

EL DEBATE SOBRE LA TEORÍA DE LA EVOLUCIÓN¹

PRESENTACIÓN

A lo largo de la historia de la Biología del siglo XX, biólogos de gran prestigio han exaltado la importancia y la capacidad del proceso evolutivo para conectar todos los estudios sobre la vida en la Tierra. Así por ejemplo Ernst Mayr, reconocido como uno de los mejores biólogos evolucionistas, ha señalado que “la teoría de la evolución es considerada con justicia como la mayor teoría unificadora de toda la Biología”. O bien, en el pensamiento de otro gran biólogo, Theodosius Dobzhansky, encontramos la famosa frase: “En biología nada tiene sentido si no se interpreta a la luz de la evolución”. Además, son muchos los autores que consideran “la evolución biológica como uno de los conceptos más importantes que ha producido la civilización”.

Resulta claro que ante la trascendencia de afirmaciones como éstas, surge la necesidad de precisar qué es la evolución biológica, a qué se refiere concretamente este concepto y cuáles son las premisas de la teoría que intenta explicarla.

En el lenguaje común evolución significa cambio, las estrellas evolucionan, las sociedades evolucionan, el pensamiento evoluciona, etc. En el mismo sentido, en Biología la evolución puede definirse como “un proceso por el que los organismos cambian con el paso del tiempo, de tal forma que los descendientes difieren de los antepasados”. Para matizar este concepto recordemos que la idea de evolución biológica nació de la necesidad de explicar racionalmente la extraordinaria diversidad del mundo vivo. El proceso evolutivo puede justificar las enormes diferencias y también las sorprendentes semejanzas observables entre los organismos. Ante la paradójica pregunta de por qué los seres vivos son tan distintos y, al mismo tiempo, por qué hay tantas semejanzas, la respuesta más aceptada señala: porque son el resultado del proceso evolutivo, de una serie de cambios sufridos por los organismos y sus descendientes que, a lo largo de vastísimos períodos de tiempo, han llevado a la gran diversidad biológica del mundo actual.

Mencionemos, no obstante, que el pensamiento humano no ha ido siempre en esta dirección. Baste con apuntar que hasta el siglo XVIII se creyó que los seres vivos eran siempre idénticos a sí mismos, o sea, que las especies permanecían invariables a través de las generaciones. La noción fijista de la Naturaleza, resultante del acto de creación de un Dios todopoderoso, dominó durante siglos el pensamiento de los

¹ Este artículo corresponde al capítulo 1 del libro de Carolina Martínez Pulido titulado *El papel de la mujer*

estudiosos y de la gente en general. “No resulta exagerado afirmar que hasta el siglo XVIII los seres vivos no tienen historia”, ha dicho el biólogo francés François Jacob. Y en efecto, la comprensión del proceso evolutivo es históricamente reciente.

Además, en el pasado, incluso la palabra evolución aplicada a los organismos vivos no tenía el mismo significado que hoy le damos. Así, en el siglo XVII, el término “evolución” empezó a utilizarse para hacer referencia a la teoría embriológica del preformacionismo, según la cual el embrión contiene desde su mismísimo comienzo un adulto en miniatura que sencillamente se despliega o “evoluciona” durante la gestación. Sólo hacia 1850 la palabra *evolución* adquirió el significado (supuestamente atribuido a Herbert Spencer) que hace referencia a la transmisión de modificaciones en las especies.

Como es ampliamente conocido, el primer estudio maduro y riguroso sobre la evolución biológica fue la obra del famoso naturalista inglés Charles R. Darwin: *El origen de la especie por selección natural*² publicado por primera vez en 1859 y que, en opinión de la gran mayoría de los expertos, abrió las puertas para que la Biología pasase de un sorprendente caos a ser una ciencia coherente. La trascendencia de esta obra fue enorme, ya que transformó el pensamiento científico de toda una época. Empezó a derribar el modelo clásico y lineal empleado para interpretar la historia de la vida en la Tierra, conocido como la Gran Cadena del Ser o Escala de la Naturaleza, que daba una visión inmóvil y ordenada del mundo donde las especies, inmutables, se disponían jerárquicamente desde las formas “inferiores” o “más imperfectas” hasta las “superiores” o “más perfectas”, siendo las criaturas de los escalones más altos las más próximas al ser humano, pináculo de todas las formas de vida.

Darwin propuso reemplazar la escala por un modelo en forma de árbol. Las especies dejan de ser fijas porque tienen la capacidad de transformarse unas en otras. Los seres vivos no están diseñados por un ingeniero de talento para que encajen en una posición prefijada, por el contrario los rasgos que poseen son modificaciones de rasgos que ya existían en sus antepasados. En el modelo darwiniano, desde un tronco común las ramas divergen en varias direcciones y de cada una de ellas brotan numerosas ramificaciones. Además, por extensión, el naturalista británico introdujo la idea de que

en la evolución humana, publicado por la editorial Biblioteca Nueva, Madrid, 2003.

² Para abreviar, y siguiendo la nomenclatura de la mayoría de los autores, esta obra se denominará a continuación simplemente *Origen*.

los humanos no éramos productos especiales de la creación, sino que habíamos evolucionado de acuerdo a principios que operan en el resto del mundo viviente.

Por otra parte, es conveniente tener en cuenta que Darwin hizo muy poco uso de la palabra evolución, pues llamó a su modelo *teoría de la descendencia con modificación*. Asimismo, aunque generalmente se le considera el autor del concepto de transformación de las especies, entendido como cambio a través del tiempo, en realidad él no fue la única persona que exploró estas nociones. De hecho, éstas ya eran objeto de un serio debate entre los científicos occidentales desde hacía más de un siglo, a pesar de que nadie todavía había sido capaz de darle una explicación científica. Los pensadores hacían importantes esfuerzos para desprenderse de la vacuidad del creacionismo, conscientes de que la visión cristiana de un mundo constante, sin cambios, se mostraba cada vez más débil. Así, antes de Darwin ya se habían propuesto teorías que implicaban o asumían abiertamente la evolución orgánica. Entre las primeras hechas públicas destacan la de Bufón, en 1749, y la más explícita de todas, la de Lamarck, en 1809, pero fueron ampliamente ignoradas o rechazadas. Según el criterio de notables historiadores, Darwin no fue, como han sido algunos de los otros grandes científicos, un adelantado a su tiempo, sino que, por el contrario, fue un privilegiado receptor de ideas inserto en la cultura de la época. Tuvo la capacidad de abordar los problemas importantes con una originalidad extraordinaria, convirtiéndose en el fundador de varias disciplinas hoy bien diferenciadas y reconocidas.

APROXIMACIÓN SUCINTA AL DARWINISMO ORIGINAL

LA OBRA DE DARWIN EN BREVE: NOTAS CLAVE

La popular teoría de la evolución darwiniana es, en realidad, un paradigma muy complejo, todo un conjunto de teorías y subteorías abigarradas y profundamente interrelacionadas. Dado que nuestro objetivo es realizar un somero comentario del pensamiento de este autor, nos limitaremos a señalar sólo tres de sus componentes más representativos³. La teoría de la evolución como tal, que sostiene que el mundo no es inmutable ni se ha creado recientemente, sino que está cambiando de forma continuada y, simultáneamente, los organismos se van transformando con el tiempo. La teoría del origen común y diversificación de las especies, según la cual cada grupo de seres vivos descende de un antepasado común y todos se remontan a un único origen

de la vida en la Tierra. La enorme diversidad orgánica se explica por que las especies se diversifican en especies hijas cuando las poblaciones se quedan geográficamente aisladas y evolucionan en nuevas especies. Finalmente, la teoría de la selección natural y el gradualismo que sostiene que el cambio evolutivo se produce a través de la abundante variación heredable existente en cada generación, que provoca una supervivencia desigual, generando un cambio lento y gradual de las poblaciones.

LA TEORÍA DEL ORIGEN COMÚN

El concepto de origen común resultaba claramente opuesto al modelo aún vigente en el siglo XIX: la mencionada Gran Escalera del Ser. Mientras en este modelo todos los organismos se representaban formando parte de una única escala lineal de perfección siempre creciente, el sistema darwiniano era un diagrama ramificado. “Los seres organizados conforman un árbol irregularmente ramificado”, afirmaba Darwin al tiempo que dibujaba varios diagramas de árbol, en los que incluso distinguía las especies vivientes y las extintas con diferentes símbolos. El proceso de diversificación de las poblaciones, combinado con su divergencia continuada, podría con el tiempo llegar a originar no sólo especies diferentes sino también géneros e incluso categorías taxonómicas superiores. Los componentes de un taxón⁴ superior estarían entonces unidos por haberse originado a partir de un antepasado común. Así pues, con la metáfora del árbol de la vida: un tronco común, con sus ramas y ramitas, en el extremo de las cuales estaban las especies extinguidas o las vivas, la tradicional escala daba paso a un conjunto formado por muchas ramas unidas.

La teoría del origen común se convirtió en la espina dorsal de la teoría evolutiva, lo cual no es sorprendente puesto que era un modelo con un gran poder explicativo. Además, la importancia de la teoría del origen común no radicaba sólo en su capacidad de explicar, sino también en que proporcionaba una unidad al mundo orgánico que anteriormente faltaba. Hasta 1859, la humanidad estaba impresionada fundamentalmente por la enorme diversidad de la vida, desde las plantas más simples hasta los vertebrados más complejos, pero esta diversidad tomó un aspecto completamente distinto cuando se percibió que todo podía ser remitido a un origen común. En efecto, lo que hasta aquel

³Conviene puntualizar que, por ejemplo, Ernst Mayr ha reconocido dentro del paradigma darwiniano cinco teorías principales, junto a otras subteorías menos destacadas.

⁴**Taxón:** grupo monofilético de organismos que comparten un conjunto definido de caracteres y que se consideran lo suficientemente diferenciados como para recibir un nombre formalizado.
Taxonomía: teoría y práctica de la clasificación de los organismos.

momento parecía ser arbitrario o caótico en la historia natural comenzaba a cobrar sentido. Toda la jerarquía linneana se hizo lógica, porque ahora quedaba claro que cada taxón superior estaba compuesto por los descendientes de un antepasado aún más remoto. Por otra parte, la semejanza de estructuras en determinados grupos de seres vivos cobraba sentido como vestigio de la historia y no como producto de un diseño óptimo.

Ninguna de las teorías de Darwin fue aceptada con tanto entusiasmo como la del origen común. Además, la casi totalidad de las pruebas de la evolución recopiladas en el *Origen* consistían en realidad en evidencias del origen común. Probablemente hoy no hay un solo biólogo que cuestione que todos los organismos que existen en la Tierra descienden de una vida primordial única.

Quizás la consecuencia más importante de la teoría del origen común fue el cambio en la posición humana. Tanto para los teólogos como para los filósofos, el ser humano había sido siempre una criatura situada aparte del resto de la vida. Aristóteles, Descartes y Kant coincidieron en esto, por mucho que discreparan en otros aspectos de sus filosofías. Aunque en el *Origen* se explicitaba cautelosamente que “se arrojará luz sobre el origen humano y su historia”, poco después T. H. Huxley, en 1863, E. Haeckel, en 1866, y en 1871 el propio Darwin sostenían que los humanos han evolucionado de un antepasado similar a un mono antropoide, y por ello nos situaron, correctamente, en el árbol filogenético del reino animal. Esto fue el principio del fin del antropocentrismo tradicional de la Biblia y de los filósofos. Sin embargo, la aplicación de la teoría del origen común a los humanos encontró una fuerte oposición. A juzgar por los dibujos humorísticos del momento, ninguna idea darwiniana era menos aceptable para los victorianos que la de que una persona derivara de un antepasado primate.

Valga este breve resumen para destacar uno de los grandes pilares de la teoría darwiniana: el origen común y los lazos de parentesco que unen a toda la vida en la Tierra. Pero sucede que, para explicar la gran diversidad biológica observada, y dar credibilidad al modelo, era imprescindible proponer un mecanismo que explicara la transformación orgánica. Éste es el objetivo de la selección natural, que a continuación expondremos.

LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN NATURAL Y EL GRADUALISMO

Siguiendo a Ernst Mayr, el mecanismo de cambio evolutivo concebido por Darwin puede contenerse esencialmente en cinco observaciones y tres conclusiones. Las tres

primeras observaciones señalan: uno, que las especies gozan de una gran fecundidad potencial y por ello, si todos sus miembros sobreviviesen y se reprodujesen, el crecimiento de las sucesivas poblaciones sería enorme. Sin embargo, una segunda observación indica que las poblaciones tienden a conservarse estables, salvo fluctuaciones anuales u ocasionales. Por añadidura, como tercera observación, se detecta que los recursos naturales, tanto de alimentos como de espacio, no sólo son limitados sino que en un entorno relativamente equilibrado se mantienen más o menos constantes. De estas tres observaciones se desprende una primera conclusión: en un medio ambiente de recursos alimenticios estables y con una proliferación excesiva de los individuos, éstos se enfrentarán en una “lucha por sobrevivir”, y como resultado sólo sobrevivirá una pequeña parte de la progenie.

Las dos observaciones restantes ponen de manifiesto, por un lado, que dos individuos de una población no son nunca exactamente iguales y, como resultado, toda población manifiesta una gran variabilidad⁵. Y por otro lado, gran parte de la variabilidad es heredable. De estas observaciones emergen las conclusiones segunda y tercera que, respectivamente, sostienen que la supervivencia cuando hay competencia no se debe al azar, sino que depende en parte de los caracteres de los supervivientes. Esta supervivencia desigual constituye un proceso de selección natural. Por último, la tercera conclusión sostiene que a lo largo de las generaciones, la selección natural conduce a un cambio gradual de las poblaciones, es decir, a la transformación de unas especies en otras.

En otras palabras, en un mundo de poblaciones estables, en el que los individuos (todos distintos) han de competir entre ellos para sobrevivir, sólo tienen posibilidad de llegar a adultos y reproducirse los dotados de “mejores” características, que sus crías probablemente heredarán. Esta desigual proporción de supervivencia, en la que los mejor dotados acaban por superar a los peor dotados, es la selección natural. De ello puede inferirse que el proceso de la selección natural, si se cumple con intensidad suficiente y durante un tiempo adecuadamente prolongado, acarrea cambios muy perceptibles en una

⁵El concepto de población tiene un profundo significado en la teoría darwiniana, pues está firmemente apoyado en que, aunque no hay dos individuos idénticos, todos son igualmente representativos de la especie. No existe un “individuo tipo” característico de la especie, sino el “individuo medio”, promedio de la población. Darwin a través de numerosas observaciones había logrado un amplio conocimiento sobre la naturaleza de la variación. En su época estaba ampliamente aceptado que la variación era en cierto modo accidental, no natural. Se pensaba que la variedad era rara y de escasa importancia y, por lo tanto, no afectaba al carácter esencial de la especie. Darwin llegó a la conclusión contraria: la variación se detecta en todas las partes del cuerpo de un organismo y forma parte de la realidad.

población y culmina en la aparición de una nueva especie. El éxito procreador es la piedra angular de la selección natural.

Subrayemos que la teoría de la selección de Darwin no sólo se refería al mecanismo del cambio evolutivo sino, más en particular, a cómo ese mecanismo podía dar cuenta de la aparente armonía y adaptación del mundo orgánico. Intentaba proporcionar una explicación natural que sustituyera a la sobrenatural de la Teología. A este respecto la teoría era única, ya que nunca había existido algo similar en toda la Filosofía; desde los presocráticos hasta Descartes o Kant, Dios siempre había estado incluido en los modelos explicativos. El potencial de cambio contenido en la teoría darwiniana era pues profundo: sustituía a la teología en la naturaleza por una explicación esencialmente mecánica. Se revelaba entonces como una innovación sumamente audaz. No obstante, el concepto de selección natural, a pesar de su apariencia de simplicidad, era muy original y, en realidad, hubo pasar más de tres generaciones hasta que empezase a ser aceptado universalmente⁶.

Entre los múltiples matices que tiene la teoría de Darwin, también sobresale que la transformación orgánica es un proceso abierto, sin un fin único. No defiende la existencia de una tendencia intrínseca capaz de forzar a las especies a evolucionar en una dirección determinada ni incluye, como ya se ha apuntado, una escalera evolutiva por la que los organismos puedan ascender. Tampoco considera fuerza alguna que los empuje a avanzar según una jerarquía predeterminada de complejidad. Por el contrario, se trata de un sistema ramificado en el que resulta imposible destacar una especie moderna, tal como la especie humana, y decir que ésta representa la meta hacia la que el proceso entero ha estado dirigido⁷. En opinión de muchos autores, en la teoría darwiniana la evolución es considerada como un cambio con adaptación, pero que no conduce necesariamente al progreso y nunca lleva a la perfección.

Otro dato que debe resaltarse del modelo darwiniano es el gran énfasis puesto en la evolución gradual: las especies sufren una transición gradual y continua que produce una creciente adaptación al medio. La evolución a saltos o rápida no entra en consideración, los pequeños cambios acumulados a lo largo de vastísimos períodos de tiempo son los únicos que cuentan.

⁶ Al respecto no hay que olvidar que la selección natural siempre ha sido objeto de polémicas, unas veces más vivas, otras más apagadas.

⁷ No obstante, la existencia de progreso en la evolución y si ésta carece o no dirección en un debate muy controvertido que ha durado hasta nuestros días. No pocos autores consideran que Darwin fue deliberadamente ambiguo en este tema.

También hay que volver a insistir en que una diferencia básica entre la formulación darwiniana y la de cualquiera de sus predecesoras radica en el papel fundamental otorgado a la variación. Hasta ese momento las variaciones se habían considerado como simples perturbaciones del diseño general. Recordemos que para el esencialismo platónico tradicionalmente asumido, el mundo real es un reflejo de un mundo ideal, de las esencias de cada cosa, donde los individuos reales constituyen un conjunto de accidentes, una colección de ejemplos defectuosos, sólo una copia más o menos lograda del ideal. Tomando las partes correctas de cada individuo sería posible imaginarse al ideal, pero ningún individuo de carne y hueso puede ser el representante real del ideal. Por el contrario, en el pensamiento poblacional darwiniano la variación se erige en la realidad fundamental. Son los promedios las abstracciones. La variación es la categoría central de la vida natural, es la realidad definitoria y terrenal. En opinión de Mayr, “el pensamiento poblacional como sustituto del esencialismo platónico constituyó la piedra angular de la revolución darwiniana”.

Para la nueva teoría la gran importancia de las diferencias individuales radica en que esas diferencias iniciales, generalmente ínfimas, son los auténticos puntos de partida del cambio que conduce a las futuras especies. Las variaciones individuales espontáneas constituyen los verdaderos orígenes de las especies, representan la trama real del proceso evolutivo.

Puntualicemos aquí que la definición de especie ha generado, y lo sigue haciendo, importantes polémicas entre los evolucionistas. Desde siempre ha sido notable la ambigüedad y conflictividad que rodea a los conceptos de variedad — simplemente debida a variaciones entre los individuos—, de subespecie —diferencias más acusadas que las variaciones individuales— y, finalmente, el concepto de especies distintas resultantes de diferencias estables y precisas. El propio Darwin confesaba, en una carta a su amigo Hooker⁸: “Tras describir un conjunto de formas como especies distintas, abandono mi manuscrito para hacer de ellas una sola especie, y lo abandono de nuevo para volver a considerarlas especies distintas, tras lo cual hago de nuevo una sola especie [...]”. En otra ocasión, manifestaba: “Verdaderamente, hasta el momento no se ha trazado ninguna línea de demarcación clara entre especies y subespecies [...], o bien entre las subespecies y las variedades, o incluso entre las más pequeñas variedades y las diferencias individuales”. En esta línea, negaba el

científico que las especies tuvieran una condición natural, considerándolas como meras creaciones de la mente humana. Para Darwin (y, por ejemplo, también para Lamarck), las especies son fluidas y cambian con el tiempo. Pero, paradójicamente, sus trabajos de taxonomía han sido muy respetados, él mismo (como también hizo Lamarck) describió y dio nombre a algunas especies.

Una vez realizada esta sucinta narración de los puntos fundamentales de la teoría darwiniana, veamos, también brevemente, como aterrizó esta obra en la sociedad de su tiempo.

CONTROVERSIAS EN TORNO AL DARWINISMO: UNA DIALÉCTICA QUE NO FINALIZA

Es ampliamente conocido que la publicación del *Origen* tuvo un gran impacto en la sociedad de su tiempo, inmediatamente en Gran Bretaña, pero enseguida también en el resto de Europa y en América. El libro se convirtió en un tema sujeto a vehementes ataques de todo tipo e incluso al ridículo. Científicos, políticos, clérigos y diversas personas de mayor o menor notoriedad discutían el libro defendiendo o negando las ideas de Darwin, hasta el punto de que ha quedado escrito: “Ninguna obra científica publicada en este siglo ha despertado tanta curiosidad general [...]. Ha dividido al mundo científico en dos bandos: darwinistas y no darwinistas”. En efecto, rápidamente destacaron notables personalidades que defendían acaloradamente el *Origen*, junto a otros que lo atacaban apasionadamente.

En este contexto, cobra relieve especial la figura de Thomas H. Huxley (1825-1895). Se trata de un científico que alcanzó gran popularidad por su encendida defensa de la teoría darwiniana. De hecho, fue apodado el “bulldog de Darwin” debido a los contundentes ataques lanzados contra sus oponentes, y tuvo un más que notable papel en el famoso primer enfrentamiento entre los darwinistas y el clero, que ocurrió el 30 de junio de 1860 en la Universidad de Oxford. Según muchos historiadores, en esta dura controversia Huxley no sólo derrotó espectacularmente al obispo de Oxford sino que, al dirigir sus dotes polémicas contra críticos clericales, el científico logró asentar el derecho del darwinismo a ser considerado como una teoría seria.

Sin embargo, Thomas Huxley ha sido una personalidad de difícil caracterización, ya que, a pesar de su valiosa defensa del darwinismo, su compromiso con la selección natural fue más bien tibio. En realidad, el verdadero objetivo de Huxley era el

⁸ Joseph D. Hooker (1817-1911), destacado naturalista del siglo XIX, fue amigo personal de Darwin

evolucionismo y no la selección natural, lo que le generó ciertas dificultades con las ideas darwinianas; no con el concepto básico de evolución, que consideraba un hecho confirmado, sino con las afirmaciones de Darwin sobre la universalidad de la selección natural y el gradualismo. Desde el comienzo sostuvo que la evolución a veces también podía funcionar a saltos, y no sólo mediante la selección de variantes cotidianas. Para Huxley la idea de que el cambio evolutivo se producía en todas partes a ritmo lento y gradual era un “lastre innecesario” para la joven teoría evolutiva. Estaba convencido de que la lectura del registro fósil mostraba con frecuencia y sin ambigüedades la aparición súbita de especies. La agudeza de estas observaciones se han puesto de manifiesto porque hoy en día, tras más de un siglo de discusión, debate y experimentación, aún no se han resuelto algunos de los interrogantes fundamentales que este científico propusiera acerca del proceso de la selección natural.

Ahora bien, disquisiciones aparte, Huxley y el resto de los primeros darwinistas se mantenían unidos no por un programa de investigación común, como podría inicialmente creerse, sino por su sólido compromiso con la idea de que la naturaleza está universalmente gobernada por leyes naturales; eran firmes defensores de la eficacia de esas leyes. Sus opositores, por el contrario, deseaban conservar la idea de que la naturaleza, al menos en algún sentido, representaba la expresión de una intención divina. Esto es, los darwinistas se caracterizaban por rechazar la idea de que la naturaleza puede explicarse como la expresión de un poder más elevado y sus contrarios querían conservar esta concepción y dar así una imagen alternativa al evolucionismo.

Los historiadores han apuntado que antes del *Origen* la transformación de las especies se encontraba frente a un callejón sin salida, pues si bien es cierto que la noción había estado presente en el pensamiento de muchos y se había hablado y escrito sobre ella, no existía un mecanismo convincente que la explicase. Por ejemplo, la teoría de Lamarck, la más sólida presentada hasta el momento, si bien defendía el cambio orgánico ofrecía como explicación un “principio perfeccionante”; al sostener que los organismos vivos responden a una fuerza interior que los impulsaba a ascender por la escala de la naturaleza, el lamarckismo resultaba muy poco creíble.

Cabe apuntar que, a pesar del gran revuelo inicial, la teoría de la transformación de las especies darwiniana estaba claramente fundamentada en un proceso natural, observable, y en consecuencia la comunidad científica de la época —al igual que la

sociedad en general—, se sintió en su mayoría inicialmente convencida. Así, poco después del *Origen* el proceso evolutivo fue considerado como un hecho básicamente indiscutible. Pero, de manera paradójica, el propio mecanismo que lo sustentaba, la selección natural, era objeto de cada vez más críticas y no fueron pocos los que terminaron por considerarla inadmisibles. De hecho, la mayoría de los naturalistas dudaban de que la selección fuese tan poderosa como la teoría requería. El principal problema radicaba en la falta de pruebas directas de la verdadera fuerza de la selección natural como para lograr cambiar a las especies en la naturaleza. Es decir, la escasez de evidencias impedía que muchos naturalistas se convenciesen de que la evolución tenía lugar principalmente a través de la selección natural.

