

Un rol para la macroevolución en la nueva Filosofía de la Biología

María Gabriela Mángano

Luis Alberto Buatois

Introducción

La filosofía de la ciencia de nuestro siglo podría definirse mayormente como una filosofía de la física, la cual presenta una extendida y fecunda historia. La física ha representado clásicamente la ciencia natural paradigmática. Sin embargo, en las tres últimas décadas la filosofía de la biología ha surgido con creciente popularidad en los círculos científicos y filosóficos. Este crecimiento vertiginoso implica una superación de lo que podríamos denominar la etapa popperiana y se da en forma paralela con el desarrollo de nuevos desafíos al núcleo duro de la Moderna Síntesis. Podemos reconocer dos fases con cierta superposición temporal en la construcción de la moderna filosofía de la biología. La primera fase refleja la concepción heredada en filosofía de la ciencia y la segunda representa, al menos en parte, a la nueva filosofía de la ciencia o lo que ha dado en llamarse filosofía post-kuhniiana. Estas etapas no se desarrollan sincrónicamente con los respectivos desarrollos en la filosofía de la física, sino que registran el tardío ingreso de la biología en el ámbito de interés epistemológico. En una primera etapa, los esfuerzos estuvieron mayormente concentrados en aproximaciones de tipo estructurales y en problemas tales como el de la legalidad en biología (e.g. Olding, 1978) y la defensa de la biología como ciencia autónoma, irreductible al nivel físico-químico (e.g. Ayala, 1968; Mayr, 1984). A la luz de las concepciones tradicionales sobre estructura, se efectuaron análisis de tipo sintacticista (e.g. Williams, 1973) y semanticista (e.g. Beatty, 1980; Thompson, 1983; Lloyd, 1984) de la teoría de la evolución, si bien también se ensayaron aproximaciones menos ortodoxas, tales como la concepción hiperteórica (Wasserman, 1981), la concepción dinámica multinivel (Tuomi, 1981) y la concepción de la teoría evolutiva como una teoría de fuerzas (Sober, 1993). Estos análisis estructurales ponen al descubierto la complejidad de niveles, naturaleza histórica e interdisciplinariedad de la biología evolutiva contemporánea. Como señala David Hull (1979, p. 424),

no existe cosa tal como una teoría de la evolución esperando ser descubierta y axiomatizada. Quien se aventure a tal tarea deberá decidir qué elementos de las múltiples versiones y subteorías de la teoría evolutiva contemporánea incluir, cuáles excluir y como interrelacionarlas».

El momentum del análisis estructural fue decreciendo paulatinamente, al tiempo que se tomó conciencia de serios problemas en el contenido de la teoría, tales como vaguedad, imprecisión o incompletitud de conceptos medulares (e.g. adaptación, selección natural, especies, macroevolución) y limitaciones conceptuales (e.g. necesidad de introducir nue-

vos conceptos tales como el de «exaptación»; Gould y Vrba, 1982) y explicativas (e.g. «causas» del patrón evolutivo a distintas escalas). A inicios de la década del '70, la Moderna Síntesis se revelaba como una síntesis en el mejor de los casos incompleta. No es casual que el giro «historicista» de la nueva filosofía de la ciencia tuviese como correlato un mayor interés y creciente importancia de aspectos históricos en biología evolutiva. En este clima se inicia una segunda etapa, más interesada en aspectos dinámicos de la evolución a gran escala que puedan explicar el complejo patrón histórico del árbol de la vida. En esta etapa los esfuerzos se centran en precisar el cuerpo conceptual, en el desarrollo de nuevos modelos explicativos (e.g. Teoría del Equilibrio Puntuado). En forma paralela a esta jerarquización de la biología dentro del campo de las ciencias y al giro historicista se dará el surgimiento de las denominadas «epistemologías naturalizadas» (Campbell, 1974; Hull, 1988). En el ámbito de la biología evolutiva tres campos adquieren creciente protagonismo: la biología del desarrollo, la genética molecular avanzada y la paleobiología. Por una parte, la antigua disputa acerca del rol de factores intrínsecos en el proceso evolutivo se ha revitalizado. Haciendo alusión al poliedro de Galton, el organismo no sería metafóricamente una esfera, sino un cuerpo facetado, de modo tal que impulsado por la fuerza de la selección natural no toda dirección de cambio evolutivo es posible (Gould, 1980a). Las facetas representarían las restricciones históricas y de arquitectura del desarrollo sobre las cuales la selección natural trabaja. Por otra parte, las investigaciones en genética molecular señalan la importancia de la fijación de genes al azar y procesos de auto-organización del genoma, lo cual amenaza el rol protagónico de la selección natural como determinante hegemónico de la evolución (Depew y Weber, 1997). Finalmente, el desarrollo de la teoría macroevolutiva en el corazón de la paleobiología pone de manifiesto que los grandes eventos evolutivos, tales como el surgimiento de nuevas especies y taxa superiores, no es una función de largo alcance de cambio gradual, guiado por selección natural tal como sostienen los defensores de la ortodoxia neodarwinista. Algunos autores consideran que estas modificaciones al cuerpo teórico representan simples expansiones del paradigma neodarwinista (e.g. Mayr, 1982). Otros entienden que ésta no sería una simple expansión sino que, sin llegar a ser una ruptura (i.e. una revolución científica en sentido kuhniano), implicaría una profunda re-estructuración que afecta a la tradición de investigación darwinista (e.g. Gould, 1980b). En este trabajo nos limitaremos a analizar el rol de la macro-evolución como campo autónomo no reducible al ámbito microevolutivo, y exploraremos brevemente algunas de las implicancias epistemológicas derivadas de los recientes desarrollos en teoría macroevolutiva para la filosofía de la biología.

