los alelos preexistentes y del equilibrio epistático puede ocasionar una disminución importante de la cohesión genotípica.
- 4) Estas poblaciones desequilibradas se podrían adaptar a nuevos nichos.
- 5) La reorganización genética podría ser de la suficiente importancia como para debilitar la homeostasis genética, favoreciéndose así la adquisición de innovaciones morfológicas.
- 6) Los nuevos ambientes pueden ejercer una fuerte presión selectiva si son suficientemente diferentes, tanto en sus características físicas como en las biológicas.

Como puede verse, para Mayr la especiación requiere la separación de pequeños grupos, seguida de una importante reorganización genética y de un rápido proceso de adaptación. Pueden producirse, además, otros procesos adaptativos que no producen nuevas especies. Pero la contingencia de muchos de los sucesos implicados en la especiación no puede ser capturada por la genética, de ahí que Mayr insista en la mejor posición de los naturalistas, con relación a los genetistas, para explicar la evolución. Y en su apasionada defensa de la naturaleza histórica de la Biología Evolucionista, incluso de la Sistemática.

### **La paleontología evolucionista de George Gayard Simpson**

Darwin y la mayoría de los darwinistas se enfrentaron con el problema de la evolución orgánica por su zona media, es decir, a la escala de los organismos, de las poblaciones y de las especies. Pero hay otros niveles, micro y macroevolutivo, que también han de ser explicados en los mismos términos de cambio orgánico. En el extremo microbiológico nos encontramos con el problema de explicar el origen y evolución de los procesos moleculares, físico-químicos, implicados en la aparición y el mantenimiento de la vida celular. Un problema que sólo será atendido en la segunda mitad del siglo XX. En el otro extremo de la complejidad orgánica nos encontramos con una peculiar distribución espacio temporal de los organismos. Explicar esa distribución en términos evolutivos es el objetivo de la llamada macroevolución, uno de los grandes problemas de la moderna Teoría Sintética, aún a la espera de solución. Hasta finales del siglo XIX el darwinismo se justificaba aludiendo al carácter incompleto del registro fósil, pero con el paso del tiempo y el consiguiente aumento de los datos paleontológicos la justificación se fue debilitando. Además, las alternativas rivales, sobre todo el lamarckismo y la ortogénesis, habían centrado su atención precisamente sobre este problema macroevolutivo. Así, en las décadas de 1930 y 1940 se sentía ya la necesidad de intentar una explicación evolucionista ortodoxa al origen y evolución de los grandes grupos taxonómicos, es decir, a la historia de la vida sobre la Tierra.

El paleontólogo norteamericano George Gaylord Simpson (1902-1984) intentó el primer acercamiento consistente de las posiciones darwinianas al problema de la macroevolución. Su influyente libro *Tempo and Mode in Evolution* (1944) resulta imprescindible para comprender el desarrollo y la historia de la moderna teoría sintética. Simpson estaba muy preocupado por el integrismo religioso norteamericano. Él mismo era hijo de un fundamentalista presbiteriano, pero acabó revelándose contra el provincialismo estrecho de su propia cultura. Al igual que otros científicos de su época, Simpson sintió el darwinismo como una liberación de su asfixiante ambiente religioso y provinciano. Aunque tuvo que desarrollar su trabajo científico en unas condiciones académicas poco favorables: su disciplina, la paleontología, estaba en esos tiempos completamente dominada por los ortogenetistas y neolamarckistas, herederos del influyente antidarwiniano Agassiz.

Ni en los tiempos de Darwin, ni en los de Simpson, ni en los actuales, es posible encajar la idea de una evolución gradual y continua con el registro fósil. Hay un serio problema de ajuste biogeocronológico [Stanley, 1986; Eldredge, 1997]. En el capítulo XI de *El origen de las especies* el propio Darwin ve la necesidad de considerar distintos ritmos de cambio, por ejemplo cuando escribe [Darwin, 1987, p. 408]:

Las especies pertenecientes a distintos géneros y clases no han cambiado ni con la misma velocidad ni en el mismo grado. En las capas terciarias más antiguas pueden encontrarse todavía algunos moluscos hoy vivientes, en medio de una multitud de formas extinguidas. ... La *Lingula* silúrica difiere muy poco de las especies vivientes

de ese género, mientras que la mayor parte de los restantes moluscos silúricos y todos los crustáceos han cambiado mucho.