LOS PRIMEROS ATAQUES

A resultas de lo expuesto, unos diez años después de la publicación del *Origen*, en 1867, empezaron a ver la luz destacados trabajos en contra de la joven teoría evolucionista, algunos de los cuales tuvieron mucho impacto. Uno de ellos era un extenso artículo escrito por Henry Fleeming Jenkin (1833-1885), un ingeniero escocés, que atacaba los puntos más débiles del darwinismo, y subrayaba con agudeza sus principales lagunas. La importancia de esta publicación se debe a que resume con gran precisión el estado del pensamiento en esos años, ya que Jenkin dirigió sus argumentos en tres direcciones principales: la interpretación del registro fósil, la edad de la Tierra y los principios de la herencia. Aunque éstas no son las únicas objeciones esgrimidas contra la teoría darwiniana, sí pueden considerarse entre las más destacadas, razón por la que las trataremos brevemente⁹.

INTERPRETACIÓN DEL REGISTRO FÓSIL. Debemos apuntar aquí que entre las múltiples tareas que emprendieron los evolucionistas de finales de siglo XIX estuvo la de intentar reconstruir la historia de la vida en nuestro planeta. Trataron de rehacer esta historia como suponían que debía haber ocurrido, recurriendo a los testimonios fósiles cuando

⁹ Pocos años después de la publicación de Jenkin, vio la luz otro trabajo muy crítico con el darwinismo: el conocido libro de St. George J. Mivart (1827-1900) *On the Genesis of Species*, publicado en 1871. Este autor se proponía demostrar la insuficiencia de la selección natural como explicación de la totalidad del cambio orgánico. No negaba el hecho de la evolución, ni siquiera el proceso de la selección natural; sólo la suficiencia de ésta para llevar a cabo todo lo que Darwin pretendía. La mayor parte de sus argumentos tenían su origen en otros autores, en especial Jenkin. Su trabajo fue la fuente principal de alegatos en contra de la teoría de la selección natural. Muchos de esos reparos se dirigían contra la acumulación gradual de pequeñas variaciones, por lo que su autor se convirtió en uno de los primeros exponentes de una evolución por saltos discontinuos. Mivart estaba en la línea de quienes consideraban la evolución

era posible¹⁰ y, en caso contrario, a los argumentos indirectos que se podían encontrar en la Anatomía Comparada y la Embriología.

No obstante, si bien es cierto que en las últimas décadas del siglo ningún paleontólogo habría negado que las series de fósiles halladas eran suficientes como para establecer la existencia de una evolución más allá de toda duda razonable, cada vez se mostraban más reacios en admitir que la evolución había sido de tipo darwiniano.

En este punto es necesario recordar que Darwin nunca abordó el tema de la evolución por selección natural desde el estudio de la memoria fósil. Prefirió estudiar el mundo moderno en un esfuerzo por analizar el proceso que ha gobernado la formación de las especies surgidas más recientemente. La teoría de Darwin fue creada desde el estudio de los cambios a pequeña escala en el mundo actual. El intento de reconstruir la trayectoria completa del desarrollo de la vida sobre la Tierra no era su principal asunto. Los problemas del remoto pasado podían ser estudiados por los paleontólogos, aunque Darwin sabía que en muchos casos iba a faltar la evidencia fósil. De todas maneras, en el *Origen* se detecta un compromiso con un proceso de transformación que siempre ocurre de manera lenta y gradual, incluso a pesar de que el registro fósil generalmente muestre que las nuevas especies aparecen bruscamente, sin signos de un antepasado evolutivo.

La brusca emergencia de las especies en el pasado fue un argumento utilizado por Jenkin en su artículo. Decidía cuestionar el modelo darwiniano poniendo de manifiesto que los restos fósiles no revelan, en la mayoría de los casos, la esperada transición de una especie a otra. Los darwinistas achacaron tal discontinuidad a la imperfección del registro, pues sería iluso pretender hallar todos los pasos de la evolución registrados en las rocas. El hecho de que no se hayan encontrado formas intermedias no quiere decir necesariamente que su existencia no se produjera; la fosilización es un hecho altamente improbable, y a ello hay que sumar otra improbabilidad, la del hallazgo del fósil.

Recordemos también que el *Origen* incluye un capítulo dedicado a la “imperfección del registro geológico”, que sostiene que la ausencia de elementos

como la puesta en escena de una teleología diseñada por la Providencia, en donde las variaciones favorables tienen su origen en la intervención divina.

¹⁰ Es interesante incluir una breve mención a la británica Mary Anning (1799-1847), quien realizó importantes contribuciones a la Paleontología en sus primeros días como disciplina científica. Desde muy joven Anning se dedicó a la excavación de fósiles y con el tiempo logró adquirir una sólida formación científica, llegando a ser considerada como una autoridad en Paleontología y Anatomía Comparada. Aunque posteriormente fue olvidada y perdió su crédito como descubridora de importantes fósiles, hoy

intermedios entre las formas fósiles conocidas no significaba necesariamente evolución discontinua. Por el contrario, predice incluso el hallazgo de nuevos descubrimientos que confirmarían la teoría, al llenar las lagunas existentes con formas intermedias que se adecuaban al modelo de divergencia y especialización. Los huecos detectados se probarían entonces como ilusiones provocadas por la falta de información.

Aunque esta polémica se ha mantenido caliente a lo largo del tiempo, los nuevos hallazgos han tendido a confirmar la conclusión de Darwin, llenando al menos algunas de las lagunas. En efecto, a finales del siglo XIX se produjo una gran expansión de los conocimientos paleontológicos y salió a la luz un conjunto de series fósiles relativamente continuas que confirmaban el cuadro evolucionista general. La gran duda que surgía entonces era si podrían explicarse las secuencias fósiles mediante el mecanismo darwiniano. También a la luz de las características del registro fósil, proliferaron ciertos paleontólogos antidarwinistas que afirmaban que la súbita aparición de formas totalmente nuevas sólo podía explicarse mediante la creación milagrosa.

En definitiva, el resultado de toda esta controversia fue un claro debilitamiento de la teoría darwiniana de la selección natural y el impulso a otras teorías, como aquellas basadas en las mutaciones o saltos súbitos en la evolución, que se conocen como “mutacionismo”, de las que hablaremos más adelante.

LA EDAD DE LA TIERRA. Otra de las objeciones utilizadas por Jenkin para atacar a la teoría darwiniana fue la edad de la Tierra como planeta. Basándose en las últimas publicaciones realizadas por los físicos, este autor afirmaba que nuestro planeta era mucho más joven que lo que requería no sólo el darwinismo sino también el uniformismo de Lyell¹¹.

En realidad, fue el prestigioso físico lord Kelvin¹² el primero que utilizó este tipo de observaciones en contra de la teoría de la selección natural. Para empezar, recordemos que Darwin creía que la selección natural era un proceso extremadamente lento, por lo que la evolución a través de este mecanismo exigiría un gran espacio de tiempo. Pero lord Kelvin, en un trabajo que vio la luz en 1869, había calculado que la edad de la Tierra no era mayor de unos 20 millones de años. Demasiado poco para la teoría evolutiva. El

en día se admite que sus hallazgos fueron muy significativos en la reconstrucción del mundo antiguo y de la historia de la vida.

¹¹ Charles Lyell (1797-1875), fue un afamado geólogo al que consideran importantes historiadores como la persona que más influyó en Darwin.

¹² Sir William Thomson, lord Kelvin (1824-1907), fue el codescubridor de la segunda ley de la termodinámica y su escala de temperatura Kelvin sigue siendo el modelo estándar en los laboratorios de Física. Pero aquel gran físico del siglo XIX es recordado por los evolucionistas como el paladín de la idea de una tierra joven. Noción que posteriormente se reveló errónea.

físico suponía, según el ritmo de enfriamiento global, que la temperatura inicial de la formación del planeta debió haber sido elevada y que éste tendría que estar enfriándose. La única explicación para que la Tierra mantuviese su temperatura actual es que fuera tan joven como para retener parte de la temperatura inicial. En términos concretos, como hemos apuntado, la edad del planeta se calculaba en torno a los 20 millones de años; algunos físicos le daban como máximo 40 millones, fundándose en su probable temperatura de formación y en la tasa de enfriamiento estimada. Tras estos cálculos estaba el prestigio de la ciencia matemática, lo que contribuyó a crear grandes dudas en geólogos y biólogos.

Al parecer, lord Kelvin sí asumía el proceso evolutivo, pero, al igual que Mivart, creía en alguna forma de evolución teísta en la que la mano divina habría acelerado el proceso. Por otra parte, entre aquellos científicos que se mostraban renuentes a postular el control sobrenatural, el mutacionismo y otras alternativas naturalistas al darwinismo obtuvieron bastante apoyo precisamente porque exigían un período de tiempo más corto¹³.

LOS PRINCIPIOS DE LA HERENCIA. Tradicionalmente, numerosos biólogos han considerado que el desconocimiento de los principios de la herencia fue la faceta más débil de todo el argumento darwiniano. Sin embargo, historiadores prestigiosos, como el británico Peter J. Bowler, afirman que los conocimientos erróneos del naturalista sobre herencia —hecho que, por otra parte, en su época no podía ser de otra manera— no son la causa principal por la que la teoría de la selección no fuese aceptada. Más bien consideran que se trata de un mito creado por los biólogos modernos cuyos puntos de vista han sido confirmados desde la retrospectiva. Es decir, dado que nosotros sabemos ahora que la teoría de Darwin sobre la herencia era errónea en tanto que no anticipaba la genética mendeliana, resulta muy fácil caer en la trampa de asumir que ésta debía ser el factor clave de la limitada aceptación de la teoría en su tiempo. A criterio de Bowler, la herencia sólo fue una de las muchas objeciones admitidas contra la selección natural, a la que, insistimos, en realidad muy pocos en su tiempo consideraron el mecanismo capaz de generar nuevas especies.

¹³ Únicamente en las primeras décadas del siglo XX se demostró que la radioactividad era una fuente de energía con la que Kelvin no había contado y que incrementaría notablemente la edad de nuestro planeta. Por definición, los isótopos radioactivos se desintegran convirtiéndose en otros, y en ese proceso se libera calor. La propia Tierra es un enorme horno isotópico, cuya temperatura se mantiene caliente, o se enfría lentamente, gracias a la desintegración de los isótopos.

En cualquier caso, conviene puntualizar que la época en que Darwin escribió el *Origen*, los estudios sobre la transmisión de los caracteres hereditarios de una generación a la siguiente estaban sumidos en una confusión considerable. Se admitía la herencia de los caracteres adquiridos y la herencia “mezclada”, y aunque ambas hipótesis han demostrado ser falsas, este hecho sólo fue reconocido por la comunidad científica a partir de 1900.

La herencia de los caracteres adquiridos había sido defendida con gran énfasis por Lamarck. Ya hemos señalado que fue el primero en considerar seriamente la evolución de los seres vivos. Este tipo de herencia, también llamada herencia “blanda”, sostenía que los caracteres que los organismos desarrollan durante su vida pueden transmitirse a la generación siguiente. El lamarckismo defendía la influencia directa del ambiente sobre los organismos, y la transformación orgánica era vista como una respuesta activa y creativa por parte de los seres vivos a las necesidades sentidas ante su entorno.

El darwinismo, al menos inicialmente, abandonó la herencia “blanda”, o sea, la herencia de los caracteres adquiridos, y en su lugar postuló la herencia “dura”, es decir, no afectada directamente por los factores ambientales. A diferencia del lamarckismo — que, insistimos, admite la influencia directa del ambiente sobre los organismos y por tanto considera que el mecanismo evolutivo es la herencia de los caracteres adquiridos—, el darwinismo es un proceso de dos pasos. El primero, la variación, que se produce al azar, o sea, sin una orientación preferente hacia direcciones adaptativas. El segundo, la selección, que opera sobre la variación no orientada y transforma la población confiriendo un mayor éxito reproductor a las variantes más ventajosas.

Sin embargo, Darwin cometió un importante error al utilizar la hipótesis de la herencia mezclada para intentar explicar cómo se transmiten los caracteres. Según dicha hipótesis los aportes de los dos progenitores se mezclan, como si fueran fluidos, en la generación siguiente. Evidentemente, esto debería producir una “dilución” progresiva de la variabilidad, una uniformización entre los individuos de una población. ¿Cómo explicar, entonces, que un rasgo favorable, al surgir por primera vez en una población, pudiese persistir si tendía a la dilución progresiva, como una gota de pintura blanca que cae en otra gota de pintura negra? Si en cada generación la expresión del nuevo rasgo —y por tanto su ventaja adaptativa— se redujera a la mitad, en el mejor de los casos, su establecimiento final por selección natural resultaría difícil.

En el crítico artículo de Jenkin, quedaban claramente plasmadas preguntas de este tipo. Aunque los darwinistas intentaron resolver el problema mediante explicaciones poco convincentes —como que una variación favorable podría continuar surgiendo de nuevo en una población dada, o que los individuos portadores de una variación se reconocerían entre sí y aparearían de manera preferente—, los intentos de justificar por qué un rasgo no se diluye con las sucesivas generaciones resultaban poco rigurosos y no convencían a la comunidad científica. Como consecuencia, en los temas referentes a la variación y la herencia, las críticas de Jenkin resultaron muy incisivas. En su punzante artículo exponía claramente que las variaciones nunca podrían generar nuevas especies. Cualquier rasgo surgido por primera vez en una población, por muy beneficioso que sea, no puede quedar fijado en ella si se va mezclando y diluyendo en cada generación.

Es oportuno señalar que Darwin hizo importantes esfuerzos con el fin de explicar los mecanismos de la herencia, pero dado el estado de conocimientos de su época, sus trabajos resultaron infructuosos¹⁴.

En definitiva, podemos concretar que para el darwinismo la auténtica fuerza creativa de la transformación orgánica residía en la variación, pero el origen de las variaciones hereditarias generó en sus defensores de la segunda mitad del XIX una gran perplejidad. De hecho, a pesar de la importancia de estas variaciones como materia prima de la evolución, muchos evolucionistas decimonónicos no llegaron nunca a conocer su verdadero origen ni su causa. Es por todos conocido que hubo que esperar al cambio de siglo para que el trabajo de Gregor Johan Mendel saliese a la luz y empezasen a comprenderse las leyes de la herencia y el posible origen de las variaciones hereditarias.

¹⁴ Sólo a título general, cabe mencionar aquí que, ante la necesidad de explicar las variaciones y su herencia, Darwin sugirió lo que definió como una "hipótesis provisional". Fue la llamada *teoría de la pangénesis*, publicada en 1868, según la cual cada parte del cuerpo del adulto aporta unas pequeñas partículas llamadas *gémulas* o *pangenes*. Estas gémulas circularían por el organismo hasta llegar a los órganos reproductores y así podrían transmitirse a la descendencia, que recibiría las partículas hereditarias producidas por todas las partes que constituyen a los progenitores. Como resultado, las características de la descendencia reflejaría la condición de los parentales en el momento de la concepción. Esta teoría admitía la herencia de los caracteres adquiridos, noción que todavía la mayoría de los naturalistas aceptaban como cierta. Los cambios que tuvieran lugar en alguna parte del cuerpo durante la vida de los parentales afectarían a las gémulas emitidas, y así serían transmitidos a la siguiente generación. En realidad, la pangénesis fue una teoría de la herencia que tuvo una vida corta y pronto se quedó obsoleta.

Retomando el hilo de nuestro relato, creemos interesante puntualizar aquí que la publicación del artículo de Jenkin (o del libro de Mivart, entre otros) tuvo, como han expresado algunos autores, “el efecto de un torpedo en la línea de flotación de la nave darwinista”, ya que sumergió a la teoría evolutiva en una larga y a veces muy acalorada polémica. Pero analizar esta compleja historia con cierto detalle exigiría mucho más espacio del que se dispone en este libro y, además, estaría claramente por encima de mis posibilidades; por estas razones nos limitaremos a examinar, a continuación, el eco de la obra de Darwin en sus facetas más notables. En primer lugar, subrayaremos la trascendencia de la llamada por muchos historiadores “revolución darwiniana”; y, seguidamente, expondremos de manera sucinta el estado de la cuestión evolutiva después de Darwin.

LA “REVOLUCIÓN DARWINIANA”: EL PEAJE DE UN GRAN PARADIGMA

Hemos apuntado que los mecanismos anteriores al pensamiento darwiniano empleados para intentar explicar ciertos cambios en la naturaleza, estaban basados en argumentos teleológicos e invocaban alguna tendencia trascendental a alcanzar un fin preestablecido. Dependían de un modo o de otro de alguna propiedad metafísica (aspiraciones vitalistas, impulso hacia la perfección, etc.). Por el contrario, la concepción darwiniana materialista, al basarse exclusivamente en fenómenos empíricamente demostrados, proporcionó la primera explicación realmente científica de la evolución; el proceso podía entenderse sin recurrir a ninguna fuerza sobrenatural. Así pues, con la obra darwiniana apareció una explicación causal del cambio orgánico, una manera física y material de explicar ese cambio. Tal concepto explicativo, ajeno a cualquier intencionalidad, tuvo una enorme trascendencia: sentó las bases científicas de la moderna Biología. En efecto, a partir de la explicación causal del cambio evolutivo la Biología se configuró definitivamente como ciencia.

La trascendencia y profundidad del cambio provocado en el pensamiento biológico por la teoría darwiniana ha llevado a que numerosos autores opinen que el trabajo de Darwin completó la revolución copernicana, al incorporar en el dominio de la ciencia los únicos fenómenos naturales que en el siglo XIX quedaban fuera de ella: la existencia y organización de los seres vivos. Sin embargo, algunos pensadores no están de acuerdo con esta concepción. Por ejemplo, Bowler ha señalado que la imagen de una revolución darwiniana tiene un cierto cariz de mito creado por los darwinistas modernos, puesto que en el contexto de su tiempo no fue tal. Basa su postura en que algunas publicaciones

aparecidas en la primera mitad del siglo XIX muestran que en la década de 1840 se hacían esfuerzos soterrados para plantear cierta forma de evolucionismo. De hecho, las teorías de Lamarck no eran completamente ignoradas por esos años, como tradicionalmente se ha creído¹⁵. Había ya un movimiento radical consciente de la vacuidad del creacionismo, tanto fuera como dentro de la ciencia, dispuesto a explotar las ideas materialistas. En palabras de Bowler: “Los pensadores más radicales estaban impacientes por desafiar el monopolio eclesiástico”. En realidad, cuando se publicó el *Origen* existía en muchos sectores de la sociedad una tendencia a abandonar el simple creacionismo, ya se había hecho corriente pensar en términos de crecimiento y cambio.

A raíz de lo expuesto, algunos estudiosos sostienen que no hubo tal revolución, ya que la teoría darwiniana se insertó en una cultura que era plenamente consciente de lo que implica la transformación orgánica. Siguiendo las tesis de Bowler, las cosas se encontraban en un delicado estado en el momento en que Darwin introdujo su teoría. Los pensadores más radicales estaban impacientes por desafiar el monopolio eclesiástico sobre la explicación de la diversidad biológica. La salida, sin embargo, se veía bloqueada por que el descrédito del lamarckismo parecía señalar que no existía un mecanismo serio de evolución sobre el cual construir una nueva teoría científica.

En cualquier caso, se tratara de un cambio con cariz revolucionario o de uno que venía incubándose de manera soterrada, el hecho es que a partir del *Origen* nada en Historia Natural permaneció ajeno al darwinismo. La magnitud de la obra darwiniana llevó a que la visión del mundo occidental después de 1859 fuese necesariamente muy diferente de la visión del mundo que se tenía antes de esa fecha. No cabe duda de que su impacto fue enorme y sus repercusiones múltiples.

Entre las consecuencias de mayor alcance de la teoría de Darwin, quizás la más importante fue el cambio que provocó en la concepción de la posición humana en la naturaleza. En otro sitio hemos anotado que la publicación en 1871 de *El origen del hombre*, situaba correctamente a nuestra especie en el árbol filogenético del reino animal. El ser humano dejaba de ser una criatura separada del resto de los seres vivos, marcándose así el principio del fin del antropocentrismo tradicional de la Biblia y de los

¹⁵ Es de interés recordar que también Lamarck dejó de lado al Creador para interpretar la evolución orgánica, y su obra ha sido incluida dentro del pensamiento materialista. Al establecer que los primeros seres vivos se habían originado por generación espontánea (transición natural de la materia no viva a la materia viviente), la teoría lamarckiana deja de considerar a la vida como un regalo del Creador divino. Y, además, también defiende el cambio orgánico, aunque sostenga al mismo tiempo que las formas vivas avanzan por una escala jerárquica de complejidad creciente.

filósofos. Al incluir los humanos en el modelo arborescente del darwinismo, se eliminaba el progresismo convencional donde la naturaleza es una escala ascendente de estadios de desarrollo hacia la humanidad moderna. Con la teoría darwiniana desaparece toda tendencia intrínseca que fuerce a las especies a evolucionar en una dirección cuya meta es el ser humano. La evolución es básicamente un proceso abierto sin final único, dirigida únicamente por las exigencias o presiones del ambiente local sobre la población. Con un modelo evolutivo como éste es imposible destacar una especie moderna como la humana y sostener que representa la meta hacia la que se ha dirigido el proceso entero¹⁶.

En otro orden de cosas, algunos autores, como por ejemplo el profesor francés Pierre Thuillier, opinan que en ciertos aspectos se ha dotado a Darwin de una originalidad que realmente no tuvo. En consecuencia sostienen que su obra más bien debe ser considerada como el punto de convergencia de una gran empresa colectiva. Esta afirmación no pretende restar importancia al insigne trabajo del naturalista británico, han señalado quienes así piensan, sino que sólo trata de poner de manifiesto parte de la trama que permite ir construyendo el conocimiento científico.

Darwin tenía, en realidad, una importante deuda de con muchos de sus predecesores. En efecto, de hecho era tributario de todo el conjunto general de las ciencias de su época, en particular la Geología, la Anatomía Comparada y la Embriología, sin olvidar a los criadores de animales y plantas. Más de una vez tomó y adoptó para sus propias necesidades conceptos que habían madurado en otros sectores. Se ha citado como ejemplo el papel desempeñado por las ideas demográficas de Thomas Malthus (1766-1834) en la concepción de la especie como una población de individuos variables¹⁷.

Esencialmente, la teoría darwiniana contiene tres grandes ideas, ninguna de las cuales es del todo original del autor. Una de ellas, como hemos visto, es la del origen común: hay un árbol de la vida. Pero esta noción ya había sido esbozada por Buffon a mediados del XVIII. La otra fue la idea de la descendencia con modificación: las especies se transforman unas en otras. Concepto también defendido con anterioridad por el propio

¹⁶En este punto quiero señalar que sería oportuno hacer aquí una referencia más extensa a Darwin y la selección sexual, ampliamente tratada en el libro *El origen del hombre*. Sin embargo, dadas las características de este trabajo, nos detendremos en dicho tema más adelante, en el capítulo III, por la estrecha relación que guarda con nuestro objetivo primordial: el papel de la mujer en la evolución humana.

¹⁷ No olvidemos que fue este pensador el primero sugerir, en sus estudios sobre las poblaciones trabajadoras británicas, que la alta fecundidad y la falta de alimento conducían a que sólo pudiesen supervivir unos pocos: los mejor dotados.

abuelo de Darwin, Erasmus Darwin (1731-1802), y por Lamarck¹⁸. Fue la combinación de ambas y su aplicación, apoyada en abundantes ejemplos y reflexiones, lo que resultó sumamente original. Por otra parte, la teoría de la selección natural es un ejemplo clásico de lo que se llama un descubrimiento simultáneo. Es un hecho histórico conocido que Alfred Wallace (1813-1887) había llegado de forma independiente en 1858 a las mismas conclusiones que Darwin y, en opinión de algunos, incluso podría haberlo despojado de la prioridad oficial de la teoría.

Asimismo, es evidente que Darwin no sólo almacenó y utilizó “hechos”, sino que también los interpretó, y para ello echó mano de los esquemas generales que formaban parte de su medio cultural¹⁹.

Otro dato de interés a tener presente al considerar la obra darwiniana es que el pensamiento de su autor en realidad no marchó en línea recta. Por el contrario, fue más bien consecuencia de un entramado conjunto de ingeniosas y originales observaciones y conclusiones que supo organizar lógicamente para convertirlas en una teoría eficaz. El paso al materialismo no ocurrió mediante un salto radical, sino que fue surgiendo lentamente al tiempo que experimentaba un proceso de desarrollo continuo. No obstante, al comparar las ideas de Darwin y las de otros naturalistas de su época, enseguida destaca que el primero utilizó sus recursos científicos y culturales de un modo altamente creativo para generar una teoría que iba mucho más allá de lo que sus contemporáneos podían sospechar.

En efecto, la síntesis final que constituye el *Origen* hace gala, de forma incontestable, de gran originalidad. Pero sería simplista considerar la obra como el producto de un “genio” que logró construir a partir de numerosas piezas un sistema radicalmente nuevo. Lo que distingue a la teoría darwiniana no es tanto el descubrimiento de ideas nuevas, sino la extraordinaria articulación que presentan entre sí nociones

¹⁸ Además, diez años antes de la publicación del *Origen*, en 1849, R. Owen había afirmado que “el plan divino de la creación podría desenvolverse a través de causas no milagrosas”.