Paleobiología y macroevolución

No es nuestra intención entrar aquí de lleno en los múltiples y variados desarrollos de la paleobiología en las últimas décadas, sino simplemente enmarcar el debate en cuestión y suministrar algunos contenidos teóricos básicos. Con este fin, 1) esbozaremos las pretensiones epistemológicas de la paleobiología y su rol dentro de la biología evolutiva contemporánea y, 2) introduciremos los conceptos de microevolución y macroevolución y

exploraremos sus roles dentro de la Teoría Darwiniana y la Moderna Síntesis.

La paleobiología puede entenderse como el producto de la incorporación de una perspectiva evolutiva al estudio del registro fósil tendiente a desarrollar una dimensión explicativa en el estudio de la historia de la vida (Gould, 1980a). La paleontología clásica ha estado desde su surgimiento íntimamente vinculada a la taxonomía adoptando una tendencia netamente descriptiva e inductivista (Gould, 1980b, 1999; Stanley, 1979). Como claramente señalan Raup et al. (1973), la paleontología se preocupó fundamentalmente de inventariar los componentes del registro fósil y describir separadamente eventos singulares en la historia de la vida, sin intención de encontrar ningún nexo vinculante. Esta ampliación de miras en la moderna paleobiología en relación a su ciencia madre, la paleontología, implica un cambio metodológico: el abandono del inductivismo ingenuo en busca de estrategias más sofisticadas que permitan generar hipótesis teóricas tendientes a explicar patrones generales (i.e. macroevolutivos) y encontrar elementos comunes en el vasto cúmulo de información resguardada en el registro fósil (cf. Krohn, 1979). ¿Qué tipo de preguntas son de particular interés para el paleobiólogo? En principio, resulta central la búsqueda de explicaciones a los denominados «grandes eventos de la vida», tales como el origen de la vida, el surgimiento de los metazoos (e.g. la hipótesis del jardín de Ediacara; MacMenamin, 1998), la diversificación de los metazoos a inicios del Cámbrico (Gould, 1989; Conway Morris, 1998) o la colonización de los continentes (Buatois y Mángano, 1993; Buatois et al., 1998). También ocupan un lugar de importancia nudos teóricos en los cuales el registro fósil representa la única fuente de información, tales como extinciones en masa, tasas de evolución y extinción, etc.

En su acepción más clásica, microevolución involucra aquellos procesos evolutivos actuantes por debajo del nivel de especies (e.g. poblaciones, organismos, células) y macroevolución a aquellos procesos actuantes de nivel jerárquico mayor o igual a especies (e.g. especies, taxa superiores). En otras palabras, microevolución refiere a procesos y fenómenos evolutivos que se desarrollan en el seno de poblaciones reproductivamente conectadas (i.e. procesos genéticos intraespecíficos), mientras que macroevolución refiere a procesos y fenómenos evolutivos que se manifiestan a niveles transespecíficos. En su formulación original, Darwin (1859) definió el fenómeno de la evolución biológica como «descendencia con modificación» dirigida por selección natural e ilustró los resultados de este proceso con la metáfora del «árbol de la vida». Esta imagen representa: 1) un patrón divergente a partir de un antecesor común y, 2) un tiempo lineal continuo involucrado en la generación de las sucesivas ramas. En la concepción darwiniana, el cambio evolutivo es gradual en las líneas de descendencia (hipótesis del gradualismo), prácticamente imperceptible en tiempos históricos. El gradualismo en Darwin tiene profundas raíces filosóficas. Algunos autores lo han vinculado a una posición antiesencialista (Mayr, 1998), si bien ha sido frecuentemente entendido como un condicionante sociocultural (Sober, 1993). Seguramente influenciado por las ideas de su contemporáneo, Charles Lyell, Darwin fue en esencia un uniformitarista; de acuerdo a esta concepción, los procesos observables en el presente en sistemas biológicos eran asumidos como similares a aquellos que tuvieron

lugar en el pasado, en palabras de Lyell: «el presente es la clave del pasado». Si sumamos a la concepción uniformitarista el gradualismo, resulta que aquellos procesos que causan pequeños cambios acumulativos dentro de la escala temporal humana producirían, por acumulación sucesiva en vastos lapsos de tiempo, cambios evolutivos a gran escala. En otras palabras, no existe verdadera distinción entre los ámbitos micro y macroevolutivo, entre variedades y especies, en el pensamiento de Darwin.