Combinando adecuadamente una serie de fuerzas evolutivas como la deriva genética, las migraciones, las mutaciones, la recombinación y la selección natural, Simpson elaboró un modelo de evolución con varios modos y ritmos de cambio, tratando de encajar en él la información del el registro fósil y la de los grandes grupos taxonómicos. La tabla 2 resume su propuesta.

Tabla 1: Ritmos y modos en la evolución biológica según G. G. Simpson

Tempo	Modo
Braditélica (evolución lenta)	Anagénesis (no se segregan especies)
Horotélica (evolución media)	Cladogénesis (especiación)
Tachitélica (evolución rápida)	Evolución cuántica (taxones superiores)

Para mantener su modelo, Simpson se vio obligado a modificar el concepto biológico de especie de Mayr, proponiendo en su lugar un concepto evolutivo. Para él las especies era secuencias de poblaciones descendientes unas de otras, linajes que evolucionaban de forma independiente, cada uno según su propia tendencia y posición evolutiva. La novedad era, pues, considerar a las especies como poblaciones relacionadas en el espacio (al estilo Mayr) y en el tiempo. Con la aportación de Simpson se consiguió integrar la paleontología en la Teoría Sintética de la Evolución, al menos de una forma relativamente aceptable. Pero sin duda, la macroevolución fue (y sigue siendo) el punto débil de la teoría.

### El Congreso de Princeton de 1947

De acuerdo con Mayr, el más entusiasta defensor de la moderna síntesis evolutiva, los acuerdos definitivos sobre los que se acabaría construyendo la Teoría Sintética de la Evolución se alcanzaron durante el Congreso de Princeton, celebrado en New Jersey del 2 al 4 de enero de 1947. Especialistas de casi todas las áreas de la Biología fueron capaces de preparar un marco común desde el que proseguir sus respectivas investigaciones. Todos los participantes en el congreso aceptaron:

- 1) La naturaleza gradual de la evolución biológica.
- 2) El papel preeminente de la selección natural.
- 3) El aspecto poblacional del origen de la diversidad.

Pero no todos los biólogos quedaron completamente convencidos, como demuestran los esfuerzos posteriores de Fisher, Haldane y Muller por encontrar nuevos argumentos a favor de la universalidad de la selección natural.

La síntesis evolucionista consiguió que muchos viejos problemas de la evolución orgánica pudieran ser tratados y ajustados en un espacio conceptual común, facilitando así el planteamiento y la investigación de nuevos problemas evolucionistas. La Teoría Sintética fue, sin duda, el acontecimiento más importante en la historia de la Biología Evolucionista desde la publicación de *El origen de las especies*.

#### 4.-La Teoría Sintética en la segunda mitad del siglo XX

La historia del darwinismo no es la historia de una teoría afortunada que siempre ocupó una posición hegemónica en el mundo científico, como han querido ver algunos historiadores y filósofos contemporáneos [Bowler, 1985]. De hecho, y como J. Huxley señalaba, el darwinismo moderno surgió de sus propias cenizas. Es cierto, sin embargo, que durante la segunda mitad del siglo la teoría ha ocupado un posición relevante dentro de la ciencia, especialmente dentro de la Biología. Y que se ha enriquecido considerablemente con los recientes avances en las ciencias biológicas, sobre todo con los habidos en el nivel molecular (el parentesco molecular es una prueba muy seria). La teoría de la evolución pretende ser una síntesis de todo el pensamiento biológico (“*nada tiene sentido en Biología si no es bajo el prisma de la evolución*”, decía Dobzhansky), pero aún quedan fuera de ella, al menos de forma parcial, grandes cuestiones biológicas como muchas de las planteadas por la embriología o por la ya mencionada historia de la vida sobre la Tierra. De modo que resulta legítimo afirmar, como Niles Eldredge, que la síntesis está inacabada.

A lo largo de esta segunda mitad del siglo tampoco han faltado las críticas. Desde dentro y desde fuera de la Biología. Dejando aparte los ataques obsesivos de los creacionistas y fundamentalistas religiosos (que en 1999 consiguieron ganar el famoso pleito de Kansas) y algunas críticas poco serias (cierto biólogo molecular se atrevió recientemente a proponer una sopa de ADN al modo de Empédocles, pero cambiando las vísceras por las moléculas de ADN tal cual las portamos los seres vivos actuales), las críticas más destacables son las siguientes:

- La teoría de la selección natural es acusada de tautológica por algunos filósofos, como Marjorie Grene [Grene, 1976], y no parece que se haya encontrado una solución satisfactoria. Incluso ecólogos como R. Margalef se mantienen cerca de esta posición [Margalef, 1980].
- Una parte considerable de las críticas recibidas por el darwinismo se fundamenta en la confusión entre azar y selección natural. Las probabilidades de que una molécula como, por ejemplo, la hemoglobina surja por azar son nulas, argumentan este tipo de críticos. Lo que sorprende de este tipo de confusión es que la mantengan científicos seriamente formados como, por ejemplo G. Salet, biólogo y matemático francés [Salet, 1975].
- Críticas de matiz neolamarckista en las que de nuevo se acude a fuerzas internas, como hace el gran zoólogo francés P. P. Grassé [Grassé, 1977], o a fundadores bacterianos y vectores víricos [Sandín, 1995].
- Una crítica menor, aunque muy conocida sobre todo por sus aplicaciones a los relojes moleculares, fue la Teoría Neutralista del genetista japonés Motoo Kimura [Kimura, 1990]. El neutralismo considera que la inmensa mayoría de las mutaciones son neutras, que no tienen ningún valor selectivo. No es que se oponga a la selección natural o al valor adaptativo de las mutaciones, simplemente limita su repercusión evolutiva.
- De los paleontólogos norteamericanos (Eldredge, Gould, Stanley y otros) procede la corriente crítica denominada de los equilibrios puntuados. Se trata de una corrección en el tempo evolutivo que propone la ocurrencia de etapas de cambios rápidos alternada con etapas de éxtasis, de pocos o de ningún cambio.
- Por último, las críticas procedentes de las nuevas ciencias de la autoorganización, como la Termodinámica de Procesos Irreversibles, la Teoría del Caos, el estudio de la vida artificial y el de los sistemas complejos adaptativos. Estos

nuevos campos de la investigación científica han acabado ampliando el horizonte de las leyes físicas y sus autores pretenden dar cuenta de muchos hechos biológicos con esa nueva perspectiva. La selección natural sería insuficiente, según ellos, para explicar el origen y evolución de la vida. Fenómenos que intentan explicar cada uno desde sus respectivos campos de investigación [Murphy y O'Neill, 1997].

## Bibliografía

- Bowler, P. J. 1985. *El eclipse del darwinismo. Teorías evolucionistas antidarwinistas en las décadas en torno a 1900*. Editorial Labor, Barcelona.
- Darwin, C. 1988. *El origen de las especies*. Espasa Calpe, Madrid.
- Depew, D. J. and Weber, B. H. 1995. *Darwinism evolving. Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection*. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- Dobzhansky, T. 1980. La especie y sus orígenes. En Dobzhansky, T., Ayala, F. J. Stebbins, G. L. y Valentine, J. W. *Evolución* (traducción del inglés de *Evolution*, W. H. Freeman, San Francisco). Editorial Omega, Barcelona.
- Eldredge, N. 1997. *Síntesis incabada. Jerarquías biológicas y pensamiento evolutivo moderno*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Grassé, P. P. 1977. *La evolución de lo viviente. Datos para una nueva teoría transformista*. H. Blume, Madrid.
- Grene, M. 1976. Notas al artículo de Maynard Smith 'El Status del neo-darwinismo', en Waddington, C. H, *Hacia una biología teórica*, pp. 314-16. Alianza Universidad, Madrid.
- Kimura, M. 1990. *Théorie neutraliste de l'évolution*. Flammarion, Paris.
- Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Myr, E. 1978. La evolución. *Investigación y Ciencia*, **26**, pp. 6-17.
- Margalef, R. 1980. *La biosfera. Entre la termodinámica y el juego*, p. 37. Editorial Omega, Barcelona.

- Murphy, M. P. & O'Neill, L. A. J. 1997. *What is Life? The Next Fifty Years. Speculations on the Future of Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Ridley, M. 1987. *La Evolución y sus problemas*. Ediciones Pirámide, Madrid.
- Ruse, M. 1983. *La revolución darwinista*. Alianza Universidad, Madrid.
- Salet, G. 1975. *Azar y certeza. El transformismo frente a la Biología actual*. Editorial Alhambra, Madrid.
- Sandín, M. 1995. *Lamarck y los mensajeros. La función de los virus en la evolución*. Ediciones Istmo, Madrid.
- Stanley, S. M. 1986. *El nuevo cómputo de la evolución. Fósiles, genes y origen de las especies*. Siglo XXI, Madrid.
- Taton, R. (Ed.). 1988. *Historia general de las ciencias*. Vol **15** y **18**. Editorial Orbis, Barcelona.