¹⁹ Es interesante citar que el *Origen* no fue el primer intento de dar a conocer un esquema de desarrollo orgánico continuo. Quince años antes la obra del publicista y editor de Edimburgo Robert Chambers *Vestiges of the Natural History of Creation* (1844), publicada anónimamente, postulaba la existencia de una ley del desarrollo que impulsaba gradualmente a la vida en la escala ascendente de complejidad orgánica, hasta llegar al ser humano. Este libro fue rotundamente condenado por la comunidad científica debido a su falta de rigor técnico e, indirectamente, a sus implicaciones religiosas. Sin embargo, lo cierto es que despertó un vivo interés en la opinión pública y contribuyó al establecimiento del programa para toda futura discusión del evolucionismo ante la posibilidad de buscar alternativas a la creación milagrosa directa de las especies. Pero, de todas formas, *Vestiges* no ha sido considerado un precursor del *Origen*, sino más bien un intento de introducir en la sociedad de Londres problemas que en esos años ya se estaban discutiendo en la cercana ciudad de Edimburgo.

procedentes de distintos campos de la ciencia, las consecuencias que de ellas se deducen y su confirmación mediante una cantidad increíble de “hechos” bien escogidos. Hoy puede afirmarse que el *Origen* introdujo inteligibilidad en un terreno que había permanecido hasta entonces en una gran cerrazón.

Por añadidura, y esto es muy importante, gracias al arsenal teórico que propuso se hicieron factibles investigaciones nuevas y más precisas. En línea con lo que señalan los expertos, una buena teoría es aquella que suscita buenas preguntas y buenas observaciones, la que permite establecer una especie de “diálogo” con los fenómenos. La teoría de Darwin fue una buena teoría y, desde el punto de vista histórico, es preciso señalar que los “errores” y las “lagunas” eran inevitables. Ya hemos visto cómo, concretamente en materia de herencia, sus conocimientos eran muy limitados. En 1859 hubiera sido asombroso lo contrario. Como subrayan algunos autores, mejor que ver en ello una “deplorable debilidad” acaso sería más equitativo apreciar una sorprendente capacidad para construir una teoría tan eficaz.

En definitiva, puede atribuirse a Darwin que, como resultado de su trabajo, un grupo importante de naturalistas comenzó a explorar la transformación de las especies dentro de un marco definido por las nuevas teorías. El evolucionismo abrió una serie de campos de comprensión biológica estableciendo así su sólida posición inicial. Además, la mayor parte de los primeros darwinianos asumieron posturas flexibles y carentes de dogmatismo, lo que permitió que sus opiniones pudieran dirigir el pensamiento evolutivo sin plantear límites demasiado estrechos. En opinión de Bowler, y también de otros historiadores, sería precisamente esta disposición la que daría lugar a que una forma más o menos vaga de darwinismo alcanzara un amplio apoyo.

Hay que anotar también que algunos historiadores alegan que Darwin estaba en cierto sentido por “delante de su tiempo”, ya que sus más radicales propuestas sólo fueron tomadas en serio después de que la Biología sufriese la revolución de la genética mendeliana. Sin embargo, la síntesis entre la genética mendeliana y el darwinismo tardó años en producirse, y durante el intervalo este último sufrió importantes crisis, como resumiremos a continuación.

EL ESTADO DE LA CUESTIÓN DESPUÉS DE DARWIN: ALGUNAS TEORÍAS ALTERNATIVAS

La teoría darwiniana ha afrontado y superado una importante oposición, a diferencia de lo tradicionalmente supuesto. En efecto, a lo largo de los últimos cincuenta años se ha pretendido transmitir una idea casi dogmática del darwinismo,

representándolo como un modelo que la comunidad científica aceptó desde su publicación, sin permitir nunca que fuese desafiado. Sin embargo, esto no ha sido así. La teoría de Darwin ha afrontado y superado una oposición nada despreciable.

Según ha denunciado Bowler, con demasiada frecuencia los historiadores de la ciencia, al considerar el pensamiento biológico posterior a Darwin, se han concentrado principalmente en aquellas facetas que acabarían fructificando. Así, han asumido una posición un tanto cómoda al prestar menos atención a teorías que, como el lamarckismo o la ortogénesis, han tenido escasa importancia en el pensamiento moderno sobre la evolución. Para el prestigioso historiador, la bibliografía especializada es un tanto sesgada, pues no debe olvidarse que en las décadas que rodearon al paso del siglo XIX al XX, las teorías antidarwinistas sí fueron consideradas seriamente, incluso aunque ahora, visto en retrospectiva, parezca que no fue así. Es necesario, por tanto, evitar el efecto distorsionador de los valores modernos.

A este respecto, hay que señalar que a finales del XIX el darwinismo se hallaba sumido en una importante crisis. Tan es así que en la década de 1940, el biólogo J. Huxley acuñó la expresión “eclipse del darwinismo” para referirse al estado de la teoría de Darwin en esos años. El empleo del término eclipse fue muy afortunado ya que indica una disminución temporal de un brillo anterior.

El conflicto real que se planteaba, y que confirió gran complejidad a la situación de la teoría evolutiva en el cambio de siglo, se debía a que esta teoría había alcanzado un gran éxito poco después de su publicación, pero tuvo, unas década más tarde, una notable caída. La teoría de Darwin sufrió una situación de popularidad oscilante, y esto ha resultado, en opinión de los expertos, muy difícil de encajar en un esquema general de desarrollo científico. ¿Por qué la teoría darwiniana original alcanzó adeptos, pese a que existía una serie de problemas sin resolver? ¿Por qué aumentó el número de quienes se oponían al darwinismo una vez transcurridas las dos primeras décadas?

Al intentar responder a estos interrogantes, los historiadores coinciden al señalar la paradoja de que el darwinismo era lo suficientemente fuerte para conseguir que la mayor parte de los científicos aceptaran la evolución como un hecho, pero poseía una serie de debilidades intrínsecas que no podían ser resueltas mediante los métodos existentes en Historia Natural. También debe tenerse en cuenta que, como fue Darwin quien convirtió al mundo científico al evolucionismo, su teoría tomó la iniciativa. Sus oponentes, en consecuencia, tardaron un tiempo en convertir sus alternativas en

teorías bien argumentadas. Además, estas teorías cobraron fuerza cuando se hizo manifiesto que el darwinismo no podía superar algunas objeciones fundamentales.

La virulencia de la polémica sobre el *Origen* de Darwin se debió en buena medida al enfrentamiento entre las implicaciones materialistas de la selección natural y la teología natural tradicional. El triunfo más importante del darwinismo consistió en que no tardó en establecer una ruptura total entre la ciencia y la religión. De esta manera, el rechazo a la tradicional teoría del diseño divino y el triunfo de la alternativa de carácter naturalista o materialista, dejaron, al menos en un principio, el camino expedito para que el darwinismo alcanzara gran difusión.

Los científicos más jóvenes aceptaron el darwinismo porque servía como punto de partida para la investigación de las causas naturales del cambio orgánico. Al eliminar la planificación divina, el darwinismo abrió la puerta a todo un mundo nuevo de Biología científica, que hasta entonces había sido calificado de “sobrenatural”. La de la selección natural como mecanismo que explica la evolución, reveló que no existía nada en la naturaleza que no pudiera ser sometido, en principio, a la investigación. Desde entonces, ya no fue posible desalentar a nadie que intentara avanzar por primera vez por la senda de la Biología, con la afirmación de que determinados temas quedaban fuera del alcance de los científicos y todo el mundo intentó buscar explicaciones naturales. La selección natural era, de hecho, la nueva posibilidad que había abierto la puerta al naturalismo. No debe extrañar, como señala Bowler, que los científicos se interesaran primero por analizar los aspectos positivos de la teoría. Más tarde empezarían las preocupaciones por las dificultades de la misma.

Al calor de las disputas surgidas en torno al darwinismo se propusieron otras teorías alternativas, algunas de las cuales mencionaremos a continuación.

TEORÍAS QUE COMPITIERON CON EL DARWINISMO ORIGINAL

La teoría de Darwin despertó importantes críticas no sólo desde el punto de vista científico (edad de la Tierra, lectura del registro fósil, o los problemas de la herencia), sino también tuvo implicaciones religiosas y filosóficas que llevaron a muchos a encontrarla inaceptable.

Para numerosos pensadores de la segunda mitad del XIX, el mecanismo evolutivo de la selección natural reducía la evolución a un proceso de prueba y error en el cual no había ya lugar para la tradicional creencia de que la naturaleza es un sistema planificado por un Creador sabio y benevolente. No pocos pensaron que todos los

seres vivos —incluidos los seres humanos— quedaban reducidos a simples marionetas, meros sistemas pasivos a expensas del proceso ciego de variación al azar y de presión ambiental. La selección natural fue entonces duramente criticada por no ser una fuerza creativa. Era un hecho que la variación ocurre en muchas direcciones diferentes, pero era igualmente cierto que la mayor parte de esas variaciones carecen de valor para la especie. La selección, entonces, se limitaría simplemente a eliminar aquellos productos de la variación que no estaban a la altura de las circunstancias. Así, paradójicamente, la auténtica fuerza creativa residía en la variación, pero la teoría darwiniana no podía explicar este proceso.

Fue precisamente la perplejidad generada por la aceptación general del hecho evolutivo y la incertidumbre sobre su mecanismo lo que llevó a que muchos científicos y no científicos compartiesen el rechazo general a esta teoría, y se situasen en una posición intermedia entre considerar la evolución biológica un proceso totalmente natural o un proceso resultante de la intervención divina. Esta confusión propició que, al menos durante cierto tiempo, algunos intentaran mantener el concepto de diseño sobrenatural mediante un sistema de *evolucionismo teísta*.

EVOLUCIÓN TEÍSTA. En los primeros años del debate darwinista, algunos científicos con fuertes convicciones religiosas afirmaron que la variación no se podía producirse al azar, sino que era dirigida hacia un objetivo determinado por la voluntad del Creador. Así, durante el primer decenio que siguió al *Origen*, la alternativa más frecuentemente mencionada ante el darwinismo era la evolución teísta o dirigida como una forma de compromiso entre las nuevas ideas y la teología natural tradicional. La idea de un progreso evolucionista preestablecido por la mano divina era considerada por quienes tenían preocupaciones religiosas como el camino más adecuado para frenar el proceso hacia el materialismo total. Las variaciones, insistían, no eran fruto exclusivo del azar sino resultado de un proceso dirigido por el mismo Dios, que mantenía las leyes de la naturaleza. Pero, evidentemente, el intentar conservar el concepto de diseño divino llevaba a que el aspecto central del proceso evolutivo quedara todavía fuera de la investigación científica²⁰.

Sin embargo, las posiciones defensoras de la participación de fuerzas sobrenaturales en el proceso de la transformación orgánica tuvieron una duración

²⁰ La teoría de la evolución teísta fue respaldada por la filosofía idealista alemana (*Naturphilosophie*). Esta filosofía revitalizó una interpretación platónica de la naturaleza, considerando que cada especie era un elemento del modelo global impuesto por el espíritu al mundo material.

corta. Pronto fueron calificadas de acientíficas: si los fenómenos sólo podían explicarse como resultado de un diseño inmaterial, no eran susceptibles de ser investigados por la ciencia. La vinculación entre ciencia y religión se fue debilitando notablemente e incluso los científicos religiosos aceptaron que debían construir sus hipótesis sin referencia al argumento del diseño divino. Las nuevas generaciones tomaron conciencia de que un componente sobrenatural situaba a la causa de la evolución fuera del deseado marco de la ciencia.

A resultas de esto, hacia finales del siglo la evolución teísta (o planificada) ya no era considerada seriamente por la comunidad científica. El darwinismo había logrado un importante éxito: consiguió que se aceptase con carácter universal uno de sus principios fundamentales, la evolución debe explicarse en términos exclusivamente naturales sin que quede terreno para lo sobrenatural. En ese sentido, había triunfado la filosofía materialista inherente al enfoque darwiniano de la naturaleza.

EL NEOLAMARCKISMO. A finales del siglo XIX, la mayoría de los científicos había asumido, como acabamos de exponer, que debían construir sus hipótesis evolutivas sin utilizar ningún argumento sobrenatural. Sin embargo, aunque admitían de manera prácticamente unánime que la evolución era un hecho, la selección natural, como mecanismo que explicaba este hecho, no convencía.

En otras palabras, en las postrimerías del siglo, la idea de la evolución planificada estaba ya desacreditada, al menos en el seno de la comunidad científica. También desde fuera de esta comunidad se manifestaba una gran renuencia a revitalizar el concepto tradicional del diseño divino. Pero entonces se produjo una serie de intentos encaminados a rechazar la teoría de la selección, ya que el supuesto carácter egoísta de la “supervivencia del más apto” todavía perturbaba a mucha gente.

De esta manera, quienes todavía mantenían con fuerza las objeciones morales o filosóficas al darwinismo, se sintieron fuertemente impulsados a analizar alternativas que pudieran resultar menos opuestas a sus creencias. Fue entonces cuando muchos volvieron la vista hacia Lamarck y su vieja teoría recobró fuerzas. Recordemos que en su libro *Filosofía Zoológica*, publicado en 1809, este autor fue el primero en proponer una evolución lenta y gradual. Sostenía la existencia de dos causas que producían la transformación de las especies: una tendencia progresiva inherente, que obligaba a los organismos a elevarse gradualmente en la Cadena del Ser, y la herencia de los

caracteres adquiridos, como mecanismo de adaptación a un medio ambiente en permanente cambio. O sea, Lamarck creía que las especies evolucionan mediante la herencia de los caracteres adquiridos, que son aquellos que los individuos desarrollan en respuesta a los desafíos del ambiente, y esta herencia les permite ir ascendiendo a niveles de perfección cada vez mayores.

En opinión de historiadores como Bowler, la gran ventaja de la teoría de Lamarck consistía en que, aunque aparentemente naturalista, podía ser considerada como moralmente más aceptable. El lamarckismo no exigía la lucha, ya que todos los individuos se adaptaban a las nuevas condiciones y transmitían los caracteres adquiridos a la descendencia. Los seres vivos no quedaban reducidos a la condición de meras marionetas mecánicas, sino que podían ser vistos como entidades activas y con sentido, que elegían su respuesta al medio ambiente dirigiendo, de ese modo, su propia evolución.

Desde el punto de vista científico, el lamarckismo, con su sutil teleología —o sea, evolución dirigida hacia un fin—, constituía la mejor alternativa al darwinismo. Su visión finalista de la evolución ha llevado a que en cierto sentido se lo haya considerado el heredero del evolucionismo teísta. No cabe duda de que representaba un intento deliberado de adaptar el viejo argumento del designio divino a un enfoque más científico. Así, alrededor de 1885 se acuñó el término *neolamarckismo*, básicamente como alternativa al darwinismo, y su popularidad parece haber alcanzado su cenit en la década de 1890. No obstante, el grado de aceptación de la teoría fue muy variable.

Aunque hoy muchos autores sostienen que el lamarckismo nunca llegó a ser considerado seriamente, hay quienes incluso en las últimas décadas del siglo XX han mantenido vivo el espíritu de Lamarck repitiendo argumentos morales, a pesar de la oposición casi absoluta de la comunidad científica. Según reconocidos historiadores, el lamarckismo atrae, tanto ahora como entonces, porque nos permite creer que la vitalidad y la creatividad son las auténticas fuerzas motoras de la naturaleza. Por esta razón, sostienen, la teoría nunca podrá ser destruida mediante argumentos puramente científicos.

LA ORTOGÉNESIS²¹. Es interesante poner de relieve que el término ortogénesis llegó a ser el más habitual para designar la evolución dirigida en una sola dirección, gracias a la acción de fuerzas originadas en el interior de los propios organismos. No obstante,

²¹ Del griego: "evolución lineal"; ortos = recto, génesis = generación.

también ha que tener presente que, según este modelo de evolución lineal, las tendencias involuntarias se desarrollan en los seres vivos sin tener en cuenta las exigencias del medio ambiente, y en muchos casos pueden conducir a la extinción. Así pues, el fuerte vínculo existente entre lamarckismo y ortogénesis resulta evidente, a pesar de que, como puede detectarse fácilmente, esta última teoría está basada en un concepto extraordinariamente pesimista: el proceso evolucionista, conducido por fuerzas internas, normalmente lleva a la especie hacia su desaparición.

En la actualidad el lamarckismo es probablemente la alternativa al darwinismo mejor conocida, pero, sin embargo, entre las teorías de finales del siglo XIX no era el modelo que se oponía de forma más radical a la filosofía darwinista de la evolución. La teoría de la ortogénesis, aunque era menos conocida fuera del mundo de la ciencia, resultaba mucho más hostil. A pesar de que tanto el lamarckismo como la ortogénesis negaban que la variación se produjera al azar, la ortogénesis, además, rechazaba el supuesto utilitarista de que la adaptación era la fuerza motora de la evolución. Para la ortogénesis el proceso evolutivo ocurre independientemente de las exigencias del medio ambiente, y la evolución es lineal, no adaptativa.

Fundamentalmente, el lamarckismo postula la existencia de influencias externas y también internas, mientras la ortogénesis mantiene que son sólo las leyes del crecimiento internas las que crean tendencias evolutivas, y éstas no reflejan las influencias ambientales. No obstante, es muy difícil establecer la frontera entre el control interno y externo, y por eso resulta arduo fijar una distinción entre lamarckismo y la ortogénesis. Lo que sí resulta claro es que mientras el primero se basaba en el concepto de la respuesta creativa del individuo al cambio ambiental, y ofrecía una visión de la evolución más optimista y finalista, la ortogénesis, al eliminar la respuesta al medio ambiente, era mucho más pesimista. El proceso evolutivo ortogenético era lineal y normalmente conducía a la extinción.

Los analistas de la historia del pensamiento evolutivo sostienen que estas alternativas tuvieron éxito durante un tiempo, principalmente porque apelaban a una filosofía de la vida más tradicional, que muchos naturalistas todavía no habían superado. Pero igualmente subrayan que mucha parte del éxito era debida a que, en palabras de Bowler, “el darwinismo aparecía moribundo e incapaz de promover nuevas investigaciones biológicas”.

LA TEORÍA DE LA MUTACIÓN. Este modelo evolutivo tiene una considerable importancia porque, como se verá, fue el más influyente durante las primeras décadas del siglo XX.

Se apoya en un concepto de la evolución, que ya era admitido por muchos de los contemporáneos de Darwin, basado en la producción repentina de nueva especies por medio de saltos, o sea, consiste en un modelo de evolución discontinua. Esta teoría, también llamada saltacionismo, consideraba que en el origen de nuevas especies mediante saltos evolutivos no intervenía la selección natural. Se vio reforzada en el cambio de siglo gracias al redescubrimiento de la trascendental obra de Mendel.

EL NACIMIENTO DE LA GENÉTICA MODERNA

HERENCIA Y VARIACIÓN A COMIENZOS DEL SIGLO: EL PRINCIPIO DE UNA FRUCTÍFERA VISIÓN

En 1900 tanto el darwinismo como sus alternativas iban a sufrir el desafío de un nuevo enfoque, que llegaría de la mano de los estudios sobre la variación y la herencia. Al respecto no hay que olvidar que estos temas estaban considerados entre los primordiales de la época, pues la importancia de la variación en el proceso evolutivo era ya indiscutible. Los organismos son diferentes entre sí y de sus antecesores gracias a la existencia de variantes hereditarias, sobre las que puede actuar la selección natural. Así pues, a finales del XIX la necesidad de una teoría convincente para explicar el origen de las variaciones observadas en los seres vivos, al igual que el mecanismo de su herencia, era cuestión prioritaria.

Los jóvenes biólogos de la época empezaron entonces a tomar conciencia de que las técnicas de morfología descriptiva y de estudios de campo parecían haber alcanzado un límite, y cada vez estaban más convencidos de que los problemas de la herencia sólo podrían resolverse mediante el método experimental. En lugar de construir hipótesis inverificables sobre el curso de la evolución, comenzaban a examinar con todo detalle los hechos de la herencia y la variación, en búsqueda de generalizaciones que posteriormente permitieran construir una nueva y más científica teoría de la evolución. Fue precisamente este movimiento el que condujo a los biólogos a reconocer la importancia de los trabajos del hasta entonces oscuro monje moldavo Johan Gregor Mendel, publicados por primera vez en 1865, y que habían permanecido incomprendidos y olvidados en los estantes de las bibliotecas más importantes del mundo. Sólo cuando en 1900 fueron redescubiertos los famosos experimentos de aquel naturalista, pudieron sentarse las bases para la comprensión de los mecanismos de la herencia.

LA OBRA DE MENDEL EN BREVE

En los años sesenta del siglo XIX, la selección y mejora de plantas constituía un relevante tema de investigación en varias regiones de Europa, destacando lo que hoy es la República Checa, donde nació Mendel. En este ambiente el monje dedicó 15 años de su vida, entre 1853 y 1868, a una intensa actividad científica, realizando un extraordinario estudio experimental sobre hibridación de plantas.

Mendel estaba convencido de que ninguna de las experiencias publicadas hasta el momento permitía formular una ley general aplicable a la formación y desarrollo de los híbridos. Haciendo gala tanto de un gran conocimiento científico como de una meticulosidad y paciencia extraordinarias, realizó una serie de prolongados experimentos con guisantes (*Pisum sativum*), cuyo objetivo fundamental era tratar de descifrar las normas que rigen la transmisión de los caracteres hereditarios.

En marzo de 1865 el singular monje dio a conocer a un reducido auditorio, en el que se encontraban algunos famosos eruditos, los resultados de ocho años de experimentos de cruzamiento; pero, aunque generó cierta discusión entre los oyentes, en realidad nadie comprendió lo que Mendel estaba defendiendo. Al año siguiente, en 1866, fue publicado el texto de su conferencia bajo el título *Experimentos sobre hibridación de plantas*, en la revista *Actas de la Sociedad de Naturalistas de Brno*, pero la respuesta siguió siendo de incompreensión. Asimismo, Mendel envió copias de sus trabajos a científicos notables de su tiempo y a las bibliotecas más importantes de Europa, pero nadie les prestó la debida atención. Resulta, pues, patente que el trabajo de Mendel no fue comprendido por sus contemporáneos.

Sin embargo, en la actualidad la investigación contenida en *Experimentos sobre hibridación de plantas* es considerada como la piedra angular de la Genética. Aunque hay que subrayar que ni el problema científico que aborda ni la técnica a emplear eran invención de Mendel, sí posee un mérito indiscutible: su metodología. Como ha dicho el profesor Francisco Ayala: “el trabajo clásico de Mendel constituye un ejemplo eminente del uso del método científico en Biología”. En efecto, son muchos los expertos —por no decir todos— que consideran la investigación mendeliana una aplicación perfecta del método hipotético-deductivo de investigación, ya que “Mendel formuló hipótesis, examinó su coherencia con los resultados previos; sometió la hipótesis a rigurosas pruebas empíricas y, asimismo, sugirió pruebas adicionales a realizar”.

De los resultados obtenidos por el monje, se deducen los principales elementos que contiene la teoría mendeliana. En primer lugar, para cualquier carácter de una planta, sea híbrido o no, existe un par de “factores” hereditarios, que se heredan uno de cada

progenitor. Además, los dos factores de cada par se segregan durante la formación de las células germinales o gametos, por lo que cada uno sólo recibe un factor. Y, finalmente, del análisis de las combinaciones dedujo que los distintos factores responsables de diferentes caracteres segregan y se combinan independientemente y al azar durante la formación de los gametos.

Con el fin de evitar alejarnos demasiado del objeto de este libro, no nos extenderemos más en la excepcional obra de Johan Gregor Mendel. Pero sí nos interesa subrayar que *Experimentos de hibridación de plantas*, distinguido como uno de los trabajos clásicos de la Biología, en opinión de numerosos expertos debe su enorme importancia a la combinación de diversos hechos.

Entre las circunstancias que permitieron los notables resultados de Mendel, cabe destacar la intuición con la que siguió la transmisión separada de los caracteres (como ha escrito el profesor Lacadena: “casi sabía de antemano lo que le tenía que salir, porque estaba seguro de ello a partir de una hipótesis —volvemos al método hipotético-deductivo—”). Asimismo, supo elegir para sus estudios caracteres cualitativos fácilmente discernibles en sus alternativas. Tuvo, además, la brillantez de iniciar sus investigaciones fijándose cada vez en un solo carácter (Mendel seguía así el principio de Descartes de dividir el problema global en problemas más sencillos). Por último, dio a sus experimentos una prolongada extensión y supo llevar a cabo una aplicación matemática en la interpretación de los resultados, utilizando relaciones estadísticas en varias generaciones sucesivas.

LOS RESULTADOS DE MENDEL Y LA TEORÍA DE LA EVOLUCIÓN: UNIDOS POR EL PROGRESO ANALÍTICO

Básicamente, el trabajo del monje checo tenía un importante trasfondo evolutivo, ya que con sus experimentos también pretendía arrojar luz sobre la polémica existente entre las ideas evolucionistas y las ideas fijistas. Consideraba que la hibridación de plantas podría ser una buena vía para alcanzar finalmente la solución a las controversias sobre el posible surgimiento de nuevas especies a partir de especies preexistentes. Hoy se admite que Mendel era perfectamente consciente de la estrecha correlación que se daba entre la herencia y la evolución.