La Moderna Síntesis, consolidada en el lapso 1937-1947, se estructuró incorporando los aportes de la moderna teoría de la herencia a la fuerza directriz de la selección natural (Mayr, 1998). La genética de poblaciones constituyó la disciplina medular en torno a la cual se articularon las múltiples ramas de la biología, tales como la morfología funcional, la sistemática, la embriología, la biogeografía, la etología, la ecología evolutiva y la paleontología. En el contexto de la Moderna Síntesis, la evolución es entendida esencialmente como «un cambio en las frecuencias génicas de las poblaciones». El Neodarwinismo adoptó sin mayores cuestionamientos el legado darwinista: las variaciones como materia prima, la selección natural como causa externa y el gradualismo como tiempo de la evolución. En el prólogo a la cuarta edición de «The Evolutionary Synthesis», Mayr (1998, p.xiii) concluye

en cierto modo la síntesis no fue más que la confirmación de la teoría original de Darwin, pese a que Darwin publicó con anterioridad al desarrollo de la genética y la citología por lo cual se vio obligado a tratar el origen de variaciones como una hipótesis de caja negra. Su teoría básica según la cual el cambio evolutivo se debe a la combinación de variaciones y selección natural era, sin embargo, perfectamente razonable y es diariamente confirmada por cada evolucionista.

De este modo, la Moderna Síntesis puede entenderse como una expansión del programa de investigación darwinista, que completó muchos de los puntos oscuros de la teoría (e.g. el origen y transmisión de las variaciones) y articuló conocimientos de distintas disciplinas biológicas, pero que dejó intacto su núcleo duro. Entre los puntos que fueron dejados totalmente inalterados, está la indistinción entre los ámbitos micro y macroevolutivos. En palabras de Teodoro Dobzhansky (1937, p. 12), uno de los fundadores de la Moderna Síntesis, «el presente nivel de conocimiento nos lleva a poner un signo de igualdad entre los mecanismos micro y macroevolutivos». Como acertadamente señala Eldredge (1989), la postura de Dobzhansky refleja profundos condicionamientos epistemológicos. La Moderna Síntesis logró la jerarquización de la biología como ciencia sobre la base de un nucleamiento en torno a la genética de poblaciones y las posibilidades de contrastación empírica y formalización que esta disciplina ofrecía. En este sentido, el Neodarwinismo adoptó rígidamente los cánones de científicidad emanados desde el empirismo lógico y una postura netamente reduccionista. La contrastación de los contenidos teóricos a nivel observacional, tanto en el laboratorio como en el mundo natural, fueron requisitos insoslayables para la ciencia neodarwinista. Aquellos procesos actuantes a escalas de tiempo más allá de los cortos lapsos que posibilita la observación humana no constituyen, en esta visión, parte de la ciencia. En otras palabras, sólo la microevolución podía ser estu-

diada científicamente (Eldredge, 1989). La visión del paleontólogo George Gaylord Simpson, otro de los grandes artífices de la Moderna Síntesis, representa un aporte innovador. Si bien en su obra más importante, «Tempo and Mode in Evolution» (1944), este autor adopta el gradualismo y extrapola los contenidos derivados de la genética de poblaciones a la interpretación del registro fósil, reconoce la necesidad de establecer patrones históricos a gran escala para lograr un adecuado entendimiento de los determinantes del cambio evolutivo. En este sentido, Simpson revalorizó a la macroevolución como un ámbito de conocimiento significativo dentro de la teoría evolutiva. Sin embargo, como señala Hoffman (1989), en el seno del Neodarwinismo la distinción entre microevolución y macroevolución sólo tuvo fines estrictamente pragmáticos, como términos convenientes para diferenciar fenómenos estudiados por los paleontólogos (macroevolutivos) de aquellos estudiados por los geneticistas (microevolutivos). De hecho, posteriormente, Simpson (1953) propuso abandonar estos términos ya que parecían crear más confusión que clarificación.

Dada la escala de tiempo involucrada, hasta hace muy poco no era posible estudiar por medios experimentales convencionales procesos macroevolutivos. La moderna biología molecular ha comenzado muy recientemente a explorar este campo. Sin embargo, es el registro fósil el que suministra la mayor cantidad de materia prima crucial para la compleja empresa de resolver problemas macroevolutivos, tales como los procesos de especiación y extinciones en masa. Es a partir del surgimiento de la paleobiología que tendrá lugar la jerarquización de la macroevolución y su relocalización en el mapa de la naciente «Teoría Global de la Evolución».