El gran acierto de Mendel fue postular este modelo de *herencia particulada* —es decir, la existencia de unidades hereditarias— frente al modelo de *herencia mezclada*, hasta entonces en boga. Con la tesis mendeliana quedaba claro que los caracteres

hereditarios funcionan como unidades discretas, al igual que, por ejemplo, los naipes de una baraja, que se combinan sin perder su individualidad. Mientras que en la hipótesis vigente, los caracteres hereditarios se consideraban como si fuesen “gotas de pintura” de distintos colores: todo lo que se transmite de padres a hijos se mezcla íntimamente para producir unos caracteres intermedios.

La teoría de Mendel no sólo sentaba las bases de la Genética moderna, sino que también enriquecía fundamentalmente a la Biología Evolutiva: permitía entender que los caracteres favorecidos por la selección natural pueden transmitirse intactos de generación en generación. En otras palabras, los factores hereditarios permanecen intactos y sujetos a selección. Sin embargo, habrían de pasar todavía muchos años para que los biólogos pudieran unir el darwinismo y el mendelismo en una única teoría.

UN TRABAJO FUERA DE SU TIEMPO: UNA HISTORIA REPETIDA EN EL DESARROLLO DE LA CIENCIA

La obra de Mendel, a pesar de la enorme repercusión que tuvo después, sabemos que no fue comprendida en los años en que vio la luz, incluso a pesar de los esfuerzos de su autor por difundirla ampliamente. En efecto, el creativo monje había seguido los cauces establecidos en ese momento para la difusión de los trabajos científicos: su defensa en el seno de una sociedad científica, en su caso la Sociedad de Naturalistas de Brno, y la publicación en una revista científica, que editaba la misma Sociedad.

La incompreensión y el olvido durante casi cuarenta años de un trabajo que luego fue considerado como una “obra maestra de experimentación y lógica” y que contenía el embrión a partir del cual se desarrollaría la Genética del siglo XX, ha generado un sinnúmero de discusiones y reflexiones por parte de los expertos. Sin embargo, una situación de este tipo no resulta del todo anómala, ya que a lo largo de la historia de la Ciencia es posible encontrar muchos ejemplos semejantes, en los que se detecta una especie de rechazo por parte de la comunidad científica a la introducción de nuevas teorías, sobre todo cuando éstas abordan conceptos nuevos o problemas todavía muy alejados de la científicos.

A veces los historiadores han explicado estos retrasos diciendo que los tiempos aún no estaban lo suficientemente “maduros” para enfrentarse al problema señalado, lo cual confirma lo que muchos psicólogos saben desde hace tiempo: “lo que las personas ven depende, en gran medida, de lo que están preparadas para ver”. Por otra parte, el hecho de que la mayoría de los científicos de una época no sean capaces de comprender el alcance de un descubrimiento, ha sido comparado por muchos con el poder de

anticipación de una mente brillante, ya que nadie descubre lo que es incapaz de entender. En el caso de Mendel, importantes expertos han apuntado que sus éxitos como experimentador se debieron principalmente a su gran conocimiento de la literatura científica sobre hibridación, a su extensa formación científica —que iba desde la Fisiología Vegetal hasta la aplicación de las matemáticas a la interpretación de los resultados de sus experimentos—, a su capacidad para planear meticulosamente sus experimentos y a la extensión en el tiempo que supo darles.

También se ha señalado que la incompreensión ante los resultados de Mendel fue principalmente debida a que éstos estaban en total oposición con las ideas de la época sobre la herencia. El concepto de que los factores hereditarios fuesen unidades discretas (es decir discontinuas) e independientes, era incompatible con la teoría de la herencia mezclada admitida por aquel entonces. El trabajo de Mendel era novedoso en exceso, difícil de aceptar y de comprender y por ello se ha considerado un “adelantado a su tiempo”. Al parecer, Mendel mismo no se sorprendió demasiado por la fría acogida que hubo de sus publicaciones. Según sus propias palabras, sus descubrimientos eran “difícilmente compatibles con nuestros conocimientos actuales”. En esta línea, muchos estudiosos, más que afirmar que la obra mendeliana fue ignorada por sus contemporáneos, sostienen que nadie tuvo la clarividencia necesaria para percatarse de su importancia.

Cuando en 1900 se “redescubrieron” sus leyes, el “clima” científico ya había cambiado. La Ciencia Biológica había avanzado y esta gran obra tuvo entonces un eco inmenso. El trabajo de Mendel empezó a valorarse en toda su magnitud y entró en debate treinta y cinco años después de su publicación y dieciséis años después de la muerte de su autor.

Antes de continuar, es necesario abrir un breve paréntesis para aclarar que, si bien fue el mendelismo el que eliminó el concepto de herencia mezclada de la Biología, la noción de herencia de los caracteres adquiridos empezó a expulsarse del pensamiento evolutivo gracias al científico alemán August Weismann (1834-1914). Aunque este autor no será tratado aquí para evitar una dispersión excesiva, hay que subrayar que fue quien estableció a partir de la década de 1880 la separación entre las células sexuales (o *plasma germinal*, como se llamaba en su tiempo) y las células del resto del cuerpo, las células somáticas (o *plasma somático*). Weismann fue el primero en proponer que el plasma germinal pasaba inalterado de una generación a la siguiente, transmitiendo los caracteres hereditarios sin la influencia de los caracteres adquiridos por los progenitores

en el curso de sus vidas. Las ideas de Weismann quedaron plasmadas en su famosa “Teoría de la continuidad del plasma germinal”.

EL “REDESCUBRIMIENTO” DE LA OBRA DE MENDEL: UN EJEMPLO DEL AZAR JUSTO

Muchos historiadores han calificado de curioso que en 1900 hubiese una coincidencia al menos tan desconcertante como el anuncio simultáneo de la selección natural por Darwin y Wallace: tres botánicos dedicados a investigar la transmisión de los caracteres hereditarios en las plantas descubrieron a Mendel en el espacio de unos meses. Ellos fueron, el holandés Hugo de Vries (1848-1935), el más conocido de todos; el alemán Carl Correns (1864-1933), y el austríaco Erich von Tschermak (1871-1962), aunque algunos autores sólo reconocen como redescubridores a los dos primeros.

Los tres científicos tuvieron que admitir que sus investigaciones no eran originales, sino que corroboraban lo que Mendel ya había probado hacía más de treinta años. El que este descubrimiento fuera realizado de manera simultánea e independiente se ha atribuido al hecho de que los investigadores de principios de siglo estaban más maduros, o sea, más preparados para detectar y comprender las relaciones entre algunas ideas y los resultados experimentales, que los científicos de treinta o cuarenta años antes. En cualquier caso, el redescubrimiento de las leyes de Mendel y también los trabajos de los tres botánicos citados dejaron claro, insistimos, el carácter particulado del material genético y que la herencia no puede ser mezclada.

Una vez que de Vries, Correns y Tschermak corroboraron los resultados de Mendel, el paso siguiente fue demostrar que los principios mendelianos también eran aplicables al Reino Animal. A lo largo de la primera década del siglo XX, los científicos Lucien Cuénot (1866-1951) en Francia, William Bateson (1861-1926) en Inglaterra, y William Castle (1867-1962) en los Estados Unidos, consiguieron entonces demostrar que los principios de Mendel eran válidos tanto para plantas como para animales, incluyendo al ser humano.

Además, fue el inglés W. Bateson, el más decidido defensor del mendelismo en Inglaterra, quien en 1907 propuso el nombre de *Genética* para la nueva disciplina emergente. Por otra parte, en 1909 el danés Wilhelm L. Johannsen (1857-1927) propuso

la denominación de *gen* para la unidad de herencia biológica, que sería el equivalente al factor de Mendel²².

Volviendo a los tres botánicos que descubrieron y contrastaron el trabajo mendeliano, debe destacarse la figura de Vries. Este científico tuvo muy pronto conciencia de que las leyes de Mendel permitían explicar cómo se transmiten los caracteres hereditarios. Pero, como evolucionista que era, de Vries consideraba necesario reivindicar un concepto suplementario con fuerza suficiente para explicar el origen de las variaciones que generan nuevas especies; o sea, que pretendía hallar un mecanismo que justificase los cambios bruscos, radicales que, según él, originaban las especies. Postuló entonces su Teoría de la mutación o Teoría mutacionista, donde defendía que los factores hereditarios pueden sufrir modificaciones tan importantes que generan súbitamente especies novedosas, sin necesidad de recurrir a la selección natural.

Así, según este botánico, el gradualismo darwiniano, aunque explicara las diferencias entre, por ejemplo, una oveja y otra oveja, no servía para aclarar las más acusadas que había entre una oveja y una cabra. Por otra parte, la razón imponía que la oveja y la cabra procedían del mismo antepasado. De Vries opinaba entonces que las variaciones pequeñas y continuas eran demasiado insignificantes para ofrecer verdaderas ventajas selectivas. Las nuevas especies debían haber aparecido instantáneamente, mediante un salto y no gradualmente; por lo tanto, la selección natural no es capaz de originarlas, sólo puede depurarlas y refinarlas eliminando las variaciones más extremas en cada generación. En definitiva, de Vries defendía la especiación por mutación. Formulaba así una teoría antigradualista de la evolución que daba cabida a los saltos discontinuos, sin formas intermedias, y prescindía de la selección natural, salvo para eliminar las mutaciones monstruosas.

Biólogos eminentes de comienzos de siglo acogieron el mutacionismo como una panacea, y por ende relegaron el papel de la selección natural a una función secundaria. Esta opinión ganó partidarios sobre todo en algunos sectores, especialmente entre aquellos que continuaban creyendo en la corta estimación de la edad de la Tierra

²²También a Johanssen se debe la distinción entre los términos *genotipo* y *fenotipo*, contenidos en su libro *Elementos de la teoría científica de la herencia*. En 1911 señaló que los individuos no heredan los caracteres, sino componentes genéticos o, lo que es lo mismo, la potencialidad para formar esos caracteres, y a esto le dio el nombre de genotipo; mientras que a la expresión de esos caracteres en el adulto la llamó fenotipo. Quedaba entonces claro que es el genotipo lo que el organismo puede transmitir a la generación siguiente.

obtenida por lord Kelvin. El mutacionismo, en comparación con la selección natural, necesitaba de mucho menos tiempo y, en consecuencia, de Vries, alcanzó gran credibilidad por aquellos años. Además, el prestigioso W. Bateson, junto a otros biólogos, al mismo tiempo que lograba que la teoría mendeliana fuera tomada en serio en su país, Gran Bretaña, conseguía una gran victoria a favor de las variaciones discontinuas. Paralelamente, el esquema darwinista de la evolución alcanzaba el mínimo de su popularidad, ya que en este modelo, como es conocido, no había cabida para los cambios drásticos²³. En otras palabras, se había asociado el mendelismo al mutacionismo y el resultado era que muchos creyeron que el darwinismo había muerto, o que sólo era válido para explicar la variación intraespecífica.

Así pues, el mutacionismo, al encontrarse aparentemente apoyado por las leyes de Mendel, logró consolidar su hegemonía en el pensamiento evolucionista durante las dos primeras décadas del siglo XX. No obstante, sabemos que con posterioridad la teoría de la mutación fue rechazada al aceptarse que el gradualismo presentaba una base más sólida para la comprensión del cambio evolutivo. En este sentido, paradójicamente, mientras a principios de siglo de Vries fue considerado casi como un genio con una gran influencia entre la comunidad científica de su época, hoy es recordado sobre todo por ser el descubridor más cualificado de la obra de Mendel. Pero también debe tenerse presente que al admitir por aquellos años la existencia de unidades capaces de controlar los caracteres hereditarios, empezaba a perfilarse la idea de que la variación podría surgir por cambios en esas unidades. Es de rigor reconocer que fueron las mutaciones propuestas por de Vries las que sugerían que los factores mendelianos podían alterarse.

Antes de finalizar este apartado, nos parece de interés traer aquí a colación el hecho de que algunos historiadores modernos han censurado la escasez de texto actuales —tanto de bachillerato como universitarios— que reconocen que la teoría de Darwin pasó por malos momentos hacia finales del siglo XIX y durante las primeras décadas del XX, o que la teoría de la mutación dominó el pensamiento evolutivo durante cerca de veinte años. Por muy grande que haya sido su valoración posterior, es necesario recordar que el darwinismo sufrió una crisis de la que sólo fue rescatado a partir de la década de 1930.

²³ Para Darwin los cambios abruptos implicaban la intervención providencial, mientras que eran los procesos naturales los relacionados con las continuidades graduales.

LA TEORÍA CROMOSÓMICA DE LA HERENCIA

A resultas del redescubrimiento de las leyes de Mendel, los principios de la herencia empezaban a perfilar su consolidación. Pero además, hay que subrayar que por esos años los estudios sobre la dinámica celular —mitosis, meiosis, fecundación²⁴— habían alcanzado ya cierto desarrollo. Como consecuencia de todo ello, los primeros años del siglo XX vieron el nacimiento de una nueva teoría: la Teoría Cromosómica de la Herencia, que resultó sumamente enriquecedora para las Ciencias Biológicas. Es sabido que cuando se descubre que dos ramas de la ciencia aparentemente separadas están en realidad interrelacionadas se proporciona un gran impulso a la construcción del saber científico: los conocimientos adquiridos en cada campo pueden suministrar explicaciones para el otro. Tal avance se realizó en Biología cuando se demostró que la genética mendeliana y los procesos celulares básicos —los citados mitosis, meiosis y fecundación—, estaban en realidad relacionados.

En 1902 dos investigadores, Walter S. Sutton, en los Estados Unidos, y Theodor Boveri, en Alemania, sugirieron independientemente que los genes estaban contenidos en los cromosomas²⁵ —estructuras filamentosas descubiertas en el núcleo celular por E. Strasburger y W. Flemming en 1875—. Los argumentos de Sutton y Boveri se basaban en el comportamiento paralelo observado entre los cromosomas y los genes durante la meiosis y la fecundación. Brevemente: la existencia de dos versiones de un gen, una heredada de cada progenitor, que controlan un carácter dado, propuesta por Mendel, se revelaba en clara correlación con la existencia de dos cromosomas, también derivados cada uno de un progenitor. Las dos versiones de un gen se segregarían en la formación de los gametos porque los cromosomas de cada par pasan cada uno a gametos diferentes durante la meiosis.

La teoría cromosómica de la herencia nació, pues, al constatar el comportamiento paralelo de cromosomas y genes en la formación de los gametos y en la fecundación. De

²⁴ Recordemos que por *mitosis* se entiende la división del núcleo celular en dos núcleos hijos poseedores del mismo número de cromosomas que el núcleo original, mientras que la *meiosis* implica la reducción del número de cromosomas a la mitad del original, proceso que sólo tiene lugar en la formación de las células sexuales o gametos. Por *fecundación* entendemos la fusión de dos gametos para generar la primera célula de un nuevo organismo, el *huevo* o *cigoto*.

²⁵ Nuevamente nos encontramos un mismo descubrimiento realizado por dos investigadores de manera simultánea e independientemente, y en este caso, en países tan alejados como Alemania y Estados Unidos. De nuevo, puede argumentarse que cuando ciertos conocimientos han alcanzado un determinado grado de madurez, están presentes en la comunidad científica y la elaboración de una misma teoría puede nacer en la mente de más de un investigador a la vez.

ahí su importante sugerencia: los cromosomas constituyen la base física de las leyes mendelianas de la herencia. Esta novedosa y trascendental visión provocó una estimulante avalancha de investigaciones que generaron notables avances científicos. Como resultado, hoy se considera que el desarrollo de la teoría cromosómica de la herencia fue quizás una de las causas que más contribuyó a la rápida expansión del mendelismo, ocurrida en los primeros años del siglo XX. Entre otros logros significativos, condujo al nacimiento de la Citogenética²⁶, nueva disciplina que logró un gran florecimiento. Su máximo desarrollo se vio plasmado en los trabajos del biólogo norteamericano T. H. Morgan y su equipo de colaboradores en la Universidad de Columbia. De esto trataremos a continuación.

LA ESCUELA DE MORGAN: UN EQUIPO CON NOMBRE Y SINERGIA COLECTIVA

Entre los biólogos que más objeciones pusieron a la validez general de las leyes de Mendel estaba el norteamericano Thomas H. Morgan (1866-1945), quien años más tarde, en 1933, recibiría el premio Nobel de Medicina y Fisiología precisamente por demostrar la validez de los principios mendelianos en la teoría general de la herencia. Pero en 1909 Morgan manifestaba serios reparos a las leyes de Mendel. Entre ellos puede destacarse su escepticismo ante la falta de pruebas concretas acerca de la existencia real, física, de los factores mendelianos. Morgan sostenía que el esquema de Mendel era una construcción hipotética y carecía de fundamento en la realidad. Hay que aclarar que, aunque Boveri y Sutton habían ya propuesto la teoría cromosómica de la herencia, ésta todavía no había podido demostrarse experimentalmente.

Thomas Morgan, que era embriólogo de formación, estaba convencido de que en los mecanismos de la herencia hallaría la explicación al proceso mediante el cual a partir de un óvulo fecundado se desarrolla un organismo completo. En 1904, siendo profesor de Zoología experimental en la Universidad de Columbia, Nueva York, y en la búsqueda de un material de investigación apropiado, había trabajado inicialmente con ratas y ratones, pero los abandonó muy pronto porque los pequeños mamíferos eran caros, se reproducían muy lentamente y eran presa demasiado fácil de muchas infecciones. Morgan pensó entonces en la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*, y fue el primero en promover este insecto a la categoría de material predilecto para el estudio de la herencia. El género *Drosophila* había sido descrito y citado a comienzos del XIX y la

²⁶ La Citogenética estudia la relación existente entre los cromosomas y los sistemas genéticos.

especie más conocida, *D. melanogaster* (que significa “amante del rocío”, pero que en realidad es amante de la fruta en putrefacción), se describió a mediados del mismo siglo²⁷.

Al ser cultivada en el laboratorio, drosófila puso rápidamente de manifiesto sus notables cualidades: de tamaño pequeño, fácil de criar, tolera muy bien los experimentos, se reproduce todo el año sin interrupción, da una nueva generación cada doce días, o sea unas treinta generaciones al año; el macho y la hembra son fáciles de diferenciar, posee sólo cuatro cromosomas. En resumen, se trata de un animal ideal para estudios de herencia.

Desde 1911 a 1915, Morgan y sus colaboradores de la Universidad de Columbia —Alfred H. Sturtevant (1891-1971), Herman J. Muller (1890-1968) y Calvin B. Bridges (1889-1938), principalmente— lograron demostrar, trabajando con drosófila, que los cromosomas son los portadores del material hereditario. Además, mediante refinadas experiencias de cruzamientos y de observaciones de la división nuclear, propusieron un modelo de cromosoma como un filamento en el que los genes se disponen alineados uno detrás de otro como las cuentas de un collar. Los propios genes fueron identificados como diminutos puntos invisibles, ocupando un lugar físico concreto en los cromosomas. Este modelo permitiría asimismo determinar las distancias relativas que había entre los genes y elaborar mapas cromosómicos.

Sucedió entonces que, entre los ejemplares obtenidos de sus múltiples cruces aparecieron enseguida algunos insectos portadores de nuevos caracteres. Aunque el surgimiento de un carácter novedoso, repentino, no convirtiera a la mosca en una especie nueva —como sugería la teoría mutacionista en boga en esos momentos—, los investigadores también llamaron “mutación” al cambio, aunque en este caso se lo considerase como una “micromutación” o mutación “puntual”, con capacidad de generar genes nuevos. Muy pronto, el término mutación se asoció principalmente a cambios minúsculos en las unidades hereditarias, al tiempo que se producía un paulatino abandono de la noción de “macromutación” propuesta por de Vries. La primera mutación fue verificada en drosófila gracias a Calvin Bridges, quien en 1909 descubrió una mosca mutante: un macho de ojos blancos. Gracias a este descubrimiento, y tras intensos trabajos posteriores, el equipo logró demostrar la herencia ligada al sexo.

²⁷ *Drosophila melanogaster* es, al parecer, originaria de regiones tropicales y probablemente se introdujo en Europa y Estados Unidos a través de la importación de plátanos.

Aunque los resultados de la escuela de Morgan sobre la herencia ligada al sexo fueron muy significativos y tuvieron una gran relevancia, no hay que olvidar los primeros trabajos citológicos realizados sobre la determinación del sexo. Destacan los logros de la bióloga Nettie M. Stevens (1861-1912), quien descubrió al mismo tiempo, pero de manera independiente, que su colega E. Wilson (1856-1939), que una pareja de cromosomas cuyos miembros son estructuralmente diferentes²⁸ —uno de aspecto normal y el otro mucho menor—, a los que inicialmente se llamó *cromosomas accesorios*, estaba asociada a la herencia del sexo. Stevens y Wilson demostraron que en determinados grupos de animales y plantas la herencia de dos miembros de aspecto normal del par accesorio producía un organismo femenino, mientras que la herencia de un cromosoma normal y uno menor con forma “rara” producía un macho. (En la terminología moderna, el cromosoma normal se llama cromosoma X y el “raro” cromosoma Y). También habían demostrado que en otros grupos de organismos lo cierto era lo contrario. Pero, en cualquier caso, quedaba claro que la herencia del sexo estaba relacionada con el traspaso de cromosomas específicos de padres a hijos.

Nettie Stevens también contribuyó con otro importante descubrimiento. Estudiando las células de drosófila, la bióloga había pasado inicialmente por grandes dificultades debido a que aquéllas eran tan pequeñas que apenas podían analizarse. Sin embargo, descubrió que las células de las glándulas salivales tenían un tamaño inusualmente grandes y sus cromosomas eran mucho más perceptibles. Nettie Stevens fue la primera en advertir que había que centrarse en aquellas glándulas y no en otra región del cuerpo a la hora de realizar observaciones microscópicas. Así encontró los cromosomas gigantes o *politenos* de las glándulas salivales del insecto, que se revelaron sumamente útiles para localizar físicamente las mutaciones en los cromosomas y para situar los genes en la elaboración de mapas génicos.

El descubrimiento de que cada cromosoma posee sus propios genes pudo probarse gracias a la observación del fenómeno de *sobrecruzamiento* y *recombinación génica*, principalmente debido a los esfuerzos de Alfred Sturtevant. Dada su importancia, conviene recordar que el sobrecruzamiento significa que los cromosomas pueden intercambiar porciones o fragmentos durante la meiosis, o sea, la división celular que genera la células sexuales o gametos. Este intercambio permite la reorganización al azar

²⁸ Por esos años ya se sabía que los cromosomas se disponen formando parejas estructuralmente iguales, los *cromosomas homólogos*.

de los genes y constituyó un hallazgo extraordinario, confirmado tanto por la observación directa como por los cruzamientos experimentales.

La trascendencia del fenómeno de sobrecruzamiento radica en que aumenta considerablemente la variación de la descendencia. Es decir, como resultado final de este proceso los hijos reciben una cierta combinación de genes distinta de la que poseen sus padres. A diferencia de la mutación, la recombinación génica introduce variación en una población no por medio de la creación de genes nuevos, sino redistribuyendo los ya existentes. Como los miembros de la escuela de Morgan consideraban que las mutaciones son infrecuentes y por tanto no podían explicar por completo la enorme variabilidad observada entre las moscas que cultivaban, llegaron a la conclusión de que la variedad era también fruto del sobrecruzamiento entre cromosomas y la consiguiente recombinación de genes.

En resumen, los puntos principales de la teoría cromosómica de la herencia formulada por este prolífico equipo de investigación se concretan en lo siguiente: los genes, que están en los cromosomas ordenados linealmente, pueden sufrir recombinación como resultado de un fenómeno citológico de intercambio de segmentos cromosómicos durante la meiosis. Asimismo, probaron la herencia ligada al sexo. Estas originales conclusiones fueron publicadas en artículos científicos y en libros que tuvieron una influencia inmensa.

En efecto, Morgan y sus colaboradores publicaron en 1915 un libro que se haría célebre, *El mecanismo de la herencia mendeliana*, en el que sintetizaron toda la información que habían obtenido en su experimentación con drosófila. En esta obra se expusieron las bases de la teoría mendeliana en su relación con el mundo animal y vegetal, al mismo tiempo que establecían la correlación con los conocimientos citológicos. Los autores desarrollaban su idea de que los *factores* de Mendel, ya bautizados como genes, eran unidades físicas situadas sobre los cromosomas; demostraban que cada una correspondía a una unidad discreta y separable de las demás, y que los factores o genes que estaban en el mismo cromosoma se transmitían juntos.

Además, entre 1919 y 1926, los mismos autores publicaron dos obras de mucho peso para el desarrollo posterior de la Genética, tituladas: *La base física de la herencia* y *La teoría del gen*, en las que abordan los aspectos conceptuales de la teoría mendeliana

a la luz de los últimos descubrimientos sobre la división celular. Cabe resaltar que en unos pocos años, tras sus investigaciones con la mosca de la fruta, Thomas Morgan había cambiado totalmente de pensamiento, pasando de detractor de los principios de la herencia mendeliana a ser uno de sus más firmes partidarios en los Estados Unidos y, por extensión, en todo el mundo.