Reduccionismo microevolutivo

El reduccionismo ha representado uno de los fantasmas que ha amenazado repetidamente a la biología a lo largo de su historia. Podemos distinguir distintas acepciones de lo que podemos llamar «reduccionismo». En primer lugar, podemos hablar de un reduccionismo teórico, que implicaría básicamente el proceso de reducción lógica. En una versión simplificada del reduccionismo teórico de Ernst Nagel (1961), una teoría T_2 es reducible a una teoría T_1 de mayor generalidad, si y sólo si las leyes de T_2 son derivables lógicamente de T_1 , y existe un conjunto de principios puente que permite interconectar el vocabulario de sendas teorías. La reducción de una teoría o de una rama de la ciencia a otra ha ocurrido repetidamente a lo largo de la historia de la ciencia, siendo los ejemplos más clásicos el de la ley de Galileo a la Mecánica Newtoniana, o el de las leyes de los gases ideales a la Teoría Cinética. Se ha argumentado que la genética mendeliana sería reducible a la genética molecular (Ruse, 1971, 1973) y esta última a la química (Crick, 1966, 1989, 1994). Otros análisis han sostenido que la reducción de cuerpos teóricos es, en numerosos casos, incompleta y no cumpliría con las estrictas condiciones del reduccionismo de Nagel. Tal sería el caso de la genética clásica y su reducción a la moderna genética molecular (Hull, 1972; Kitcher, 1984).

Existe otra acepción de reduccionismo que tiene mayor importancia en la práctica y ontología de la ciencia. Este reduccionismo es explicitado por la postura de Francis Crick

(1966, p. 10) cuando afirma «la última meta de la moderna biología es en realidad explicar toda la biología en términos físicos y químicos». Posteriormente, Crick (1994, p. 277) define al reduccionismo como «la idea de que es posible, al menos en principio, explicar un fenómeno en términos de constituyentes menos complejos». Detrás de esta búsqueda de explicar fenómenos complejos subyace un claro reduccionismo ontológico y metodológico. Ontológicamente, se sostiene que totalidades complejas no son más que el producto causal de las interacciones de sus partes constituyentes; metodológicamente, se prescribe que la búsqueda de agentes causales debe ser en términos de componentes de totalidades más complejas (Brandon, 1996). Crick (1994) sostiene que existe un nivel básico en términos del cual sería posible explicar cualquier tipo de fenómeno (e.g. psicológico, biológico); este nivel correspondería al de la química atómica. La reducción de la biología a niveles inferiores ha perdurado como un anhelado deseo en el ámbito de la física y la química tal como lo evidencia el pensamiento de Stephen Weinberg (1992) y Francis Crick (1994). Dentro del ámbito de la biología, las posiciones han estado históricamente divididas. La mayoría de los biólogos celulares o moleculares abraza el reduccionismo químico, mientras que los ecólogos y el ala evolucionista detentan una posición fuertemente antireduccionista (cf. Mayr, 1984, 1988; Brandon, 1996). En teoría evolutiva, la definición de evolución como «cambios en las frecuencias génicas» cristaliza las pretensiones de reduccionismo ontológico a nivel genético sustentada por la Moderna Síntesis. Históricamente, esta postura derivó también en un reduccionismo metodológico, en el sentido de que el programa de investigación neodarwinista propició fundamentalmente el desarrollo de la genética de poblaciones como la disciplina encargada de establecer los factores causales de la evolución. Esta acepción de evolución no capta la naturaleza multidimensional del proceso evolutivo. Como analizaremos a continuación, difícilmente pueda considerarse una explicación a nivel genético como suficiente para el entendimiento de un proceso macroevolutivo.

El reduccionismo microevolutivo ha representado uno de los grandes cánones de la Moderna Síntesis. Los eventos evolutivos a gran escala no sólo son compatibles con los procesos de mutación, deriva genética y selección natural, sino que serían reductibles al mismo (Dobzhansky, 1937; Levinton, 1988). Es necesario dilucidar distintas cuestiones en la tesis reduccionista. En primer lugar, es obvio que los procesos microevolutivos subyacen a los fenómenos macroevolutivos, en el sentido de que procesos microevolutivos operan en los organismos y por su intermedio en taxa superiores (e.g. especies, clados), sujetas a escala geológica a macroevolución. Si bien la macroevolución involucra fenómenos que tuvieron lugar en el pasado y no es posible «observar» los procesos microevolutivos que afectaron a estas poblaciones extintas, los estudios en evolución bioquímica revelan una notable continuidad en el DNA de organismos vivos y extintos. Este hecho es una evidencia contundente de que los procesos de cambio a nivel genético habrían persistido a lo largo de la historia evolutiva (Dobzhansky et al., 1981). Queda claro que esta postura no implica, en sí misma, la adopción de un reduccionismo microevolutivo sino que es abrazada por todo evolucionista ya que es el fundamento del vínculo genealógico que emparenta

los organismos extintos con los organismos recientes. Una segunda cuestión es si los procesos microevolutivos pueden por sí solos dar cuenta de la historia macroevolutiva. Esta postura implicaría un reduccionismo ontológico a nivel microevolutivo, en el sentido de que eventos macroevolutivos serían explicados en términos de procesos genéticos. En otras palabras, no existiría algo así como «procesos macroevolutivos» o «mecanismos determinantes a nivel macroevolutivo» diferentes de aquellos actuantes a nivel microevolutivo. Finalmente, una tercera cuestión concierne a si la teoría macroevolutiva es deducible de la teoría microevolutiva. Esta postura representaría quizás la versión más fuerte del reduccionismo microevolutivo, ya que la reducción teórica implicaría una reducción ontológica. En un plano teórico existe un claro desacoplamiento entre micro y macroevolución, ya que no es posible decidir a partir del análisis lógico de la teoría microevolutiva entre modelos alternativos de cambio macroevolutivo (e.g. entre gradualismo filético y equilibrio puntuado). Para Ayala (1985), la eventual elección de uno de estos modelos macroevolutivos deberá estar fundada en evidencia empírica y no en un proceso de inferencia lógica. Los defensores de la Moderna Síntesis han sustentado desde reduccionismos extremos (i.e. reduccionismo teórico-ontológico; e.g. Levinton, 1988) hasta reduccionismos ontológicos (i.e. reduccionismo de procesos; e.g. Ayala, 1985). Por su parte, las voces desde la paleobiología han sustentado posturas antireduccionistas fuertes, argumentando en favor de un desacoplamiento de los ámbitos micro y macroevolutivo, basado en una organización jerárquica del mundo viviente (e.g. organismos, poblaciones, especies, ecosistemas), estructurado en niveles con propiedades emergentes y determinantes intrínsecos y extrínsecos no adaptativos, actuantes a distintas escalas. Esta postura defendería tanto un emergentismo a nivel fenómenos y mecanismos de determinación (i.e. ontológico) como, consecuentemente, un emergentismo teórico. Desde la perspectiva de la paleobiología, existe una relación de complementariedad entre el ámbito micro y el macroevolutivo, en el sentido que sólo la conjunción de ambos puede dar cuenta del multifacético proceso de la evolución biológica. Como analizaremos a continuación, el reduccionismo ostentado desde el Neodarwinismo ortodoxo sería la causa fundamental de su esterilidad para explicar patrones evolutivos a gran escala.

El desafío macroevolutivo: gradualismo y adaptación en la encrucijada

Un estudio de los trabajos producidos durante el auge de la Moderna Síntesis demuestra que la macroevolución constituyó un ámbito relegado frente al vertiginoso desarrollo de los estudios microevolutivos (Mayr, 1988). Baste para lograr una percepción cabal del dominio de estudios microevolutivos, y en particular de genética de poblaciones, el inspeccionar el journal «Evolution» durante las décadas de auge de la Moderna Síntesis. Esta postergación puede ser atribuida a condicionantes de distinta índole, entre los cuales podemos destacar: 1) la genética clásica, disciplina medular de la Moderna Síntesis, no contaba con medios para acceder al ámbito macroevolutivo; esto fue solucionado con el advenimiento de la genética molecular y 2) la tendencia inductivista-reduccionista de la Moderna Síntesis sólo favoreció la generación de hipótesis de tipo inductivista en el estudio del registro fósil, que no se alejarán de la idea imperante de ciencia (cf. Mayr, 1988).

Desde una postura reduccionista, las hipótesis en el campo macroevolutivo fueron basadas en la extrapolación a partir del campo microevolutivo (Dobzhansky, 1937; Mayr, 1963). En este contexto, las subespecies fueron entendidas como «incipientes especies». En otras palabras, existiría un continuum entre el ámbito microevolutivo y el macroevolutivo. Esta postura ha sido denominada el modelo extrapolacionista de la macroevolución (Gould, 1980a).