En otro significativo libro, *Evolución y Mendelismo*, 1921, puede leerse lo siguiente: “El descubrimiento que hizo Mendel en los guisantes comunes, relativo a la herencia, se ha visto que se aplica a todos los seres del reino animal y vegetal; a las plantas fanerógamas, a los insectos, gasterópodos, crustáceos, peces, anfibios, aves y mamíferos (incluso el hombre). Tiene que haber algo en común a estos grupos tan separados de plantas y animales —quizás algún sencillo mecanismo— que dé una serie de resultados tan precisa y regular. De hecho, existe un mecanismo, que poseen lo mismo los animales que las plantas, el cual cumple lo que exigen las leyes de Mendel”. Así pues, la importancia del mendelismo como fundamento de cualquier investigación genética se vio reafirmada por los fecundos y fructíferos resultados de Morgan y sus colaboradores.

Toda esta prolífica investigación llevó a que el mencionado equipo de investigación fuese autor de más de 300 artículos científicos, además de numerosos libros, entre los que destacan los ya citados, y a que su director Thomas H. Morgan recibiese en 1924 la medalla de Darwin y en 1933 fuese recompensado por el premio Nobel de Medicina y Fisiología.

Es oportuno señalar aquí que la bióloga norteamericana Barbara McClintock²⁹ realizó, trabajando con plantas de maíz³⁰ y en colaboración con una alumna de doctorado, Harriet Creighton, substanciales descubrimientos en torno al fenómeno del sobrecruzamiento. McClintock había caracterizado todos los cromosomas del maíz, logrando reconocer particularidades en su estructura, que se convertirían en hitos cruciales para la investigación genética. En efecto, mediante unas experiencias extraordinariamente bien planificadas, McClintock y Creighton lograron demostrar la existencia de una clara relación entre los cromosomas y los caracteres físicos. O sea, probaron que los cromosomas, portadores de los caracteres hereditarios, intercambian

²⁹ La valiosa obra de esta científica se trata el capítulo I del libro *También en la cocina de la ciencia* de Carolina Martínez Pulido.

³⁰ Recordemos que, mediada la década de 1920, drosófila no era el único material de experimentación en los estudios genéticos. También el maíz era, y siguió siendo, un organismo muy valorado por los genetistas y proporcionó resultados de gran trascendencia.

fragmentos y, por tanto, aparecen nuevas combinaciones de rasgos físicos en los individuos cuyos cromosomas reflejan dicho intercambio. Estas dos científicas obtuvieron así la primera prueba física de que el intercambio de partes de los cromosomas ayuda a crear la prodigiosa variedad de formas presente en el mundo vivo. Su trabajo, publicado en 1931, ha sido considerado como “uno de los grandes experimentos de la Biología moderna”. La gran precisión con que había sido realizado permitió que se alcanzase un amplio consenso acerca del sobrecruzamiento y la recombinación.

LA CAUSA DE LAS MUTACIONES

Uno de los miembros más destacados de la escuela de Morgan, el citado Herman J. Muller, llevó a cabo una serie de trabajos que le permitieron demostrar que las mutaciones, fuente de nuevos genes, pueden provocarse experimentalmente, pues descubrió que los rayos X tenían poder para inducir cambios génicos. Además, se dio cuenta de que una fuerza capaz de generar mutaciones debía tener gran precisión y eficacia, ya que sólo así conseguiría atravesar la célula, llegar hasta los cromosomas en el interior del núcleo y provocar un cambio en un punto determinado y mínimo de uno de ellos. Estos cambios, que forzosamente habrían de ser pequeños o llevarían a la muerte del organismo, producirían minúsculas variaciones en los genes. Las pequeñas mutaciones, como comprobó experimentalmente, afectaban a uno o unos pocos caracteres que, una vez modificados, se transmitían a la descendencia siguiendo las leyes de Mendel. Muller puso de manifiesto que se podía variar la aparición de mutaciones de acuerdo con las dosis de radiación empleada, lo que permitía una medida exacta de la mutación, su frecuencia y efectos. O sea, evidenció la existencia de proporcionalidad entre la dosis de radiación y la frecuencia de mutación.

De este trabajo también afloraba otra concepción de gran trascendencia. Algunas mutaciones inducidas en el laboratorio coincidían con otras previamente observadas en estado natural. El significado de este hecho quedaba claro: la radiación de gran energía no es patrimonio único de los laboratorios, también existe en la naturaleza, por ejemplo los rayos ultravioletas, o radiaciones radiactivas, que tienen efecto mutágeno. Cabe pues concluir que todos los organismos están expuestos a agentes mutagénicos en la vida real. En suma, Muller había encontrado un eslabón con la teoría darwiniana, había hallado en la radiación la fuerza que se escondía en la variación. A la luz de los nuevos hallazgos, la evolución no tendría lugar mediante saltos bruscos, sino a causa de la acumulación gradual y progresiva de un gran número de mutaciones puntuales, capaces

de surgir espontáneamente en la naturaleza provocadas por distintos agentes. Como la acción de los rayos de elevada energía sobre los organismos depende del azar, las mutaciones que provocan son impredecibles (salvo desde el punto de vista estadístico).

La importancia de la obra de Muller fue tal que por ella recibió el Premio Nobel en 1946.

ALGUNAS RAZONES PARA UN TRIUNFO BRILLANTE: EL ÉXITO METODOLÓGICO

Es conocido que el desarrollo de las ideas científicas se ve afectado, y normalmente en gran medida, por las condiciones sociales y materiales en las que se lleva a cabo la investigación. Así, en el caso de Morgan, además de haber empleado un organismo muy adecuado para sus estudios, el científico dispuso también de un ambiente de trabajo idóneo en su departamento de la Universidad de Columbia. Por un lado, fue capaz de convertir un cuarto anexo a su despacho en un laboratorio propicio para su investigación, la famosa “habitación de las moscas”, como fue conocido posteriormente, y que alcanzaría notable fama. Pero, por otra parte, lo que es más importante: logró reunir un equipo de investigación excepcional.

Tampoco debe olvidarse el apoyo que Morgan recibió del prestigioso citólogo E. B. Wilson, quien en 1896 había publicado un acreditado trabajo sobre citología (cuyo título en castellano sería *La célula en el desarrollo y en la herencia*), donde mostraba sus amplios conocimientos y su gran interés en la herencia y en la evolución.

Pero, volviendo al equipo de Morgan, era éste un grupo de discípulos extraordinario formado por jóvenes entusiastas, apasionados y con muy buena formación. Supieron trabajar de manera conjunta, pero conservando cada uno su individualidad y sus propios intereses. Aún cuando su relación era estrecha, mantenían su independencia. En palabras de uno de ellos, Sturtevant: “El grupo trabajaba como una unidad. Cada quien llevaba a cabo sus propios experimentos, pero sabía exactamente lo que estaban haciendo los demás y cada nuevo resultado se discutía con libertad. Se prestaba poca atención a las prioridades [...]. Lo importante era sacar adelante el trabajo. [...]. No pueden haber abundado los tiempos y los lugares, en los laboratorios científicos, en los que se haya trabajado en tal ambiente de emoción y con tan sostenido entusiasmo”. El equipo de investigadores de Morgan dio al mendelismo un semblante mecanicista y materialista que rápidamente llevó a la aceptación de sus ideas, y al mismo tiempo resultó muy atractivo para los biólogos jóvenes.

Sin embargo, cabe apuntar que no todos los científicos estuvieron de acuerdo con la obra de Morgan y sus colaboradores. Entre los discordantes, destaca el genetista alemán Richard Goldschmidt quien, en su obra de 1938 titulada *Genética fisiológica*, no vacilaba en atacar la concepción del gen como una parte discreta del cromosoma, considerando su preferencia por una visión holística en la que el cromosoma entero constituiría la unidad hereditaria. Por sus principios filosóficos, Goldschmidt no admitía la existencia de partículas génicas que nadie había visto jamás. Le parecía totalmente inaceptable que los genes fueran partes discretas de los cromosomas porque se trataba de una visión demasiado simplificada. Su gran objeción se basaba en que los genes no podían explicar los procesos fisiológicos del desarrollo y, en consecuencia, prefería considerar al cromosoma en su totalidad como la unidad de la herencia.

Por el contrario, un rasgo esencial de la escuela de Morgan, en el que numerosos expertos han encontrado algunas de las claves de su éxito, radica en su capacidad de formularse preguntas sencillas. Es decir, el equipo conocía la existencia de estrechas relaciones entre la herencia, el desarrollo embrionario, la fisiología y la evolución, pero fueron capaces de olvidar las interconexiones. El hecho de que Morgan pudiese separar las grandes y complejas preguntas, a las que no se podía dar respuesta mediante experimentos, de las preguntas sencillas, que podían someterse a prueba, le permitió a él y a su grupo avanzar en un campo en el que, al menos, fueron capaces de obtener algunas respuestas. Como ha señalado el historiador Garland Allen, “Morgan y sus colaboradores estaban convencidos de que las condiciones experimentales controladas les proporcionaban las circunstancias necesarias para un análisis detallado y cuantitativo de cuestiones limitadas, pero a las que podían encontrar solución. Así pues, la nueva escuela de genetistas desarrolló, entre 1915 y 1930, un enfoque de la Biología fuertemente pragmático y experimental”.

Puede afirmarse en consecuencia que la teoría de Mendel contó, entre sus múltiples logros, el introducir métodos experimentales en una esfera de la Biología que hasta entonces sólo había sido descriptiva. Lograba así imponerse ante aquellos que afirmaban que los cultivos en el laboratorio introducían elementos no naturales, o sea, artificiales —como por ejemplo, condiciones ambientales controladas— en los organismos vivos. A este respecto, los expertos han apuntado que el experimentalismo triunfó de manera clara y patente cuando se aceptó la teoría cromosómica de la herencia. Insistimos, Morgan y su equipo situaron a la Biología en su conjunto en un

plano nuevo al utilizar los métodos experimentales y al fundamentar las conclusiones alcanzadas a través de los experimentos de cultivo en la sólida realidad de la estructura y función celulares.

LA SÍNTESIS EVOLUTIVA MODERNA

LOS PRIMEROS PASOS: PINCELADAS INCIPIENTES PARA UN PARADIGMA QUE HIZO HISTORIA

Son numerosos los historiadores que están de acuerdo en que los pujantes resultados obtenidos por la escuela de Morgan representaron, en el decenio de 1920, el inicio de la llamada Genética Clásica. En lo que respecta al modelo darwiniano de la evolución, aunque la Teoría Cromosómica de la Herencia corroboraba indudablemente el mecanismo de la selección natural, la fusión entre mendelismo y darwinismo tardó todavía un tiempo en producirse de manera fructífera. Este retraso ha sido atribuido por muchos expertos a las enormes diferencias metodológicas existentes, tanto por formación como por intereses, entre las escuelas de biólogos que a la postre más estrechamente incidirían sobre los temas evolutivos. Nos estamos refiriendo, por un lado, a los naturalistas, o sea, a quienes estudiaban los organismos en su medio ambiente y que, mayoritariamente, desconocían los resultados más recientes alcanzados por la Genética. Mientras que, por el otro, los genetistas, ignorantes básicamente de la rica bibliografía existente sobre variación geográfica y especiación, investigaban en el interior de sus laboratorios sin capacidad para apreciar el comportamiento de las poblaciones³¹ en su entorno natural.

Ambas escuelas, por tanto, realizaban sus esfuerzos a niveles jerárquicos diferentes: los genetistas, analizando la variación intrapoblacional del gen, agrupaban a los seres vivos que investigaban experimentalmente en sus laboratorios (generalmente la mosca *Drosophila*) en distintos conjuntos, según sus fenotipos. Los naturalistas de campo, dedicados a la variación geográfica de las poblaciones a nivel de especies o incluso categorías taxonómicas superiores, manejaban y analizaban enormes cantidades de datos y observaciones. Como consecuencia, cuando los especialistas de estos campos tenían reuniones conjuntas sus puntos de vista respectivos resultaban tan dispares que normalmente no sólo eran incapaces de comunicarse entre sí, sino que muchas veces terminaban atrapados en agrios debates y mal entendidos.

³¹ Recordemos que se consideración *población* al conjunto de organismos de una misma especie que viven en una determinada región geográfica.

No obstante, hay que subrayar que a finales de la década de 1920 y comienzos de la siguiente también empezaron a sentarse las bases para un consenso posterior. La posibilidad de reconciliación entre las mencionadas escuelas surgió cuando los genetistas, con el fin de descubrir la frecuencia de ciertos genes, se vieron en la necesidad de observar las poblaciones naturales básicamente enteras³². Surgieron entonces los primeros genetistas estudiosos de las poblaciones, que contaron entre sus logros fundamentales el de proponer una teoría matemática coherente con la selección natural. Entre estos científicos destacan R. A. Fischer (1890-1962; matemático británico), S. Wright (1889-1988; matemático norteamericano), J. Haldane (1892-1964; biólogo británico) y S. S. Chetverokov (1880-1959; biólogo ruso). Estos expertos, en contraposición a sus colegas experimentales (aunque Wright se sentía también cómodo en el laboratorio), adoptaron la población biológica como marco de referencia. Pasaron a entender la evolución como una cuestión de modificaciones generacionales en el “acervo” o “fondo” genético común (el también llamado “pool” genético) de cada población; concluyeron que ciertas variantes genéticas se generalizaban en detrimento de otras. En pocas palabras, mediante el análisis matemático creían poder explicar colectivamente los cambios evolutivos de las poblaciones.

El balance resultante fue el nacimiento de la Genética de Poblaciones, una nueva vertiente orientada al tratamiento matemático de los cambios de las frecuencias génicas, producto por tanto de una alianza entre la Genética clásica y los cálculos estadísticos. Sin embargo, las primeras obras de Genética de Poblaciones, al haber sido escritas —al menos las más destacadas— por matemáticos como Fischer y Wright, no tuvieron gran impacto. Su orientación esencialmente matemática, y su escasa perspectiva del mundo real tal como era entendido por los naturalistas o biólogos en general, impidió una difusión amplia. La Genética de Poblaciones sólo empezó a perder su carácter abstracto y poco accesible con la intervención posterior de un grupo de biólogos con notable capacidad para articular y unir experiencias provenientes de distintos campos de la Ciencia. Fueron ellos, como veremos a continuación, quienes propiciaron la formulación de una moderna síntesis evolutiva: la Teoría Sintética de la Evolución, que llegó a convertirse en el paradigma dominante de la Biología Evolutiva durante toda la segunda mitad del siglo XX.

NACIMIENTO DE LA TEORÍA SINTÉTICA: EL INFLUYENTE NEODARWINISMO

³² No debemos olvidar que la esencia de la evolución son los cambios hereditarios en las poblaciones de

Avanzado el decenio de 1930 empezó a salir a la luz la obra de unos biólogos, con posterioridad atinadamente llamados “constructores de puentes”, firmemente decididos a enlazar sus propios campos de investigación, la Genética de manera especial, con otras áreas de la Biología. Sus esfuerzos fueron trascendentales y fructíferos. La mayoría de los expertos coincide hoy al señalar que la síntesis evolutiva moderna se configuró a partir de los cimientos elaborados por estos científicos, que publicaron un más que importante conjunto de libros y artículos. Como remate final, fueron capaces de cristalizar las principales líneas de su pensamiento en un influyente y decisivo congreso celebrado en 1947.

Uno de estos libros se publicó en 1937 bajo el título *Genética y el Origen de las Especies*. Su autor, Theodosius Dobzhansky (1900-1975), era un genetista norteamericano de origen ruso que había comenzado a trabajar en 1927 con Morgan en la Universidad de Columbia; fue en este laboratorio donde empezó a destacarse como un notable investigador experimental. No obstante, su trabajo fue mucho más allá de los estudios acerca de los cromosomas y los genes, pues también era un científico versado en los problemas de los naturalistas de campo³³, lo que le confería capacidad para establecer vínculos entre los dos enfoques. Su preocupación principal fue demostrar de qué manera los procesos genéticos podrían finalmente conducir a la aparición de nuevas especies.

El pensamiento de Dobzhansky partía de ideas que ya eran de aceptación general en los años treinta: las variaciones genéticas implicadas en la evolución son esencialmente cambios mínimos sufridos por un gen y que se heredan conforme a las leyes de Mendel. Los experimentos llevados a cabo por este especialista fueron tan convincentes que, desde la publicación de su obra, la mutación dejó definitivamente de entenderse como una alteración drástica de un carácter del organismo, y se aceptó como la alteración mínima en un gen. Aparece entonces el sentido moderno de mutación como fuente u origen de nuevos genes. Pero, además, Dobzhansky concedía gran importancia a los cálculos teóricos realizados en los años 1920-30 por Fischer, Wright, Haldane y Chetverokov, según los cuales una ventaja incluso ligera conferida a un gen debe necesariamente conducir a que éste se vuelva cada vez más frecuente en las poblaciones hasta convertirse en mayoritario.

organismos a través del tiempo. Son estos cambios los que subyacen a la formación de nuevas especies.

En este modelo resulta evidente el sello darwiniano, ya que, en definitiva, según Dobzhansky la evolución podría comprenderse como una “modificación progresiva de la composición genética de las poblaciones” o, más simplemente, como un cambio de la frecuencia de los genes en el seno de aquéllas. La selección natural se convierte entonces en la fuerza capaz de hacer variar la frecuencia génica.

El libro *Genética y el Origen de las Especies* tuvo una repercusión enorme entre los biólogos de todas las disciplinas, su gran conquista residía en reunir los conocimientos de la genética teórica y práctica de veinte años en un lenguaje accesible a todos. Conseguía, asimismo, situar a la Biología Evolutiva al alcance del método experimental. Tendía un puente entre hechos y especulaciones, elevando la ciencia evolutiva desde un nivel histórico y conjetural a la posición de una ciencia experimental semejante a la Física y a la Química. En opinión de los expertos, el gran impacto de este libro y su amplia aceptación son básicamente debidos a que deslumbró a varias generaciones de biólogos que tradicionalmente se habían sentido disminuidos ante la exactitud y precisión de ciencias como la Física y la Química. La Genética de Poblaciones se convertía así en el fundamento principal de la Biología Evolutiva.

A pesar de lo expuesto, también hay que anotar que si bien aparentemente el modelo de Dobzhansky gozó de una aceptación unánime, en realidad había biólogos que no estaban de acuerdo con la Genética de Poblaciones y su creciente tendencia a “numerizarlo todo”. Estos grupos, minoritarios al principio, permanecieron marginados, pero con posterioridad sus disidencias han ido saliendo a la luz cada vez con mayor virulencia. Por otra parte, en opinión de ciertos estudiosos, el propio Dobzhansky, en tanto que genetista experimental, consideraba que su modelo de cambio lento y gradual de las frecuencias génicas se podía reproducir en el laboratorio; mientras que como naturalista de campo tenía una honda conciencia de que las discontinuidades existían y eran una realidad de la naturaleza.

En 1942 apareció un segundo gran libro fundamental para la teoría sintética, titulado *Sistemática y Origen de las Especies*. Su autor era Ernst Mayr, un biólogo de origen alemán instalado en los Estados Unidos desde 1930. Nacido en 1904, ha sido un naturalista, explorador, ornitólogo, historiador y filósofo de la ciencia, profesor de Harvard y uno de los principales biólogos evolucionistas del siglo XX.

³³ Los expertos han achacado esta capacidad de Dobzhansky al hecho de tratarse de un genetista nacido en Rusia, donde había adquirido parte de su formación, y en aquel país se primaba de manera significativa el trabajo de campo.

De las valiosas aportaciones contenidas en *Sistemática y el Origen de las Especies* puede destacarse la definición del *concepto biológico de especie*, que a partir de esos años logró una clara aceptación por parte de la mayoría de los biólogos. Según este concepto, una especie es un conjunto de poblaciones naturales que forman una comunidad única y reproductivamente aislada de otras comunidades parecidas. O sea, que pertenecen a la misma especie aquellos individuos de características semejantes y capaces de reproducirse entre sí, pero no con los de otras especies o, en el caso de hacerlo, normalmente dan lugar a descendientes estériles³⁴. En palabras de Mayr, las especies son “grupos de poblaciones naturales real o potencialmente cruzables, reproductivamente aisladas de otros grupos semejantes”. Las especies, por lo tanto, constituyen unidades reproductoras.

El influyente libro de Mayr permitía además un acercamiento verosímil al proceso de formación de nuevas especies en la naturaleza —es decir, la especiación—. No olvidemos que este proceso siempre ha sido un problema clave para los evolucionistas y el propio Mayr ha señalado que ni siquiera Darwin había abordado a conciencia la cuestión del origen de una o más especies a partir de otra, implícito en el título de su gran obra de 1859. Así pues, considerando la diferenciación de las especies en la naturaleza uno de sus intereses prioritarios, Mayr subrayaba que la separación geográfica de las poblaciones provoca un aislamiento reproductor, y por ello constituiría el principal mecanismo³⁵ capaz de generar la posterior emergencia de una especie nueva. La selección natural, actuando sobre una población geográficamente aislada, conseguiría con el tiempo un cambio de las frecuencias génicas, subyacente a todo el proceso evolutivo.

No obstante, en todos sus trabajos posteriores Ernst Mayr siempre ha demostrado ser consciente de que la formación de especies es un proceso muy complejo cuyos mecanismos son múltiples y variados. En más de una ocasión incluso ha reprochado la tendencia de no pocos especialistas a generalizar demasiado rápidamente un mecanismo de formación de especies para todo el conjunto de lo vivo. Este singular científico siempre

³⁴ El concepto de *especie* ya fue intuido por Buffon, quien introdujo por primera vez el criterio de interfecundidad entre los individuos para caracterizar a las especies. Pero el *concepto biológico de especie* sólo encontró su auténtica expresión en la formulación de Mayr. No obstante, debe tenerse presente que la definición de especie ha resultado siempre muy difícil de concretar.

³⁵ En la obra de Dobzhansky también hay referencias a los mecanismos de aislamiento (término acuñado por él) y a las especies como unidades naturales.

tuvo presente que no es posible extrapolar observaciones procedentes del reino animal al resto de los reinos de la naturaleza.

Otro de los libros que hemos de considerar en la elaboración de la síntesis evolutiva fue escrito en 1944 por el paleontólogo norteamericano George G. Simpson (1902-1984), titulado *Ritmo y Modos en la Evolución*. Simpson, miembro del Museo Norteamericano de Historia Natural, influyó de manera importante en la inclusión de la Paleontología en la moderna teoría sintética de la evolución. El objetivo de este autor fue responder a dos cuestiones básicas relacionadas, por un lado, con la velocidad —o sea, el ritmo— a que tiene lugar el proceso evolutivo y, por otro, con el modo, esto es, elucidar si se trata de un proceso continuo o discontinuo.

Apoyándose en los documentos fósiles existentes, Simpson interpretó que la evolución orgánica a lo largo de la historia de la vida sobre la Tierra ha ocurrido de manera gradual, de acuerdo con los postulados darwinistas. Para este autor, los cambios sufridos por los seres vivos a lo largo del tiempo geológico eran compatibles con un proceso de pequeñas mutaciones génicas y con la selección natural; o sea, el paleontólogo verificaba que la evolución procede como sugiere la Genética de Poblaciones: por acumulación gradual de pequeños cambios en el seno de poblaciones reproductivamente aisladas.

Se ha considerado que uno de los grandes logros de G. Simpson fue el vincular la Paleontología con la Genética, hecho bastante importante si se tiene en cuenta lo dispares que son los universos de sus respectivos campos. De este modo, conseguía demostrar que los fenómenos que estudian los paleontólogos son coherentes con los descubrimientos de la Genética de Poblaciones y los conceptos básicos del darwinismo. Por todo ello, Simpson ha sido considerado como el máximo exponente de la Paleontología en la síntesis evolutiva.

Sin embargo, debe señalarse que ante la evidente escasez de formas intermedias en el registro fósil, en comparación con la abundancia que debería hallarse si las transiciones entre formas relacionadas fueran siempre graduales, Simpson también tuvo en cuenta la posibilidad de cambios evolutivos rápidos, para los que acuñó el término de “evolución cuántica”. Pero, como han denunciado paleontólogos posteriores, este modelo evolutivo fue relegado por la teoría sintética a un segundo plano. No pocos autores actuales han apuntado que la obra de Simpson se interpretó de manera parcial y sesgada para que pudiese tener cabida dentro de la síntesis evolutiva. En realidad, como se

comentará luego, su pensamiento fue más complejo y más amplio de lo que la síntesis tuvo en cuenta.

En enero de 1947 se celebró en Princeton, Estados Unidos, un congreso donde quedó formulada la mentada teoría sintética de la evolución o síntesis moderna, como ya la había denominado el zoólogo británico Julian Huxley (1887-1975). Esta síntesis se completó³⁶ unos años más tarde con la obra del botánico Ledyard G. Stebbins (1905-2000) *Variación y Evolución en Plantas*, 1950, donde demostraba la teoría de la evolución en los vegetales. Este libro fue, sin duda, el más importante sobre la evolución en el reino vegetal, publicado hasta el momento.

De lo expuesto se desprende que con la síntesis moderna los estudios evolucionistas dieron un giro completo hasta llegar de nuevo a Darwin. Se integraban en el principio original darwiniano de la selección natural los resultados de la Genética, las Matemáticas, la Paleontología y, en particular, las ideas poblacionales. Se conseguía dar pie a nuevas investigaciones experimentales sobre la naturaleza del cambio en las poblaciones y, además, el pensamiento evolutivo adquiriría notable rigor y coherencia.

Aunque los autores principales de la síntesis supieron mostrarse sensibles ante las complejidades del proceso evolutivo y el problema de las discontinuidades de la naturaleza, en las décadas siguientes los postulados empezaron a anquilosarse hasta convertir a la teoría evolutiva —en opinión de importantes expertos— en una especie de dogma de gran simplicidad. La evolución se vio entonces reducida a un cambio gradual de las poblaciones debido a la presión de la selección natural, y poco más. Las discontinuidades observables en la naturaleza pasaron a ser simplemente un caso especial del proceso evolutivo, una especie de accidente. Así, la síntesis entró en un período de congelación donde los problemas implícitos en ella fueron en buena medida ignorados y aquellos que los planteaban eficazmente marginados. En esta esfera hay que añadir que, precisamente poco después de formulada la síntesis, la Biología sufrió una de las consideradas revoluciones científicas de mayor impacto: la explosión molecular. Seguidamente resumiremos que, si bien inicialmente la visión molecular fortaleció el paradigma evolutivo vigente, poco después contribuyó a poner de manifiesto sus debilidades.

NUEVAS CRISIS EN EL HORIZONTE: LA SEGUNDA MITAD DEL SIGLO XX

CONSOLIDACIÓN DE LA BIOLOGÍA MOLECULAR

A mediados de los años treinta, los experimentos con drosófila ya habían empezado a proporcionar algunas pruebas directas de que los genes eran moléculas y no estructuras más o menos complejas, por ejemplo partes submicroscópicas de la células, como algunos investigadores habían insinuado. Poco después, a lo largo de la siguiente década, el estudio cada vez más meticuloso y detallado de los cromosomas y de los genes fortaleció la transición hacia el estallido molecular que sobrevendría unos años más tarde.

En este contexto, se ha asociado el nacimiento de la Biología Molecular a la confirmación empírica de que el ácido desoxirribonucleico (o sea, el ADN) es la molécula que porta la información hereditaria, y no las proteínas como se había asumido durante mucho tiempo. Debemos hacer hincapié en que este significativo resultado se alcanzó, entre otras razones, gracias al uso de un nuevo material de investigación. En efecto, es sabido que para poder enfrentarse a un problema importante y tener una oportunidad razonable de hallarle solución, los científicos deben contar con un material que permita realizar determinadas experiencias exigidas por el estudio de un proyecto.

En apartados anteriores se apuntaba que durante los primeros decenios del siglo XX, Morgan y sus colaboradores lograron aumentar significativamente los conocimientos sobre la herencia en gran medida gracias a las características del insecto que utilizaron para sus experimentos: la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*. Alcanzada ya la mitad del siglo XX, el objetivo de los genetistas había cambiado. La cuestión prioritaria era en esas fechas precisar la naturaleza química de la herencia y analizar las funciones elementales de la célula. Para ello, los biólogos debieron buscar otro material de trabajo y se dedicaron principalmente a las bacterias y los virus³⁷, muy aptos para estudios de este tipo.

Expresado con otras palabras, la noción de que el proceso genético es de naturaleza bioquímica trajo aparejado un cambio en el material de investigación. Entonces, los microorganismos se revelaron muy útiles para el estudio de la herencia y las propiedades fundamentales de los genes. Al proporcionar información acerca de procesos biológicos básicos de forma más rápida que las células animales o vegetales,

³⁶ En realidad, debe apuntarse que en la formulación de la síntesis evolutiva habían grandes ausentes, como por ejemplo, los embriólogos o los microbiólogos.

³⁷ No olvidemos que hasta ese entonces, sólo habían sido estudiados como agentes causantes de enfermedades tanto en los seres humanos como en los animales y plantas.

su utilidad se hizo enorme. Sin ellos hubiese sido muy difícil demostrar que el ADN es la molécula que forma los genes, o bien descubrir procesos como la replicación de esta molécula, la síntesis de proteínas o descifrar el código genético, entre otros muchos logros. Igualmente, los virus también han contribuido a nuestra comprensión de la herencia, ya que los fundamentales trabajos de A. Hershey y Martha Chase marcaron el comienzo del papel de los fagos³⁸ en la Biología Molecular. Estos primeros estudios dejaron claro que los ácidos nucleicos son el material genético de todos los organismos vivos.

Como resultado, una vez admitida la función del ADN y propuesto, en 1953, el famoso modelo de la doble hélice como su estructura molecular³⁹, la Microbiología cobró gran protagonismo en el campo de la investigación molecular y, durante los 20 años que siguieron, los microorganismos reinaron soberanamente como vehículos de los descubrimientos más importantes.

Llegados a este punto también se debe hacer hincapié en que la inmediata aceptación que obtuvo la formulación de la doble hélice ha sido considerada como un reflejo de lo apropiado del modelo. Éste no sólo se ajustaba a los datos químicos y físicos, sino que la estructura sugerida era perfectamente adecuada para las funciones que el material genético requería. La secuencia lineal de los cuatro nucleótidos diferentes contenidos en una cadena de ADN podía representar la información genética necesaria para la producción de proteínas. La naturaleza bihelicoidal de la molécula permitía también aventurar un mecanismo por el cual podía dirigir su propia replicación antes de la división celular, de forma que cada célula adquiriese una dotación completa de instrucciones genéticas. En definitiva, el ADN demostraba poseer todos los atributos requeridos para constituir el sustrato de los genes, que a partir de este momento dejaron de ser unidades abstractas y se convirtieron en secuencias de nucleótidos.

La transición sufrida entonces por la Genética fue muy significativa, pues pasó de ser una disciplina fenomenológica y estadística a tener unas perspectivas químicas y moleculares tremendas: la herencia podía correlacionarse con la estructura molecular, y

³⁸ Los fagos, como sabemos, son los virus que infectan a las bacterias.

³⁹ Apostillemos aquí que la estructura de la molécula no se descubrió gracias a trabajos con microorganismos, sino básicamente al empleo de las técnicas de cristalografía de rayos X, que permitieron a la excelente cristalógrafa Rosalind Franklin obtener unas fotografías de alta calidad del ADN; y también a los modelos tridimensionales que Watson y Crick supieron crear e interpretar. Por supuesto, además de los conocimientos bioquímicos sobre la molécula de que ya se disponía a principios de los años cincuenta.

los principios biológicos establecidos durante un siglo de investigación podían ahora replantearse en términos moleculares⁴⁰. Además, se introdujo un concepto relativamente nuevo: el genoma, para describir el ADN total presente en los cromosomas típicos de cada especie.

PRINCIPALES APORTACIONES DE LA BIOLOGÍA MOLECULAR A LA EVOLUTIVA

En lo que respecta a la teoría evolucionista, es interesante reiterar que los descubrimientos moleculares tuvieron pocas repercusiones inmediatas. El núcleo central de la Biología Evolutiva era, como hemos visto, la Genética de Poblaciones, basada en el concepto corpuscular de los genes dispuestos linealmente en los cromosomas, es decir, el modelo de “las cuentas de un collar”. El cambio a un modelo de ADN casi no exigía más que una miniaturización conceptual: la sustitución de los genes como unidades mínimas de la herencia por ternas de nucleótidos o codones. Con el modelo estructural del ADN el gen dejaba de ser un punto en el cromosoma y pasaba a convertirse en una forma de información química. Estas nuevas nociones por lo tanto no alteraban lo esencial de los principios de la Genética de Poblaciones.

Otro aporte de la Biología Molecular a la Evolutiva, valorado desde el principio, se refiere a que el mecanismo de transcripción y traducción del código genético parecía ser un proceso de dirección única: la información pasaba desde el ADN hacia el resto de la célula, pero no se concebía una manera en que el ADN pudiese ser modificado por los componentes celulares entre los que está inmerso⁴¹. Esta noción tuvo una importante consecuencia por cuanto los caracteres adquiridos durante la vida de un organismo, como por ejemplo aquellos derivados del uso y desuso, no podrían afectar al ADN y por

⁴⁰ Los principios biológicos replanteados ahora desde una perspectiva molecular pueden resumirse como sigue. Los cromosomas homólogos no sólo se parecen en su aspecto, sino que contienen moléculas de ADN cuyas secuencias de nucleótidos son muy parecidas. Los genes son segmentos de la cadena de ADN. Los alelos difieren entre sí en sus secuencias de nucleótidos; un cambio en una secuencia de nucleótidos de un gen puede modificar su función y provocar la aparición de un carácter alterado. Tales cambios en la secuencia de ADN, especialmente si provocan cambios detectables en las características de un organismo, se denominan mutaciones. La recombinación entre cromosomas homólogos durante la meiosis es, a nivel molecular, la rotura de dos moléculas bihelicoidales de ADN, y la reunión posterior de los fragmentos de una con los de la otra, de forma que se generan nuevas combinaciones de ADN. La duplicación de los cromosomas durante el ciclo de vida celular (tanto mitótico como meiótico), refleja la duplicación (o replicación) de las dobles hélices de ADN.

⁴¹ Hasta ahora, la excepción más conocida es la transcripción inversa (síntesis de ADN a partir de ARN), observada por primera vez en un tipo de virus: los retrovirus, portadores de un enzima especial, la transcriptasa inversa.

tanto no se heredarían. Ponía, al menos por el momento, el punto final a una larga polémica omnipresente entre los evolucionistas.

Sin embargo, el gran aluvión de descubrimientos moleculares que tuvo lugar después de los años sesenta empezó a provocar fracturas en los límites de la Biología clásica, lo que inevitablemente trajo aparejado un debilitamiento de la síntesis evolutiva. La aplicación de las nuevas y poderosas tecnologías moleculares iba desvelando una complejidad en la organización del material hereditario mucho mayor de la esperada, lo que generaba cierta perplejidad en los expertos. En este punto hay que anotar que, como toda ciencia, la Biología ha pasado ciclos con períodos de optimismo seguidos de otros de depresión. Con la llegada de la era molecular, se vivió una época de optimismo fantástico, como si todas las cuestiones planteadas desde la antigüedad fueran repentinamente a ser resueltas gracias al poder de la doble hélice. No obstante, las técnicas que inicialmente resultaron tan válidas para la bacteria *Escherichia coli* —el principal material de trabajo de los primeros biólogos moleculares— funcionaban mal en los organismos pluricelulares, y esto trajo consigo un período de depresión. Parecía que los eucariotas pluricelulares estuvieran condenados a permanecer fuera del alcance de los métodos que habían hecho maravillas con los microorganismos.

Pero los años setenta vieron otra revolución extraordinaria dentro de las Ciencias Biológicas: el nacimiento de una nueva metodología, la tecnología del ADN recombinante (ADNr) o Ingeniería Genética. El péndulo volvió entonces a oscilar y el optimismo a renacer: el desarrollo de la tecnología del ADNr facilitó de manera notable el acceso a cualquier segmento de cualquier genoma. Esta accesibilidad permitió empezar a superar las dificultades impuestas por la complejidad de los genomas eucariotas y por las complicaciones inherentes a su análisis científico. El material genético de tales organismos empezó a estudiarse al mismo nivel fundamental que, hasta hace no muchos años, sólo se había conseguido en bacterias.

Por añadidura, la universalidad de las técnicas del ADN recombinante hizo posible no sólo el acceso a los genomas de virtualmente cualquier organismo contemporáneo, sino incluso a los restos de organismos extinguidos o muertos hace miles de años. Emergía entonces la fascinante posibilidad de realizar estudios comparativos entre materiales genéticos antiguos y modernos. Las claves sobre la historia de la evolución del genoma podrían empezar a desvelarse y la tecnología del ADNr abría unos horizontes tan novedosos como prometedores. Estaba claro que empezaba un nuevo período de optimismo. La posibilidad de analizar minuciosamente las moléculas y, en particular, los

genes de todos los organismos podría transformar por completo nuestra representación del mundo vivo.

No es por lo tanto sorprendente que los biólogos evolucionistas se lanzaran con ímpetu al estudio molecular de los mecanismos evolutivos y a la nueva visión de los procesos genéticos. A resultas de todo ello, aunque la teoría sintética prevaleció en el pensamiento evolucionista de manera más o menos consensuada durante unos 15 años, la revolución molecular facilitó el que surgiesen cuestionamientos procedentes de distintas ramas de la Biología. Cabe apuntar que algunas de las críticas que empezaron a plantearse en aquellos años eran bastante incisivas, pues exigían innovaciones radicales en el pensamiento de muchos evolucionistas. El debate evolutivo originado en consecuencia se volvió extraordinariamente complejo, no exento de disputas marcadas por virulentos enfrentamientos entre escuelas distintas, cuyos efectos han cristalizado en una innegable erosión del aparente consenso inicial.

Dado el objetivo del presente libro, consideramos que nos disiparíamos en exceso si entrásemos a analizar la polémica existente en torno a la teoría sintética. Por esta razón, nos limitaremos a señalar que hoy, a principios del siglo XXI, son cada vez más numerosos los biólogos que defienden la necesidad de una nueva síntesis evolutiva: “la teoría sintética se ha quedado ya demasiado pequeña y debe rejuvenecer”. Insistimos en que escapa a los límites de nuestro trabajo entrar en este debate, pero dada su trascendencia sí creemos oportuno ofrecer unas breves pinceladas para que, y sólo a título de ejemplo, puedan servir de aproximación sucinta al estado actual de la cuestión.

En línea con lo expuesto, cabe apuntar que los reproches expresados ante la teoría sintética en los últimos años proceden de distintos campos de la Biología, algunos de los cuales quedaron parcial o totalmente excluidos de su formulación inicial. Es el caso de la Paleontología, la Biología del Desarrollo o la Microbiología. Sin embargo, sucede que los desacuerdos, cualquiera sea su procedencia, tienen esencialmente una diana común: el poder de la selección natural como mecanismo evolutivo.

Acerca de la selección natural ha habido, y sigue habiendo, virulentas discusiones e interminables controversias. Como es obvio, se trata de un tema de gran trascendencia, y por ello consideramos oportuno incluir a continuación un breve esbozo sobre las argumentaciones más destacadas que distintos biólogos evolutivos han esgrimido. Esta sucinta revisión pretende abrir puertas que permitan nuevas

perspectivas frente a ciertas proposiciones críticas, sobre todo aquellas emitidas desde disciplinas que últimamente han experimentado un considerable crecimiento.

POLÉMICAS EN TORNO A LA SELECCIÓN NATURAL

El debate alrededor de la selección natural es, como sabemos, una disputa que viene de antiguo. Destacados estudiosos han señalado que la teoría de la selección natural no ha conseguido ni un momento de paz desde que fue formulada por primera vez. La polémica hoy renace inmersa en acaloradas discusiones porque cada vez son más los evolucionistas que no aceptan la selección natural como única causa del cambio evolutivo, y ponen seriamente en duda su potencialidad para originar nuevas especies.

Es oportuno traer a colación que incluso el mismo Darwin fue en principio bastante flexible. Así, por ejemplo, en la primera edición del *Origen* afirmaba: “Estoy convencido de que la selección natural ha sido el medio de modificación más importante, pero no el único”. Darwin reconocía la naturaleza multifactorial del cambio evolutivo, es decir, que la selección natural por sí sola no basta para explicar el origen de la totalidad de las especies. Fue el primero en poner en duda que todos los caracteres de los organismos vivientes representasen el resultado de adaptaciones o, dicho en otras palabras, Darwin no fue un naturalista “pan-seleccionista”, como posteriormente se revelaron sus seguidores, sino que aceptaba la intervención de otros factores junto a la selección natural. Su opinión fue menos rígida y más abierta que la expresada por sus posteriores seguidores, quienes llegaron a afirmar que todos los caracteres de los organismos vivientes eran adaptativos y, por tanto, resultantes de la selección natural.

Hoy día puede afirmarse que en los últimos 30 años la selección natural se ha visto sometida a un minucioso examen, y los resultados han mostrado que los casos que evidencian su papel en la aparición de nuevas especies son, en realidad, poco convincentes: ni los ejemplos más significativos prueban que haya surgido una nueva especie por selección. No pocos expertos sostienen que ha resultado prácticamente imposible demostrar de manera concluyente, por más veces que se ha intentado, que la selección natural es una explicación válida del origen de las especies. Por otra parte, incluso si pudiera demostrarse que las especies relacionadas derivan unas de otras por

selección gradual, los taxones superiores⁴² son demasiado distintos como para poder asumir su origen basado en una evolución gradual por selección natural.

Por añadidura, el papel de la selección natural no sólo se ha cuestionado por su capacidad de generar nuevos taxones, sino que también sus posibilidades para determinar la variabilidad genética de las poblaciones ha generado importantes desavenencias. A las viejas dudas se les sumaron nuevas cuando el empleo de las técnicas de la Biología Molecular puso de manifiesto que la variabilidad molecular de los genes es inmensa, mucho mayor de la que la teoría sintética suponía.

Sin pretender entrar en detalles, pero asumiendo que unos resultados como éstos no pueden obviarse, hemos considerado de interés apuntar que, en 1966, el prestigioso genetista norteamericano R. Lewontin describió por primera vez de modo cuantitativo la existencia de los llamados *polimorfismos*, o sea, que los genes a escala molecular son altamente variados. Este autor, junto a un equipo de colaboradores, puso de manifiesto que en una población natural pueden existir centenares de versiones moleculares de un mismo gen, un número infinitamente mayor que el tradicionalmente supuesto. Estos hallazgos perturbaron seriamente los modelos clásicos de la Genética de Poblaciones, ya que la selección natural no puede mantener una multiplicidad de versiones génicas como la detectada.

Además, los resultados de Lewontin eran coincidentes con el modelo neutralista de la evolución propuesto por el japonés Motoo Kimura, también en la década de los sesenta. Según este autor, la mayoría de las mutaciones son neutras, es decir, no tienen ninguna repercusión detectable sobre el organismo⁴³. La frecuencia de estos genes neutros fluctuaría en las poblaciones naturales con el paso del tiempo simplemente por azar, y por ende, ciertos genes no tendrían más probabilidades que otros de pasar a la siguiente generación. La evolución molecular no estaría entonces regulada por la selección natural. En esta línea, en 1974 el propio Lewontin señalaba que la Genética de Poblaciones “corría el peligro de aparecer como un mero ejercicio de lógica formal, sin relación con el mundo real”.

⁴² Hay que anotar que los taxones son categorías cada vez más inclusivas en las que los biólogos agrupan a los seres vivos que comparten un conjunto definido de caracteres, para poder estudiarlos. Así, las *especies* se agrupan en *géneros*, éstos en *familias* y así sucesivamente.

⁴³ El modelo neutralista de Kimura concretamente señala que, en lo que respecta a la supervivencia y reproducción de las especies, los genes mutados mayormente serán tan efectivos como aquellos a partir de los cuales se originaron.

A pesar de lo expuesto, conviene reiterar aquí que críticas como las apuntadas no ponían en duda (ni tampoco ocurre hoy) el origen común de todos los seres vivos. Esto es, la idea de Darwin de que la vida es un sistema único que se diversifica y vuelve a diversificarse, a medida que cada especie diverge de una fuente inicial, ha sido constantemente corroborada por los descubrimientos procedentes de las distintas ramas de la Biología (incluso por aquellos más recientes). Igualmente, debemos insistir en que nadie duda de la existencia de la selección natural y de su papel como mecanismo adaptador de los organismos a su entorno. Las discrepancias surgen al considerar el poder de este mecanismo. Para muchos, la selección natural no tiene poder creativo, o sea, que al carecer de capacidad creadora sólo se limita a eliminar aquellos organismos de una población que en un momento determinado están peor adaptados a las condiciones ambientales.

Con relación a este asunto, y dada su trascendencia, queremos subrayar que todavía hoy no se ha logrado establecer de forma consensuada cuál es el verdadero poder de la selección natural. La discusión vigente podría resumirse en la siguiente pregunta: ¿Son los organismos seres pasivos, la materia prima que la selección natural moldea, o por el contrario, los organismos son los protagonistas y la selección natural es una fuerza pasiva que se limita a confirmar el rumbo que los propios seres vivos imprimen a la evolución?

Entre los múltiples esfuerzos realizados con el fin de intentar responder a este interrogante, creemos que el extraordinario descubrimiento realizado en la década de los cuarenta por la genetista Barbara McClintock podría resultar muy esclarecedor. Estamos refiriéndonos al complejo fenómeno de la *transposición*, al que trataremos de resumir seguidamente.

LA TRANSPOSICIÓN, ¿UN MECANISMO EVOLUTIVO?

En las últimas décadas ha empezado a considerarse con más formalidad la transposición y el posible papel de los transposones⁴⁴ en el origen de nuevas especies. La existencia de elementos móviles dentro del genoma representa un descubrimiento extraordinario que como decíamos realizó la brillante genetista Barbara McClintock (1902-1992) a finales de la década de 1940 trabajando con plantas de maíz, aunque la

⁴⁴ Recordemos que los *transposones* son fragmentos de ADN que llevan uno o más genes, limitados en cada extremo por secuencias de inserción idénticas, lo cual les confiere capacidad de desplazarse de un sitio a otro del genoma. También suelen llamarse "genes saltadores".

comunidad científica no se hizo eco del hallazgo hasta bien entrada la década de 1970. Para esta autora, y también para importantes biólogos actuales, los elementos móviles con sus desplazamientos pueden provocar modificaciones imprevistas en el genoma capaces de acelerar el ritmo evolutivo. De hecho, ya se ha comprobado que su índice de movilidad es muy superior al índice de mutaciones espontáneas, por lo que los genes saltadores representan una fuente importante de variación genética. Ofrecen entonces la posibilidad de una rápida adaptación a nuevas condiciones del medio.

Pero en realidad, se trata de un tema altamente controvertido, ya que con la transposición se pone de manifiesto un mecanismo que permite a las estructuras genéticas responder a las necesidades del organismo en relación al entorno. La transposición facilita indirectamente la posibilidad de que cambios inducidos por el medio ambiente sean transmitidos genéticamente. Para un creciente número de científicos, semejante posibilidad no es una herejía, pues están convencidos éstos de que la capacidad de los organismos para reprogramar su ADN no implica ningún tipo de vitalismo acientífico. Al contrario, la reestructuración genómica producida por la actividad de los genes saltadores, y su estabilización posterior, podría dar lugar a nuevas especies e incluso nuevos géneros. La transposición se convertiría entonces en una fuerza motriz de la evolución.

La polémica generada a partir de afirmaciones de este tipo salta a la vista, puesto que, como hemos señalado en varias ocasiones, durante más de cincuenta años los biólogos han hecho importantes esfuerzos para eliminar del pensamiento evolucionista los últimos vestigios de teleología y, en particular, las reiteradas emergencias de la evolución lamarckiana. Así, en esta línea, la mayoría de los expertos consideran actualmente que si bien la transposición posibilita una evolución más rápida de la tradicionalmente aceptada, no debe olvidarse que el cambio genético sigue siendo aleatorio, y que el “dogma central” y la selección natural permanecen en su esencia intactos. No obstante, los más heterodoxos creen que en realidad el descubrimiento y aceptación del fenómeno de la transposición implica un profundo cambio en el pensamiento biológico por la contradicción fundamental manifiesta entre las propiedades dinámicas del cromosoma hoy aceptadas y la visión estática precedente.

De hecho, en la actualidad la mayoría de los expertos admite que el mecanismo de escisión de fragmentos de ADN y su soldadura posterior es tan antiguo como la vida

misma. Recordemos que este fenómeno se observa durante la meiosis con el intercambio de fragmentos entre cromosomas homólogos, o durante la maduración del ARN con la escisión de los intrones y la soldadura de los exones. Por otra parte, la reordenación del ADN muestra no sólo su capacidad de fragmentación y unión, sino también que la organización de las secuencias de esta molécula no está fijada de manera rígida. Más bien al contrario, las reordenaciones del material genético pueden proporcionar —y haberlo hecho en el pasado— oportunidades para nuevas respuestas a las condiciones ambientales, facilitando así el cambio evolutivo.

En la actualidad son ya muchos los biólogos evolucionistas que admiten que los genomas se encuentran en estado de cambio dinámico y que, en la escala temporal evolutiva, la norma es la existencia de una notable redistribución de los genes en los cromosomas. En consecuencia, es considerable el número de investigadores que creen que se impone un replanteamiento de la relación existente entre el genoma y su entorno, explorando nuevas vías por las que el ADN puede responder a las influencias del medio. Así pues, hay quienes piensan en la posibilidad de que investigaciones futuras revelen que la complejidad interna del genoma no sólo permite programar el ciclo de vida del organismo, guardando fidelidad a las generaciones pasadas y venideras, sino incluso reprogramarse frente a una presión ambiental suficiente, realizando así una especie de “aprendizaje” a partir de la experiencia del organismo.

Sugerencias como las expuestas se apoyan en que se ha observado, en condiciones experimentales de laboratorio, que es posible aumentar el índice de desplazamiento de los genes saltadores, por ejemplo sometiendo los organismos a situaciones ambientales extremas específicas (temperatura, oxígeno, productos químicos...). La influencia del medio ambiente y del estrés genómico (por ejemplo, presencia de un cromosoma sobrenumerario, o una invasión vírica) en la transposición está resultando cada vez más clara. Los elementos P de drosófila muestran también que se pueden transferir fragmentos de ADN incluso entre especies. Además, se ha conseguido trasladar genes a posiciones diferentes en los cromosomas de drosófila. La recolocación artificial ha dado como resultado un color de ojos diferente en la descendencia de la mosca; este nuevo color fue heredado después por sus descendientes, a pesar de que los genes siguieron siendo los mismos.