Frente a esta postura, las evidencias que surgen del análisis macroevolutivo del registro fósil desafían la hipótesis del gradualismo y de la adaptación como fuerza causal de la evolución, ambos dogmas centrales del Darwinismo y la Moderna Síntesis. El proceso de especiación ha focalizado gran parte de los debates contemporáneos en biología evolutiva. En este debate representaron posiciones antagónicas los representantes de la moderna paleobiología (e.g. Gould, Eldredge, Vrba, Stanley) y los defensores de la Moderna Síntesis, en particular algunos de sus miembros fundadores (e.g. Mayr, Ayala, Stebbins). Las especies son los componentes evidentes de la diversidad del mundo viviente que la Teoría de la Evolución pretende explicar. Las especies juegan un rol central en la teoría evolutiva, representan tanto la unidad de patrón como la unidad de proceso (Kemp, 1999). Cada especie es portadora de un pool genético que representa la variación genética disponible para cambio evolutivo. El debate se ha centrado en torno a dos preguntas fundamentales: 1) ¿es el proceso de especiación «gradual»? y, en relación con esta pregunta, ¿es el patrón definido por la sucesión histórica de especies (i.e. el patrón macroevolutivo de especiación) un patrón continuo? y 2) ¿es el proceso de origen de una nueva especie un proceso que puede ser explicado en términos de selección natural como factor determinante? En relación a la primera pregunta, la historia de la vida presenta un patrón discontinuo, de cambios bruscos que se contraponen al patrón darwiniano de cambios graduales guiados por la selección natural. Enmarcados en la naciente paleobiología a inicios de los años '70, Niles Eldredge y Stephen Gould desafiaron a la ortodoxia neodarwinista al postular que el registro fósil proveía poca evidencia de gradualismo filético, por el contrario, indicaba un patrón interrumpido, «puntuado» (Eldredge, 1971; Eldredge y Gould, 1972; Gould y Eldredge, 1977). La Teoría del Equilibrio Puntuado o Equilibrio Interrumpido sostiene que la mayor parte de los cambios evolutivos fenotípicos se producen en «explosiones» vinculadas a eventos de especiación. El modelo puntuacional, contrasta con el modelo gradualista (i.e. anagenético o de evolución filética), en el cual los cambios morfológicos se dan en forma gradual en el desarrollo de un linaje. El registro fósil muestra que las especies aparecen en un «instante» de tiempo geológico (miles a decenas de miles de años) y en su historia subsecuente, o bien no se observa cambio evolutivo apreciable, o bien fluctúan levemente en morfología sin aparente dirección («estasis»). De este modo, la historia de las especies a gran escala temporal presenta dos características incompatibles con el gradualismo: 1) aparición repentina y 2) estasis. En esencia, este modelo plantea una nueva explicación del fragmentario registro fósil, los «eslabones perdidos» o formas intermedias no han sido encontrados simplemente porque no existen. Las discontinuidades del registro fósil no son simples artificios debidos a la incompletitud del

registro estratigráfico, sino que son reales. La segunda pregunta concierne a los mecanismos o factores determinantes de la especiación, así como a los factores que podrían intervenir en el proceso de estasis. En el contexto de la Moderna Síntesis, la selección natural puede entenderse esencialmente como un proceso externalista por ensayo y error (Gould, 1990). Este mecanismo puede encuadrarse en un determinismo causal donde las variaciones genéticas constituyen la materia prima isotrópica sobre la cual actúa la selección. Existe un creciente consenso en que el origen de nuevas especies no puede ser explicado como el resultado de evolución adaptativa diferencial entre la población parental y la nueva especie y que la especiación representa un caso de evolución no adaptativa, en el cual el azar desempeñaría un papel significativo. Algunos de los mecanismos propuestos incluyen mutaciones cromosómicas que provocarían la aparición de un fenotipo radicalmente diferente, tal como postulaba la teoría de especiación de Goldschmidt. Si bien algunos puntuacionistas adhirieron o, al menos consideraron viable, a este mecanismo genético (e.g. Gould, 1980a), la existencia de evolución saltacional («macromutaciones») en el sentido original de Goldschmidt no tiene hasta el presente el esperado sustento empírico.

Las extinciones en masa constituyen elementos de primer orden a nivel macroevolutivo. El debate sobre la naturaleza y factores determinantes de las extinciones en masa es hoy uno de los temas que despierta mayor interés en paleobiología evolutiva y constituye una nueva manifestación de la antigua disputa entre gradualismo y catastrofismo, entre factores intrínsecos y extrínsecos, entre causas bióticas frente a causas abióticas. Como señala Raup (1991), el 99.9% de las especies son extintas. En otras palabras, la gran diversidad de formas que hoy habitan la Tierra constituye sólo el 0.1% de las especies en la historia de la vida. Sorprendentemente, las extinciones en masa, al igual que sus consecuencias evolutivas, fueron virtualmente ignoradas en estudios evolutivos hasta inicios de la década del '80, cuando se postularon una serie de nuevas y radicales propuestas que estimularon enormemente este campo de la teoría macroevolutiva. Este resurgimiento de las extinciones estuvo directamente vinculado al descubrimiento de una anomalía de iridio en el límite cretácico-terciario (Alvarez et al., 1980). Este descubrimiento llevó a postular el impacto de un cuerpo meteóritico de grandes dimensiones como principal detonante de la extinción de finales del Mesozoico (popular por la desaparición de los dinosaurios) y abrió las puertas a las denominadas hipótesis extraterrestres de las extinciones en masa. Otras de las propuestas de causas extraterrestres incluyen grandes erupciones solares (que podrían incrementar la insolación sobre la Tierra), viaje del sistema solar a través del plano galáctico (periodicidad de 30 o 33 ma) y tormentas de cometas y meteoritos (lo cual implica numerosos impactos en un corto lapso de tiempo, 2 a 3 ma). En contraposición, las hipótesis terrestres favorecen causas en la dinámica de nuestro planeta tales como explosiones volcánicas, cambios rápidos en las temperaturas de los océanos y la atmósfera (especialmente aquellos relacionados con grandes episodios glaciares), variaciones globales del nivel del mar (i.e. variaciones eustáticas), episodios de anoxia oceánica global, etc. En la visión tradicional, las extinciones sirven como un meca-