Resultados como éstos, sumados a los descubrimientos de Barbara McClintock en el maíz sobre la posible acción del ambiente en el genoma, están potenciado entre algunos biólogos evolutivos el surgimiento de una polémica corriente de pensamiento: los

nuevos lamarckianos, descontentos con el modelo de un dogma genético estático, totalmente insensible al entorno a no ser por la selección de mutaciones casuales. Estos investigadores relacionan genes saltadores y herencia de caracteres adquiridos; opinan que los elementos móviles pueden ayudar a los organismos a adaptarse a su medio. No obstante, como apuntábamos más arriba, no debemos olvidar que este pensamiento tan innovador es todavía hoy bastante minoritario. Para muchos es pura herejía.

En cualquier caso, hay que subrayar que fenómeno de la transposición ha resultado tan enriquecedor, a la hora de aumentar nuestra comprensión del mundo vivo, que le valió a su descubridora, la citada Barbara McClintock, el premio Nobel de Medicina y Fisiología en 1983. Resaltemos que la científica durante su conferencia en la entrega del valorado galardón sostuvo firmemente que el estrés y la respuesta del genoma a él puede impulsar la formación de nuevas especies. O sea, que tuvo la audacia de defender sin ambages que la reorganización del genoma representa nada menos que un mecanismo por el cual puede ocurrir la evolución. Mecanismo que relegaría a la selección natural a un papel mucho más secundario: sería una fuerza pasiva que sólo refinaría el rumbo que imprimen los propios organismos a la evolución.

Una vez hecho este somero análisis, queremos también mencionar otras aportaciones recientes al debate evolutivo. Se trata de aquellas procedentes de la Paleontología, la Biología del Desarrollo y la Microbiología.

VERSIONES CONTRAPUESTAS DESDE LA PALEONTOLOGÍA: EL DEBATE SOBRE EL RITMO EVOLUTIVO

En el seno del paradigma darwiniano sigue vigente una conocida y vieja cuestión: si en la naturaleza no se producen saltos, si la evolución ocurre gradualmente y por cambios pequeños, ¿por qué son tan poco frecuentes los sucesivos estadios intermedios entre una especie y otra? Para Darwin este vacío se justificaba porque el registro fósil es incompleto, lo que en su época no dejaba de ser cierto. Sin embargo, los restos fósiles hallados desde aquellos tiempos hasta la actualidad han aumentado de manera formidable: hoy existe un registro fósil considerablemente más rico. Pero las innumerables formas de transición entre las especies que deberían encontrarse si la evolución hubiese sido todo lo gradual que propone la teoría sintética, siguen brillando por su ausencia.

Algunos autores han argumentado que la especiación se produce en poblaciones pequeñas y aisladas y, por lo tanto, las posibilidades de fosilización son notablemente

bajas. De ahí que no se encuentren las formas intermedias o que éstas sean tan escasas⁴⁵. Para otros defensores del darwinismo clásico, la aparición brusca de las especies se debe a que éstas proceden de lugares distintos de donde se han hallado sus fósiles. O sea, las especies pueden originarse en una determinada región y después migrar; su descubrimiento, sin el hallazgo de formas intermedias, no representaría entonces una especiación súbita realizada *in situ*. Sin embargo, todos estos argumentos presentan un punto débil importante: en la actualidad se dispone de más de 250.000 especies fósiles catalogadas que muestran cambios bruscos. La elevada cantidad de formas intermedias que teóricamente deberían haberse producido pero que no se han encontrado, probablemente se debe a que en realidad nunca han existido.

En esta esfera, algunos investigadores —sobre todo paleontólogos— iniciaron a partir de los años setenta una progresiva contestación a la teoría sintética, básicamente fundamentada en las evidencias que sugieren cada vez con más fuerza, y en contra de las expectativas del modelo gradual darwiniano, que la evolución opera, al menos en algunos casos, a empujones o a saltos. Estos autores están en la línea apuntada más arriba: las discontinuidades detectadas no deberían achacarse a un registro fósil incompleto, sino a que ciertas formas intermedias nunca existieron: la evolución también puede dar saltos. Al hilo de este argumento, en 1972, los paleontólogos Niles Eldredge, del Museo Americano de Historia Natural, y Stephen Jay Gould, de la Universidad de Harvard, fueron los pioneros en proponer una teoría no gradual para explicar la evolución: el Modelo Evolutivo de los Equilibrios Interrumpidos⁴⁶.

Según este modelo, la especiación a lo largo de la historia de la vida ha sido, en muchos casos, el resultado de uno o varios sucesos de evolución rápida. Las especies serían conjuntos muy estables que se mantienen durante largos períodos de tiempo, llamados de *estasis*, en equilibrio con el medio. Estos largos períodos de equilibrio se verían interrumpidos por acontecimientos poco frecuentes en los que tendría lugar la formación de nuevas especies. El modelo resulta coherente con el registro fósil, que

⁴⁵ Este argumento se basa en la idea concebida por Ernst Mayr en 1954, quien sostenía que la evolución es muy lenta en las grandes poblaciones pero rápida en las pequeñas. Así, mientras las especies con poblaciones numerosas permanecerían sin grandes cambios (estables o "estáticas") durante largos períodos de tiempo, en las poblaciones pequeñas se podrán producir importantes novedades evolutivas en poco tiempo. Estas poblaciones pequeñas serían "poblaciones fundadoras", localizadas en regiones periféricas parcial o totalmente aisladas de las demás poblaciones de la especie.

⁴⁶ También se ha llamado "Modelo de los Equilibrios Puntuados", pero, como señala el profesor López Fanjul de Universidad Complutense de Madrid, este nombre es una traducción errónea del concepto inglés "*punctuated equilibria*". También hablaremos de este tema en capítulo dedicado a Elisabeth Vrba.

muestra formas de vida totalmente nuevas surgidas con bastante rapidez a escala geológica⁴⁷.

Los defensores del modelo de los equilibrios interrumpidos recuperaron los conceptos de *microevolución* y de *macroevolución*⁴⁸, precisando que el primero hace referencia a los procesos que generan la diversidad dentro de una misma especie, mientras que, por el contrario, el segundo, la macroevolución, implica el surgimiento de especies distintas, y también de los taxones superiores. Estos científicos no niegan, en absoluto, la eficacia de la selección natural ni los mecanismos de evolución típicos de la teoría sintética; simplemente afirman que hay un desacoplamiento entre microevolución y macroevolución, y que ésta no es necesariamente una consecuencia de aquella —o lo que es lo mismo, la microevolución conduciría a la adaptación y la macroevolución daría lugar a la especiación; no siempre la última sería consecuencia de la primera—. En este ámbito incluyen ejemplos como el caso de las ballenas y los murciélagos, procedentes ambos de mamíferos terrestres con cuatro patas, pero con unas diferencias observables demasiado importantes como para haber aparecido por microevolución⁴⁹ (es decir, variación progresiva de frecuencias génicas). En resumen, en el modelo de los equilibrios interrumpidos la especiación es un fenómeno diferente al de la adaptación de las poblaciones; la especiación sería un proceso macroevolutivo, mientras que la adaptación sería uno microevolutivo.

Quienes sostienen el modelo de los equilibrios interrumpidos razonan que todos los aspectos de la teoría sintética se han probado y verificado tanto a escala de población como de subespecie. Sin embargo, la teoría sintética en relación con acontecimientos macroevolutivos no ha sido probada. En consecuencia, cabe preguntarse si la adaptación es tan significativa en la evolución de los taxones superiores como lo es en microevolución. Y así, cada vez son más los que opinan que las reglas de la

⁴⁷ La complejidad de este tema queda reflejada en que ciertos especialistas han matizado que, cuando Eldredge y Gould propusieron su modelo por primera vez en 1972, éstos hacían referencia a que la evolución podía ocurrir a saltos, esto es, de manera discontinua; mientras que con posterioridad los autores han puntualizado que, en realidad, se trata de una evolución rápida, o sea, continua pero acelerada porque tiene lugar en un tiempo geológico breve. Esto significaría un caso extremo de evolución filética o anagénesis (la evolución normal y corriente). Sin embargo, también se ha advertido que si el cambio, cuando se produce, es muy rápido, entonces puede llegar a ser un salto. Resulta evidente que la diferencia entre evolución muy rápida y salto evolutivo está cada vez menos clara.

⁴⁸ Recordemos que los términos macroevolución y microevolución fueron propuestos por primera vez en la década de 1940 por el paleontólogo G. G. Simpson, uno de los fundadores de la teoría sintética.

macroevolución son distintas de las de la microevolución. Aunque, por otra parte, estos defensores del nuevo modelo no tienen pretensiones exclusivistas. La transformación gradual puede ocurrir y ocurre, si bien su frecuencia relativa es baja, en tanto que el equilibrio interrumpido representa el modo y el ritmo predominantes en el cambio evolutivo.

En otra esfera, son también los paleontólogos los que hacen más hincapié en que la adaptación, resultante de la acción de la selección natural, plantea incómodas contradicciones. Estas contradicciones se basan en que muchos defensores a ultranza de la teoría sintética sostienen, como ya hemos indicado, que la selección natural es responsable de la aparición de cualquier tipo de rasgo morfológico. Sin embargo, este adaptacionismo parece excesivo, ya que no todos los caracteres de un organismo tienen que ser el resultado de una adaptación. La búsqueda de un sentido de este signo para todas las partes de un ser vivo —es decir, considerar cualquier carácter como si tuviera una función o propósito—, podría con frecuencia ser inadecuada, errónea e incluso perjudicial. De hecho, existen caracteres biológicos que se presentan sin más, como consecuencia de otros aspectos fundamentales. En otras palabras, las modificaciones de ciertas partes del cuerpo pueden ser el resultado de la modificación de otras partes, y por ello muchos caracteres no obedecen necesariamente a una razón utilitaria. A este respecto se ha alegado que un organismo no es una colección de rasgos aislados sobre los que actúa la selección natural, sino un todo integrado que no puede interpretarse fragmentado en estructuras.

Maticemos, no obstante, que con este tipo de argumentos no se pretende negar la selección natural darwiniana, de cuya existencia nadie duda; lo que se intenta demostrar con ellos es que el adaptacionismo, o la idea de que la selección darwiniana es efectivamente responsable de cualquier rasgo morfológico de los organismos, no es válido. Esta postura no implica dudar de lo evidente: en la naturaleza hay adaptación por doquier, y las estructuras bien adaptadas se han desarrollado por medio de la selección natural. Ningún biólogo serio tiene nada que objetar a esto. Pero, insistimos, el adaptacionismo extremo, que sostiene que toda estructura presente en la naturaleza, salvo raras excepciones, tiene que explicarse como resultado de la selección natural,

⁴⁹ En este sentido, algunos expertos han calculado que el origen por microevolución del ala de un murciélago a partir de un mamífero cuadrúpedo requeriría unos ¡2.000 millones de años!, recordemos que los primeros animales emergieron hace unos 600 millones de años.

es lo que parece hoy poco convincente. El paradigma adaptacionista sería demasiado dogmático.

En definitiva, no hay duda de que la selección natural es una fuerza enormemente poderosa. Pero, según el criterio de cada vez más autores, su forma canónica es simplemente incapaz, por extrapolación, de explicar las grandes fuerzas que perfilan la historia de la vida. Entroncando con lo expuesto, se desprende que si las especies —al menos en su mayoría— no surgen por una transformación lenta y gradual de otras preexistentes, como supone la teoría sintética, es entonces necesario proponer algún mecanismo alternativo. Y efectivamente, a lo largo de las últimas décadas del siglo XX han visto la luz interesantes teorías, algunas de las cuales son muy sugerentes y, además, están sostenidas por científicos de innegable prestigio, que insinúan novedosas perspectivas. Traeremos a colación seguidamente algunas contribuciones procedentes de la Biología del Desarrollo, que pueden arrojar algo de claridad sobre la evolución sin formas intermedias.

LA BIOLOGÍA DEL DESARROLLO, UN PUENTE ENTRE LA BIOLOGÍA MOLECULAR Y EL SER VIVO COMPLETO

Si metafóricamente se considera la teoría de la evolución como la construcción de una figura con un diseño intrincado, como si fuese un “rompecabezas gigante” en donde diversas disciplinas que estudian la naturaleza, como la Geología o la Genética, deben encajar, entonces la Biología del Desarrollo, según muchos autores, es la mayor de las piezas que faltan.

La Biología del Desarrollo tiene como fin el estudio de los procesos por los cuales una sola célula, el óvulo fecundado o cigoto, se convierte en millones de células que actúan de manera coordinada y armoniosa: el organismo completo. Es interesante puntualizar que, en la voz de importantes expertos, el desarrollo embrionario o Embriología⁵⁰ es uno de los campos de trabajo más complejos del estudio de los organismos pluricelulares, aunque aquí sólo mencionaremos una de sus múltiples facetas: sus posibles aportaciones a la teoría evolucionista.

Desde una perspectiva evolutiva, hay que apuntar como primer dato que la teoría sintética ha excluido tradicionalmente de sus postulados al desarrollo embrionario. O sea,

⁵⁰ Biología del Desarrollo y Embriología pueden considerarse, en términos generales, sinónimos, y éste es el criterio que seguiremos aquí.

ha pasado directamente del estudio de los genes, contenidos en la primera célula del nuevo organismo, el cigoto, al estudio del organismo completo, dejando a un lado todos los complejos procesos que tienen lugar a lo largo del período que está en medio: la ontogénesis⁵¹. Así pues, durante la primera mitad del siglo XX hasta prácticamente los años ochenta, la Embriología ha estado relegada a un plano secundario, dado que la teoría sintética sólo atendía a los genes y al ser vivo capaz de enfrentarse a un entorno que lo selecciona.

Hoy, sin embargo, no puede olvidarse que un organismo adulto tiene una arquitectura determinada, resultado del desarrollo del embrión a partir del cual se ha originado, y por ello hay que asumir que la Biología del Desarrollo se está revelando capital para entender la evolución. Su baza principal consiste en que permite construir un nexo de unión capaz de acercar dos campos de investigación tradicionalmente muy alejados: la Biología Molecular y la Biología del ser vivo entero. El desarrollo sería pues la rama de la Biología donde se articulen puntos de vista moleculares y evolutivos en una disciplina coherente.

El renacimiento actual de la Biología del Desarrollo está estrechamente relacionado con un descubrimiento que, entre otros, ha resultado trascendental: los genes están organizados jerárquicamente. Con esto se quiere precisar que los genes no pertenecen todos a la misma categoría, sino que unos tienen niveles inferiores y otros los tienen superiores. Entre los primeros están los llamados *genes estructurales*, que son aquellos que elaboran los materiales para la construcción y el funcionamiento de las células. Pero proporcionar materiales no es construir, ya que dichos materiales deberán ensamblarse en estructuras armónicas, integradas en sistemas funcionales, células u organismos. La actividad de los genes estructurales debe, por tanto, ser dirigida; esto corre a cargo de las categorías superiores: los llamados *genes reguladores*. Las proteínas elaboradas por éstos no construyen células, sino que transmiten las instrucciones necesarias para dirigir la actividad de los genes estructurales en el espacio y en el tiempo. Algunos autores han señalado que en esta organización genética piramidal, los genes estructurales podrían compararse a los obreros, mientras que los reguladores serían los capataces, arquitectos, etc.

En el marco teórico de la síntesis evolutiva, el descubrimiento de las categorías génicas ha revestido gran importancia, puesto que esta teoría consideraba al

⁵¹ Ontogénesis: desarrollo embrionario de un organismo.

patrimonio genético compuesto únicamente por genes estructurales (y no podía ser de otra manera, dada la época en que se formuló la síntesis). Según el mecanismo tradicional, un grupo de genes responsable de la construcción de una determinada estructura debería mutar espontáneamente en numerosas ocasiones y en la misma dirección, para que las mínimas transformaciones se sumasen. Pero si, por el contrario, los genes no tienen todos la misma categoría, cabe entonces contemplar nuevos mecanismos evolutivos: una mutación en un gen regulador tendría consecuencias muy amplias, puesto que podría afectar a todo el conjunto de genes estructurales dependientes de él. Debe tenerse presente que el desarrollo implica una regulación selectiva de la actividad de los genes. Así pues, los mecanismos de regulación sugieren que pequeñas modificaciones genéticas serían capaces de generar grandes innovaciones en la forma corporal.

En definitiva, los nuevos hallazgos revelan que hoy ya no es posible considerar a los genes como unidades individuales independientes, sino como miembros de un conjunto complejo, organizado e integrado dentro de una amplia red. La magnitud del cambio ocurrido se aprecia mejor si recordamos que la Genética de Poblaciones trataba a los genes de manera individual y definía la evolución como modificaciones en la frecuencias génicas de una población a lo largo del tiempo. Pero si los genes poseen distintas categorías, los cálculos matemáticos acerca de los mencionados cambios de frecuencias requieren importantes correcciones para lograr ofrecer una explicación de lo que realmente ocurre en la naturaleza.

Abundando en lo expuesto, hay que subrayar que los genes reguladores, al controlar en el tiempo y en el espacio la expresión de los estructurales, dirigen una construcción que se despliega en tres dimensiones siguiendo una estricta sucesión de acontecimientos a lo largo de todo el desarrollo. Pequeños cambios en los sistemas de regulación que gobiernan la expresión génica podrían provocar gran diversidad de formas. Por ejemplo, bastaría con que un gen se expresase un poco antes o un poco después en el transcurso del desarrollo embrionario, o que se activase algo más en tejidos mínimamente diferentes, para que el producto final, el organismo completo, sufriese profundas modificaciones. Acontecimientos de este tipo pueden ilustrarse con los llamados *desfases cronológicos* o *heterocronías del desarrollo*, y su importancia evolutiva justifica que les dediquemos algo más de atención.

HETEROCRONÍAS DEL DESARROLLO

Se acaba de apuntar que el desarrollo consta de una serie de pasos que ocurren sucesivamente siguiendo un orden muy riguroso. No obstante, en esta cadena de acontecimientos algunos de ellos, no todos, pueden ser desplazados en el tiempo con respecto a otros acontecimientos que se mantienen fijos. Esta posibilidad constituye el origen de los desfases cronológicos o heterocronías a los que actualmente cada vez más biólogos consideran un importante mecanismo evolutivo, porque las diferencias en la velocidad de crecimiento entre las distintas partes del cuerpo serían capaces de engendrar importantes innovaciones morfológicas. Es decir, los desfases cronológicos, al provocar alteraciones de los parámetros del crecimiento, generan vías por las cuales diferencias genéticas mínimas pueden tener impactos morfológicos grandes. Por ejemplo, entre los fenómenos de desfase en el tiempo se encuentra el conocido como *neotenia*, que implica una prolongación de la etapa juvenil de manera que un organismo alcanza la madurez sexual antes de adquirir los caracteres físicos del adulto. El resultado será el mantenimiento de las características juveniles en la forma adulta del animal. Este hecho podría servir de explicación para aquellos casos en los que organismos con exiguas diferencias genéticas presentan, sin embargo, importantes desigualdades en su aspecto.

La neotenia es considerada un fenómeno evolutivo de cierta importancia y últimamente su interés se ha visto incrementado debido a que algunos autores lo han calificado como factor importante en la evolución humana. Es conocido que nuestra especie, *Homo sapiens*, posee muchas características similares a las de un simio infantil. En realidad, ya en 1926 se había sugerido que el ser humano podría representar un caso de neotenia, puesto que conserva en el estado adulto caracteres que en el chimpancé sólo existen en el estado juvenil. En efecto, la forma de la cabeza de un ser humano adulto guarda muy poca similitud con la de un chimpancé también adulto, pero en cambio es sorprendentemente semejante a la del simio joven. Por añadidura, aunque los huesos del cráneo de ambos tipos de fetos tienen la misma forma, los ritmos de crecimiento de los constituyentes de la cabeza son diferentes, y en un chimpancé llevan a la transformación del cráneo redondeado de un recién nacido al cráneo aplastado característico de un adulto; en las personas, por su parte, este aplastamiento no tiene lugar. En pocas palabras, en los simios prima el desarrollo de la cara y en los humanos el del cráneo⁵².

⁵² Los simios adultos se caracterizan por presentar la frente hacia atrás, los arcos supraorbitales marcados, fuertes mandíbulas, una caja torácica pequeña en relación con el esqueleto en general, y otras proporciones características. Los humanos adultos, por el contrario, poseen la frente alta, la cara aplastada,

Ciertos investigadores destacados, como el conocido científico S. J. Gould, han propuesto a la luz de estos estudios que el ser humano ha evolucionado a partir de antepasados antropomorfos, no por selección de caracteres particulares, como el cerebro grande o la falta de pelo, sino por una mutación en uno o unos pocos genes reguladores. Algunos de estos genes reguladores afectarían al proceso del crecimiento de los huesos del cráneo. El resultado explicaría las semejanzas entre los humanos adultos y las formas juveniles de sus parientes próximos. En definitiva, las diferencias entre humanos y grandes simios podrían deberse a unas pocas mutaciones en determinados genes reguladores. Hay que tener en cuenta que esta explicación, a pesar de su atractivo, es bastante especulativa, y por ello no goza de beneplácito amplio por parte de la comunidad científica.

En cualquier caso, lo expuesto permite sugerir que los desfases cronológicos constituyen una fuente de argumentos razonables en la candente polémica sobre la evolución sin formas intermedias: las heterocronías del desarrollo podrían explicar el surgimiento de nuevas especies sin un deslizamiento gradual desde antepasados a descendientes, e igualmente, sin grandes cambios en la información genética.

En función del interés evolutivo que ofrecen los genes reguladores, mencionaremos algunos otros descubrimientos más recientes relacionados con ellos. Su revisión hará posible atisbar, aunque sea de manera sucinta, uno de los aspectos más prometedores y sugerentes del estado actual de la cuestión evolucionista⁵³.

LOS GENES QUE DESENCADENAN LA EMBRIOGÉNESIS Y LOS GENES HOMEÓTICOS

Empecemos puntualizando que los interesantes hallazgos que a continuación se resumen han sido posibles gracias al empleo como material de trabajo de una vieja conocida de los genetistas clásicos: la célebre mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*. Una vez más, el pequeño insecto se ha convertido en el organismo preferido para la investigación, reencontrando así una nueva vida científica.

la nariz pequeña y sus mandíbulas son notablemente menores. Puntualicemos aquí que la idea de que el ser humano es, en cierto modo, un simio infantil no es nueva, ya que ha atraído durante más de un siglo a los estudiosos de la evolución.

⁵³ Cabe anotar aquí que la Biología del Desarrollo empezó a integrarse en la teoría sintética de la evolución básicamente a partir de la publicación de la obra de S. J. Gould en 1977: "*Ontogeny and Phylogeny*". Poco después, a comienzos de la década de 1980, otros descubrimientos confirieron gran fuerza a los estudios sobre embriología molecular.

Nos parece oportuno anotar que una de las mejores especialistas en Biología del Desarrollo, la bióloga alemana Christiane Nüsslein-Volhard (1942), en colaboración con el norteamericano Eric Wieschaus (1947), fue la descubridora de los primeros genes de control que se expresan durante el desarrollo embrionario. Ambos científicos consiguieron detectar los procesos que, en los primeros estadios de la vida, ponen en marcha el plan corporal del futuro organismo; y este descubrimiento, publicado en 1980, marcó un hito en la historia de la Biología del Desarrollo. Nüsslein-Volhard y Wieschaus identificaron, entre los miles de genes de drosófila, aquellos responsables de su conformación y fueron capaces de demostrar que la arquitectura de un organismo vivo se construye por etapas, y cada etapa está controlada por un grupo concreto de genes⁵⁴.

La importancia de este trabajo radicaba no sólo en los resultados propiamente dichos, de por sí muy valiosos, sino también en que metodológicamente desencadenó una impresionante catarata de investigaciones sobre el desarrollo embrionario, primero en drosófila y luego en otros animales, incluyendo vertebrados. Por consiguiente, los hallazgos de los dos investigadores fueron de una gran trascendencia: lograban romper una sólida barrera en el campo de la Biología del Desarrollo. Antes de 1980, estudiar Embriología había parecido una tarea con pocas esperanzas. De pronto, después de comprender unos pocos pasos, parecía mucho más simple. Una oleada de jóvenes científicos se dirigió a la búsqueda de otros genes que afectasen al desarrollo en drosófila y, posteriormente, los investigaron en nemátodos, ratones y otros animales.