nismo de selección a un nivel de organización de mayor rango que la población; las especies peor adaptadas serían eliminadas, quizás por competencia con especies mejor adaptadas (Dobzhansky et al. 1981). En contraposición, las hipótesis extraterrestres de mayor aceptación, proponen una periodicidad de 26 a 30 millones de años (Raup y Sepkoski, 1984; Raup, 1985; Raup y Sepkoski, 1986) y un escenario cataclísmico y azaroso, en el cual la selección natural no juega un rol protagónico. En otras palabras, aquellos caracteres adaptativos que permiten a una especie desarrollarse exitosamente durante tiempos normales, pueden convertirse en su certificado de defunción en tiempos de extinciones en masa. Como contraparte, caracteres irrelevantes en tiempos normales pueden resultar claves para sobrevivir en tiempos de crisis.

En conclusión, los procesos macroevolutivos no son explicables como el resultado de la sumatoria de cambios graduales que operan a lo largo de un vasto período de tiempo. Los recientes desarrollos en el ámbito de la paleobiología ponen de relieve que las extinciones en masa representan verdaderas interrupciones al flujo geológico y no picos de un proceso continuo. Tanto el proceso de especiación, así como la naturaleza interrumpida del patrón macroevolutivo a distintas escalas ponen en evidencia que los procesos actuantes a nivel macroevolutivo no corresponden a un mecanismo de determinación causal simple, sino que interviene activamente el azar, procesos interactivos a nivel ecológico y otros determinantes que escapan visiblemente al modelo explicativo de la Moderna Síntesis. El resurgimiento de la macroevolución dentro del mapa de la biología evolutiva ha despertado fecundos debates en cuanto a la complejidad de la evolución biológica y la adopción de una filosofía de la biología antireduccionista y emergentista. Los aportes desde el ámbito paleobiológico derivaron en el reconocimiento de jerarquías y mecanismos determinantes a distintas escalas desde el nivel microscópico de sustitución de bases en moléculas de ADN, hasta el nivel de patrones evolutivos a escala geológica. Si bien queda aún mucho camino por recorrer, la macroevolución abre una de las puertas a la reestructuración global de la teoría de la evolución. En este sentido, podríamos afirmar que «el pasado es la clave del presente».

Bibliografía

- Alvarez, L., Alvarez, W., Asaro, F. y Mitchel, H.V. *Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary Extinction*. *Science* 208: 1980, págs. 1095-1108.
- Ayala, F.J. *Biology as an autonomous science*. *American Scientist* 56: 1968, págs. 207-221.
- Ayala, F.J. *Reduction in biology: A Recent Challenge*. En: D.J. Depew y B.H. Weber (eds.), *Evolution at a crossroads*. The MIT Press, 1985.
- Beatty, J. *Optimal designs models and the strategy of model building in evolutionary biology*. *Philosophy of Science* 47: 1980, págs. 532-561.
- Brandon, R.N. *Concepts and methods in Evolutionary Biology*. Cambridge Studies in Philosophy and Biology, Cambridge, 1996.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. *Ecospace utilization, paleoenvironmental trends, and the evolution of early nonmarine biotas*. *Geology* 21: 1993, págs. 595-598.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Genise, J.F. y Taylor, T.N. *The ichnologic record of the continental invertebrate invasion: Evolutionary trends in environmental expansion, ecospace utilization, and behavioral complexity*. *Palaos* 13: 1998, págs. 217-240.
- Campbell, D.T. «Evolutionary Epistemology». En: P.A. Schlipp (Ed.), *The philosophy of Karl Popper*. 1974, págs. 413-463.
- Conway Morris, S. *The Crucible of Creation: The Burgess Shale and the Rise of Animals*. Oxford University Press, 1998.
- Crick, F. *Of molecules and men*. University of Washington Press, 1966.
- Crick, F. *Que loco propósito*. Tusquets Editores, 1989.
- Crick, F. *The Astonishing Hypothesis*. Scribners, New York, 1994.
- Darwin, C. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life*. John Murray, London, 1859.
- Depew, D.J. y Weber, B.H. *Darwinism evolving. Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection*. The MIT Press, 1997.
- Dobzhansky, T. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, 1937.
- Dobzhansky, T., Ayala, F.J., Stebbins, G.L. y Valentine, J.W. *Evolución*. Barcelona: Ediciones Omega, 1981.
- Eldredge, N. *The allopatric model and phylogeny in Paleozoic invertebrates*. *Evolution* 25: 1971, págs. 156-167.
- Eldredge, N. *Macroevolutionary Dynamics: Species, niches and adaptive peaks*. New York: McGraw-Hill, 1989.
- Eldredge, N. y Gould, S. J. «Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism». En: Schopf, T. J. (Ed.), *Models in paleobiology*. Freeman, Cooper and Co.: 1972, págs. 82-115.
- Gould, S. J. «Is a new and general theory of evolution emerging?» *Paleobiology* 6: 1980a, págs. 119-130.
- Gould, S.J. «The promise of paleobiology as a nomothetic, evolutionary discipline». *Paleobiology* 6: 1980b, págs. 96-118,
- Gould, S.J. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. W.W. Norton, 1989.
- Gould, S.J. Foreword. En: Ross, R.M. y Allmon, W.D. (Eds.), *Causes of Evolution: A Paleontological Perspective*: vii-xi, 1990.
- Gould, S.J. «The evolution of life». En: J.W. Schopf (Ed.), *Evolution! Facts and fallacies*. Academic Press, 1999.
- Gould, S.J. y Eldredge, N. «Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered». *Paleobiology* 3: 1977, págs. 115-151.
- Gould, S.J. y Vrba, E.S. 1982. Exaptation – a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 1982, págs. 4-15.
- Hoffman, A. *Arguments on Evolution*. Oxford University Press, 1989.
- Hull, D.L. *Reduction in genetics – biology or philosophy*. *Philosophy of Science* 39: 1972, págs. 491-499.