El balance resultante fue que, a partir de la década de los ochenta, empezaron a combinarse las técnicas moleculares y las genéticas, y se tendió un fructífero puente entre los campos de la Biología del Desarrollo y la Biología Molecular. En otras palabras, la llamada revolución molecular ocurrida en la Biología a mediados de siglo y las poderosas técnicas desarrolladas posteriormente, permitieron el aislamiento y la clonación de los genes que controlan el desarrollo. Esto trajo consigo oportunidades sin precedentes generadoras de importantísimos descubrimientos sobre cómo se define el

⁵⁴ De hecho, Nüsslein-Volhard y Wieschaus hallaron que el primer grupo de genes que actúa en el desarrollo embrionario de drosófila tiene origen materno, y su finalidad es fijar los ejes del embrión (eje antero-posterior y eje dorso-ventral). A continuación, intervienen genes propios del cigoto, que dividen al embrión en segmentos. Luego, un tercer grupo de genes será responsable de la estructura detallada de cada segmento. Nüsslein-Volhard y Wieschaus propusieron, esencialmente, que los embriones se desarrollan a partir de la información codificada en algunos genes de origen materno y en gran número de genes cigóticos.

A propósito de esta aclaración, conviene recordar que la segmentación no es un fenómeno específico de los insectos. Es un principio del desarrollo común a todos los animales, también obvio en los primeros estadios del embrión humano.

plan corporal de los organismos vivos. Podría afirmarse que gran parte del explosivo progreso de la Biología del Desarrollo contemporánea surgió cuando se acopló la Biología Molecular al análisis genético clásico.

Fruto de esta ebullición investigadora fue la inmediata demostración de que la mayoría de los genes que controlan el desarrollo de la mosca de la fruta regulan también importantes procesos en otros animales, incluido el ser humano. La Biología del Desarrollo llegó así a una conclusión totalmente inesperada: el desarrollo de todos los embriones aparece sustentado por principios comunes. Esto quiere decir que los mecanismos biológicos del desarrollo son básicamente los mismos en especies muy alejadas filogenéticamente: tipos de genes semejantes controlan el desarrollo embrionario temprano de drosófila y de gran número de otros organismos, incluido el ser humano. O sea, que bajo la gran diversidad de estructuras que se generan a lo largo del eje antero-posterior de un animal (como las patas de los vertebrados o las alas de los insectos) subyace el mismo grupo de genes. En consecuencia, puede afirmarse que los mecanismos de control genético se han preservado casi sin cambios a través de más de 600 millones de años de evolución.

A este respecto, son oportunas las palabras del profesor de investigación Antonio García Bellido, del Centro de Biología Molecular de Madrid (CSIC-UAM): “Durante mucho tiempo la Biología ha estado fascinada por la diversidad, y lo que la Biología del Desarrollo ha descubierto es que hay reglas conservadas, que la diversidad no tiene más que un aspecto estético y que, desde el punto de vista de su generación, organismos muy diversos responden a leyes básicas [...]. Es sorprendente haber encontrado la lógica de la construcción de los organismos conservada por la evolución en animales tan distintos como una mosca y un ratón separados evolutivamente hace más de 650 millones de años”.

La recompensa a este esfuerzo, indicadora de la profunda influencia de la investigación llevada a cabo por Nüsslein-Volhard y Wieschaus en la Biología del Desarrollo, se vio plasmada en la concesión en 1995 del Premio Nobel de Medicina y Fisiología, que compartieron con el norteamericano Edward Lewis (1939). Hay que apuntar aquí, en relación con este último premiado, que sus descubrimientos también estaban realizados sobre genes reguladores.

Edward Lewis fue uno de los pocos genetistas que durante los años de máximo predominio de los microorganismos no abandonó a la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*, pues desde la década de 1940 había dedicado sus esfuerzos a estudiar

mutaciones muy aparatosas en el citado insecto, como la presencia, por ejemplo, de un par de alas extra. Al hilo de sus trabajos, Lewis logró encontrar los genes responsables de controlar estadios muy tempranos del desarrollo embrionario, a los que llamó *genes homeóticos*.

Los genes homeóticos están implicados en la arquitectura del organismo y se les ha llamado también “arquitectos universales”, pues controlan el plan de organización del cuerpo asegurando que durante el desarrollo los órganos se formen en el sitio justo y en el momento apropiado. Los genes homeóticos confieren identidad posicional a las células embrionarias a lo largo de los ejes antero-posterior y dorso-ventral del cuerpo, de manera que el embrión va adquiriendo su forma tridimensional o arquitectura. Edward Lewis pudo demostrar que los cambios del plan corporal se deben, en muchos casos, a mutaciones de los genes homeóticos. Es decir, sus experimentos le llevaron a probar que la forma de la mosca está gobernada por los genes que confieren a las células identidad espacial. Debemos puntualizar que los resultados de Lewis, aunque se publicaron a lo largo de las décadas de 1950 y 1960, sólo se comprendieron a finales del decenio de los setenta.

Después de que los trabajos de Nüsslein-Volhard, Wieschaus y Lewis fueran reconocidos por la comunidad científica, distintos equipos de investigación empezaron a aplicar con gran entusiasmo las potentes técnicas moleculares a los genes reguladores del desarrollo. Como indicábamos más arriba, esta actividad investigadora generó un alud de nuevos datos que, por una parte, ha contribuido a confirmar que el fenómeno del desarrollo, por sorprendente que parezca, encubre en realidad un mecanismo universal: se sostiene sobre pilares que son, básicamente, comunes a todo el reino animal. Pero, además, la nueva información está generando, y podrá generar en el futuro, importantes contribuciones a la mecánica evolutiva, hasta hace poco tiempo insospechadas⁵⁵.

De lo que acabamos de exponer puede deducirse que las valiosas contribuciones de la Biología del Desarrollo están confiriendo al debate evolutivo una gran vitalidad. Sin embargo, la efervescencia de la discusión también se ha visto enriquecida por el torrente de nuevos hallazgos que han tenido lugar en las últimas décadas en el ámbito de la Microbiología, como tratamos de resumir seguidamente.

LA MICROBIOLOGÍA, UNA GRAN AUSENTE DE LA TEORÍA SINTÉTICA

⁵⁵ A título de ejemplo podemos mencionar que recientemente algunos autores han considerado que el origen de la postura erguida de los seres humanos podría ser el resultado de mutaciones en los genes homeóticos.

La Microbiología⁵⁶ es una importante rama del saber biológico que quedó excluida de la formulación de la teoría sintética de la evolución. No obstante, en la actualidad tiene mucho que decir en ese campo, ya que ha experimentado en las últimas décadas un desarrollo y un enriquecimiento notables⁵⁷. Es innecesario insistir en que no es éste el lugar para extendernos en tan interesante disciplina, pero sí nos ha parecido conveniente traer a la palestra el pensamiento de una de las microbiólogas más prestigiosas del momento, la norteamericana Lynn Margulis. Sus esfuerzos, junto al de su equipo de colaboradores, han contribuido —y lo siguen haciendo— a arrojar luz sobre el discurso evolucionista gracias a su lucha por revelar las implicaciones latentes en el mundo microbiano.

Margulis ha logrado demostrar que las células nucleadas o eucariotas —de las que están hechos todos los hongos, las plantas, los animales y numerosos seres unicelulares— no sólo descienden de bacterias, sino que son literalmente amalgamas de células bacterianas diversas. La asociación física entre organismos de especies distintas, es decir, la *simbiosis*, tiene en este modelo una importancia crucial en la historia de la vida, pues defiende que en el ensamblaje de un eucariota los componentes, organismos más simples, se integran para producir nuevos e inesperados resultados.

Pero además, Lynn Margulis, apoyada por un número creciente de microbiólogos, afirma que cuando la simbiosis se vuelve permanente tiene lugar un fenómeno, al que la científica ha llamado *simbiogénesis*, que permite explicar el origen de nuevos tejidos, órganos, organismos e incluso nuevas especies. Para ciertos investigadores, la simbiogénesis sería un proceso mucho más frecuente de lo que admiten los evolucionistas continuadores de la tradición darwiniana clásica, y constituiría un mecanismo evolutivo imprescindible.

Conviene matizar aquí que la Biología moderna acepta que la célula eucariota, componente esencial de un elevado número de organismos, no se originó de manera gradual gracias a pequeñas y sucesivas mutaciones sufridas por sus antepasados a lo largo de vastísimos períodos de tiempo. Por el contrario, es ampliamente admitido que dicha célula emergió por un mecanismo distinto y mucho más rápido, sin negar por ello que esta nueva forma de vida una vez surgida se viera favorecida por la selección natural.

⁵⁶Como es sabido, la Microbiología tiene por objeto básico el estudio de organismos como los procariotas, los protoctistas y los hongos microscópicos.

⁵⁷ Puntualicemos que en la época en que se elaboró la síntesis evolutiva (décadas de 1930 y 1940), los conocimientos microbiológicos eran más bien escasos, sobre todo en comparación con la enorme avalancha de descubrimientos que tuvo lugar con posterioridad.

Esto es, en el caso del origen de la célula eucariota el mecanismo de la selección tiene un papel que jugar, pero de fuerza notablemente inferior a la otorgada por la teoría sintética. Por lo tanto, para ciertos expertos en microorganismos, el origen de la variabilidad genética sobre la que actúa la selección natural estaría en la simbiogénesis y no en las mutaciones y recombinación genética, como señala la síntesis evolutiva. Por añadidura, y también según algunos biólogos, la simbiosis no afectaría sólo al mundo microbiano, sino que tendría también una importancia crucial en la historia de los demás seres vivos. La integración de organismos más simples para generar nuevas formas de mayor complejidad, podría producir resultados realmente inesperados, inclusive nuevas formas de vida.

Al analizar el mecanismo de la simbiogénesis es interesante resaltar que, mientras la mayoría de los expertos ponen el énfasis en el papel de la competición en la evolución, los evolucionistas que defienden aquel mecanismo acentúan la cooperación, y restan importancia a la arraigada creencia de que sólo sobrevive el más fuerte. Pero, no obstante, su principal defensora, Lynn Margulis, sostiene que esta cooperación no es tan idílica como en muchas ocasiones se ha reprochado, ya que en realidad nace de la competencia entre distintos seres, donde uno termina por engullir al otro. Sin embargo, una vez superado este primer paso, puede ocurrir que la cooperación se revele más fructífera y de ahí nacería la simbiosis.

Esta línea de pensamiento permite que, sin romper totalmente con los postulados de Darwin y de algunos de sus sucesores, se haga hincapié en el valor de la simbiosis como mecanismo evolutivo. El proceso de especiación estaría pues, insistimos, directamente ligado a la adquisición de simbiosis. Para muchos expertos esta teoría, junto con el darwinismo original, permite explicar mucho mejor la evolución biológica. La mutación y la selección natural seguirían siendo aspectos importantes del evolucionismo, pero el cambio evolutivo sería también el resultado de la tendencia inherente de la vida a crear novedad, que puede ir o no acompañada de adaptación a condiciones medioambientales cambiantes.

Debe tenerse presente, sin embargo, que un mecanismo como la simbiogénesis no goza, al menos por ahora, de gran apoyo. Pero es asimismo cierto que, a pesar de la resistencia de la mayoría, el número de expertos que admiten que la simbiosis puede dar como resultado seres nuevos y más complejos está continuamente aumentando. También conviene anotar otro dato: la simbiosis en relación al tiempo geológico es como un relámpago evolutivo. En consecuencia, la simbiogénesis, como una fuente de

novedades evolutivas, podría ayudar a explicar la presencia de discontinuidades en el registro fósil, o sea, los “equilibrios interrumpidos”.

Sin embargo, y a pesar de todo, cabe afirmar que si bien es verdad que hoy en día ya casi nadie cuestiona el que las células de las plantas o de los animales se hayan originado por simbiosis, en realidad la idea de que las nuevas especies surjan de la fusión simbiótica entre miembros de otras más antiguas aún ni siquiera se discute con seriedad en la sociedad científica establecida. Ante esta postura, los defensores de la simbiogénesis afirman que algunos de los principales evolucionistas actuales carecen del lenguaje adecuado para la descripción del cambio evolutivo. En su opinión, una de las razones es que la mayoría de ellos proviene de la tradición zoológica y, por tanto, están acostumbrados a tratar sólo con una pequeña y relativamente reciente parte de la historia de la evolución. La investigación actual en Microbiología indica claramente que las principales vías de creatividad en la historia de la vida se desarrollaron mucho antes de que apareciesen los primeros animales.

A este respecto, Lynn Margulis ha escrito, con palabras claras y sin ambigüedades: “Eldredge, Gould y sus muchos colegas tienden a demostrar una increíble ignorancia acerca del verdadero meollo de la evolución, dado que su dominio de interés se limita a los animales —nosotros incluidos, por supuesto. [...]. Cuando hablo de ignorancia me refiero en parte a la omisión de los cinco reinos de la vida. Los animales son sólo uno de estos reinos. Olvidan las bacterias, los protoctistas, los hongos y las plantas verdes. Echan mano de un reducido e interesante capítulo del libro de la evolución y lo extrapolan a toda la enciclopedia de la vida. Con una perspectiva sesgada y limitada, más que equivocados se puede decir que están enormemente desinformados”.

Por otra parte, y cambiando de perspectiva, al citar el concepto de simbiogénesis no puede obviarse que también constituye un importante soporte para uno de los modelos más controvertidos de la actualidad: la hipótesis de *Gaia*, que propone que todos los habitantes de la Tierra pertenecen a una gran unión simbiótica y constituyen por tanto el ecosistema más grande del planeta.

La hipótesis de Gaia, considerada por muchos como una de las más imaginativas de los últimos años, fue propuesta por primera vez en 1969 por el científico inglés James Lovelock, un químico atmosférico independiente, investigador muy original fuera de las corrientes académicas principales y además prolífico inventor. Este científico sostiene, en colaboración Lynn Margulis, que la composición de los

gases de la atmósfera terrestre y también su temperatura están reguladas activamente por el conjunto de los organismos vivos. Según él, su modelo explicaría no sólo por qué nuestro planeta tiene una atmósfera tan distinta de lo que cabría esperar basándose sólo en la química, sino que también potencia una visión nueva y distinta de la biosfera. El gran atractivo de su tesis emana de la concepción de la vida como un todo, un enorme ecosistema ambiental capaz de automantenerse.

Los investigadores que apoyan la hipótesis de Gaia se enfrentan con una fuerte oposición por parte de la comunidad científica, aún contando entre sus filas con importantes científicos, cuyo número se va incrementando rápidamente. Tal hecho no ha sido obstáculo para que estos creativos estudiosos hayan ido reuniendo, a lo largo del tiempo, numerosas pruebas que demuestran que la Tierra es una construcción biológica, cuya atmósfera ha sido producida, transformada y mantenida por los procesos metabólicos de la biosfera. Este original modelo tiene su remate en el supuesto de que en esos procesos las bacterias juegan un papel crucial. La organización del planeta sería la de una red de ecosistemas, “un enorme ecosistema continuo formado por muchos ecosistemas componentes”. Se trata, pues, de un peculiar razonamiento sistémico capaz de abarcar a toda la Tierra.

Es necesario apuntar aquí un concepto importante al que normalmente no se hace referencia en el pensamiento evolucionista y, sin embargo, en la voz de no pocos expertos actualmente está cobrando notable interés. Nos referimos a la idea de *coevolución*, o sea, a la interacción mutua a lo largo del tiempo entre un organismo y su medio ambiente y también a la influencia recíproca que, durante su evolución, sufren especies distintas. En pocas palabras, los diferentes seres vivos y su ambiente no cambian con el tiempo de manera independiente, sino que unos y otros se influyen equitativamente. Así por ejemplo, hoy se admite que las bacterias y sus diversas comunidades fueron capaces de cambiar para siempre la atmósfera terrestre. Cuando estos microorganismos lograron utilizar el poder reductor del agua para fijar el dióxido de carbono atmosférico, se “inventó” la fotosíntesis con desprendimiento de oxígeno a la atmósfera la cual, al cabo del tiempo, quedó definitivamente transformada.

Es también ejemplo de coevolución el origen de la célula eucariota. No sólo porque se admite que surgió a partir de la integración de bacterias inicialmente de vida libre, que empezaron a vivir en simbiosis y a evolucionar conjuntamente, sino también porque este fenómeno tuvo lugar cuando comenzó a acumularse oxígeno en cantidades importantes en la atmósfera terrestre (hace unos 1.700 millones de años).

La atmósfera, que se volvía cada vez más aeróbica a causa de la actividad de las bacterias capaces de desprender oxígeno, proporcionaría paralelamente un poderoso sistema de selección. Así, la endosimbiosis de una bacteria respiratoria representaría una gran ventaja para las células precursoras de las eucariotas que serían entonces capaces de colonizar numerosos hábitats.

Por otra parte, a medida que los organismos vivos han ido evolucionando, la superficie del planeta, su composición, su textura, se han visto sumamente alteradas. “El medio ambiente en la superficie del planeta y los organismos han estado evolucionando conjuntamente en ella durante millones de años”, ha escrito Lynn Margulis. Resulta pues innegable que sus interrelaciones no pueden pasarse por alto cuando se trata de interpretar el proceso evolutivo.

Expertos como Margulis, Lovelock y muchos otros reprochan a la teoría sintética clásica no sólo el que se fundamenta en conceptos reduccionistas ya desfasados, sino que también está formulada en un lenguaje matemático inadecuado y, por añadidura, no tiene en cuenta conocimientos procedentes de la Microbiología o de la Ecología microbiana. Subrayan, siguiendo la hipótesis de Gaia, que la vida ha tenido una participación insospechadamente grande en su propia evolución, y así desplazan el interés desde la adaptación de los organismos a su entorno —sostenida por la teoría sintética— al papel de la coevolución, o sea, la adaptación mutua. Como ha dicho Lovelock: “Tan íntimamente vinculada está la evolución de los organismos vivos con la evolución de su entorno, que juntos constituyen un único proceso evolutivo”. La transformación del mundo vivo se basaría entonces en un continuo dinamismo, desarrollado a través de una sutil interacción entre competición y cooperación, creación y adaptación.

En otra esfera, también podríamos ver un cierto resurgir del espíritu de Lamarck, ya que Margulis sostiene que la simbiosis es una clase, pero no una clase notable, de lamarckismo. En el lamarckismo simple, se supone que los organismos heredan los rasgos de sus padres en determinadas condiciones ambientales, mientras que a través de la simbiogénesis, los organismos no adquieren rasgos sino a otros organismos completos, y por supuesto, al conjunto entero de sus genes. La simbiogénesis podría, pues, interpretarse como una forma de neo-lamarckismo.

Retomando brevemente el hilo del concepto de coevolución, incluso aunque nuestro propósito sea no extendernos demasiado, es necesario hacer hincapié en que en la teoría darwiniana se establece una separación entre los procesos internos de los

organismos y los procesos exteriores, es decir, los del ambiente en que los organismos viven. En la visión anterior a Darwin no existía una separación tan neta entre organismo y ambiente, por ello el salto teórico producido resultó tan extraordinario. Así, insistimos, Lamarck defendía la capacidad de los seres vivos para incorporar modificaciones en función de las condiciones externas de una manera permanente y heredable.

En la teoría de Darwin hemos visto que las variaciones que manifiestan los organismos derivan de un proceso interno —mutación y recombinación génica— que no se corresponde con las exigencias del ambiente. La historia del ambiente, a su vez, es una historia de cambios geológicos, impactos de meteoros, aumento o reducción del nivel del mar, etc., a la que hay que añadir otros organismos, que también forman parte del ambiente, y tienen historias que se presentan independientes. Ante tanta independencia, los seres vivos y el entorno sólo interactúan a través de la selección natural. Como resultado tiene lugar la adaptación, único proceso que permite al organismo responder a una situación preexistente. Así pues, los organismos se adaptan al ambiente porque el mundo exterior ha adquirido sus propiedades de manera autónoma.

Según prestigiosos investigadores, como el genetista Richard Lewontin, la separación entre lo interno y lo externo propuesta por Darwin constituyó un paso absolutamente esencial para el nacimiento de la Biología moderna: “Sin esa distinción —ha escrito el científico— estaríamos todavía empantanados en un holismo oscurantista que fundaba todo el mundo natural en una unidad imposible de analizar”. Sin embargo, y siempre siguiendo a Lewontin, la tesis de que el ambiente de un organismo es independiente de ese organismo, y de que los cambios que se verifican en el ambiente son autónomos y separados de los cambios que ocurren en la especie misma, es claramente falsa, y hoy es necesario ampliar el marco de la teoría evolutiva. Como señala este genetista: “Las condiciones que un momento dado de la historia son absolutamente necesarias para progresar, en otro momento se convierte en un obstáculo para realizar ulteriores progresos. A fin de poder dar otro paso hacia delante en nuestro conocimiento de la naturaleza estimamos que ha llegado el momento de reconsiderar la relación entre externo e interno, entre organismo y ambiente”.

COMENTARIO FINAL

En torno al debate sobre la teoría de la evolución, una de las primeras conclusiones que puede sacarse es que en la actualidad el cúmulo de nuevos datos,

resultados, observaciones, descubrimientos, etc., es tan abrumador que la necesidad de construir una nueva síntesis parece innegable. El marco de la teoría de la evolución propuesta en la década de los cuarenta, evidentemente, se ha quedado pequeño.

Puesto que la polémica sobre el ritmo de la evolución representa una de las controversias más vivas del pensamiento evolutivo, la futura nueva síntesis deberá contemplar, quizás entre sus primeros lugares, que el cambio evolutivo tiene en realidad carácter múltiple. Según los últimos hallazgos y reinterpretaciones del registro fósil, en la naturaleza coexisten al menos dos tipos de cambio: uno gradual y otro saltacional. El cambio gradual parece ser una realidad en ciertos linajes, mientras que el saltacional o brusco es, por su parte, real en otras líneas filogenéticas. No puede entonces negarse que los nuevos descubrimientos están apuntando claramente hacia la naturaleza multifactorial del cambio evolutivo. En esta línea, el respetado científico S. J. Gould ha señalado que “el debate no es una lucha a muerte entre la evolución gradual y los equilibrios interrumpidos en el que un caso bien fundado destruiría a la otra teoría. Como siempre en la historia natural, hay que estimar la frecuencia relativa de las diversas posibilidades, todas verosímiles en teoría”.

Al hilo de las múltiples publicaciones existentes, hoy parece claro que la evolución gradual está bien demostrada en un cierto número de grupos: roedores, mamíferos arcaicos, ammonites. Pero, por su parte, las estasis morfológicas —es decir, largos períodos de equilibrio con el medio seguidos de acontecimientos poco frecuentes de especiación rápida— también existen, especialmente, por ejemplo, entre los moluscos y trilobites. Así pues, aunque el gradualismo se encuentra muy bien documentado a través de todos los taxones, es también evidente que el equilibrio interrumpido existe en abundancia. Esto ha llevado a que, después de más de veinte años, el equilibrio interrumpido se haya finalmente aceptado por la mayoría de los biólogos como una adición valiosa a la teoría evolutiva. Complementando al gradualismo, su aportación más importante consiste en el reconocimiento de la estasis como modelo predominante en la historia de las especies.

Los datos actuales permiten reconsiderar el problema de una forma más global, señalando que la evolución debe explicarse mediante un modelo pluralista que integre todas las observaciones. Resulta entonces obligado reconocer que existe más de un modelo de especiación. Insistimos, el proceso de aparición de nuevas especies no puede reducirse a un único modelo y, además, los distintos modelos propuestos no tienen necesariamente que ser excluyentes entre sí. En la consideración de los expertos, la

debilidad de muchas teorías reside en atribuirles un valor universal, y en el caso de la Biología Evolutiva, un importante problema a lo largo de su historia ha sido el intento de formular una teoría de la evolución única. El registro fósil da la impresión de brindar ejemplos decisivos de evolución gradual y de evolución interrumpida. Parece pues ineludible un pluralismo de amplias miras.

Hay que dejar claro que el problema actual no reside en que las ideas darwinistas estén equivocadas, existen muy buenas razones que demuestran lo contrario, sino que hay mucho más en la historia de lo que los darwinistas ortodoxos pueden justificar. La teoría sintética ha sido el programa más acabado capaz de explicar la evolución, y ha supuesto, por ello, la consolidación del evolucionismo como teoría científica. La formulación de esta teoría fue un avance decisivo para los estudios evolutivos que, cuando fue propuesta, estaban sometidos a contradicciones en apariencia insolubles. Hoy está claro que los datos de esta teoría son demasiado importantes para ser abandonados, pero, en la voz de destacados especialistas, para no convertirse en un dogma, la teoría debe “rejuvenecer”, es decir, enriquecerse con los nuevos hallazgos que las múltiples disciplinas afectadas por el fenómeno evolutivo no cesan de aportar. Así, para la mayoría, “la nueva síntesis que emerja no será construida sobre las ruinas de la anterior, sino sobre los cimientos que ésta edificó”.

Por otra parte, advierten los expertos, tampoco pueden dejarse a un lado las dificultades que este proceso entraña. Son muchos los que sostienen que realizar en la actualidad una descripción del mecanismo general de la evolución resultará notablemente difícil, mucho más de lo que parecía a finales del siglo XIX.

De todo ello cabe concluir que la teoría de la evolución se encuentra hoy en un estado de gran dinamicidad y, cuando se hayan asimilado las recientes investigaciones, probablemente se producirán cambios muy significativos. Estos cambios menguarán la importancia de la selección natural y del darwinismo clásico. La teoría sintética habrá de convertirse en otra faceta de una teoría de la evolución mucho más rica y pluralista, pero seguirá haciendo suya la famosa frase de Dobzhansky: “en Biología nada tiene sentido si no se interpreta a la luz de la evolución”.