- Hull, D.L. *The limits of cladism*. *Systematic Zoology* 18: 1979, págs. 414-438.
- Hull, D.L. *Science as a process*. The University of Chicago Press, 1988.
- Kemp, T.S. *Fossils and Evolution*. Oxford University Press, 1999.
- Kitcher, P. «1953 and all that: A tale of two sciences». *The Philosophical Review* 93: 1984, págs. 335-373.
- Krohn, I.M. «Role of ideas in advancing paleontology». *Paleobiology* 5: 1979, págs. 67-76.
- Levinton, J.S. *Genetics, paleontology and macroevolution*. Cambridge University Press, Cambridge y New York, 1988.
- Lloyd, F.A. «A semantic approach to the structure of population genetics». *Philosophy of Science* 48: 1984, págs. 416-438.
- Mayr, E. *Animal species and evolution*. Cambridge Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University, 1963
- Mayr, E. *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, and Inheritance*. The Belknap Press of Harvard University Press, 1982.
- Mayr, E. «Evolution and ethics». En: Caplan, A.L. y Jennings, B. (Eds.), *Darwin, Marx and Freud: Their influence on moral theory*. New York: Plenum, 1984.
- Mayr, E. *Toward a New Philosophy of Biology: Observations of an evolutionist*. Cambridge Massachusetts: Harvard University Press, 1988.
- Mayr, E. *The Evolutionary Synthesis: Perspectives in the Unification of Biology*. Cambridge Massachusetts: Harvard University Press, 1998.
- McMenamin, M.A.S. *The Garden of Ediacara*. New York: Columbia University Press, 1998.
- Nagel, E. *The structure of science*. New York: Harcourt, Brace & World, 1961.
- Olding, A. *A Defence of Evolutionary Laws*. *British Journal for the Philosophy of Science* 29: 1978, págs. 849-855.
- Raup, D.M. *Magnetic reversals and mass extinctions*. *Nature* 314: 1985, págs. 341-343.
- Raup, D.M. *Extinction: Bad genes or bad luck*. W.W. Nueva York: Norton & Company, 1991.
- Raup, D.M. y Sepkoski, Jr. J.J. *Periodicity of extinctions in the geologic past*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 81: 1984, págs. 801-805.
- Raup, D.M. y Sepkoski, Jr. J.J. *Periodic extinction of families and genera*. *Science* 231: 1986, 833-836.
- Raup, D.M., Gould, S.J., Schopf, T.J.M. y Simberloff, D.S. «Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity». *Journal of Geology* 81: 1973, págs. 525-542.
- Ruse, M. «Natural selection in The Origin of Species». *Studies in History and Philosophy of Science* 1: 1971, págs. 311-351.
- Ruse, M. *Philosophy of biology*. Londres: Hutchinsons University Library, 1973.
- Simpson, G. G. *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, 1944.
- Simpson, G.G. *The Major Features of Evolution*. Columbia University Press, 1953.
- Stanley, SM. *Macroevolution: pattern and process*. W.H. Freeman Ed., 1979
- Sober, E. *The nature of selection*. Chicago: Chicago University Press, 1993.
- Thompson, P. «The structure of evolutionary theory: A semantic approach». *Studies in History and Philosophy of Science* 14: 1983, págs. 215-229.
- Tuomi, J. «Structure and dynamics of Darwinian evolutionary theory». *Systematic Zoology* 30: 1981, págs. 22-31.
- Wasserman, G.D. «On the nature of the theory of evolution». *Philosophy of Science* 48: 1981, págs. 416-437.
- Weinberg, S. *El sueño de una teoría final*. Barcelona: Ed. Drakontos, 1994.
- Williams, M.B. «The logical status of the theory of natural selection and other evolutionary controversies: Resolution by axiomatization». En: Bunge, M. (Ed.), *The methodological unit of Science*. D. Reidel, Dordrecht, 1973.