

La relación entre microevolución y macroevolución desde la síntesis biológica: entre las diferencias y las similitudes

Guillermo Folguera *

Resumen: A partir del origen de la síntesis biológica en el siglo XX, la evolución de las poblaciones (microevolución) fue ratificada como el ámbito principal de evolución, relegando a la evolución de los taxones superiores (macroevolución). Sin embargo, si bien se suele presentar a la síntesis biológica como sostenedora de una visión homogénea respecto a esta problemática, el modo de conceptualización de dicha prioridad no necesariamente ha sido la misma entre los diferentes pensadores de la síntesis biológica. Con el fin de estudiar este tópico, en este trabajo se han analizado las posiciones sostenidas al respecto por Theodosius Dobzhansky (1900-1975), Sewall Wright (1889-1988), George Gaylord Simpson (1902-1984), Ernst Mayr (1904-2005) y Francisco Ayala (1906-2009), cinco de los principales investigadores de la síntesis biológica.

Palabras clave: Ayala; Dobzhansky; microevolución; macroevolución; síntesis biológica

Relationship between microevolution and macroevolution since biological synthesis: among differences and similarities

Abstract: Since the origin and the consolidation of biological synthesis during 20th century, evolution of populations (microevolution) was ratified as the main field of evolution in relation macroevolution (evolution of higher taxons). In general, it is proposed a homogeneous position since biological synthesis to this issue. However, microevolution-macroevolution relationship is not conceptualized in similar way among different synthesis biological's researchers. In this paper we have analyzed the point of view on the issue of Theodosius Dobzhansky (1900-1975), Sewall Wright

*Grupo de Filosofía de las Ciencias, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires. Grupo de Historia de la Ciencia, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Dirección: Espinosa 423 15°6, C.P.: 1405, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. Correo electrónico: guillefolguera@yahoo.com.ar

(1889-1988), George Gaylord Simpson (1902-1984), Ernst Mayr (1904-2005) y Francisco Ayala (1906-2009), five of the principal investigators of the biological synthesis.

Key-words: Ayala; Dobzhansky; microevolution; macroevolution; biological synthesis

1 INTRODUCCIÓN

A partir de la consolidación de una visión evolutiva en el estudio de la vida, surgieron las preguntas asociadas de qué entidades son las que cambian a través del tiempo, y de cuáles son los procesos que operan en cada caso. Luego de la publicación de la obra *El origen de las especies* de Charles Darwin, la selección natural fue considerada como el proceso evolutivo de mayor relevancia, a la vez que las poblaciones fueron asumidas como las principales unidades de evolución (Lewontin, 2002). Desde la década de 1930, junto con la aparición y consolidación de la síntesis evolutiva, la evolución de las poblaciones (microevolución de aquí en más) se ratificó como el ámbito principal de evolución, relegando a la evolución de los taxones superiores, conocida como macroevolución.

Al respecto, en diferentes textos de biología, de historia de la biología y de filosofía de biología se suele presentar a la síntesis biológica como sostenedora de una visión homogénea en cuanto a la conceptualización de la relación entre microevolución y macroevolución. En este trabajo analizaremos los principales acuerdos y desacuerdos que se han hecho presente en esta problemática en cinco de los principales investigadores de la síntesis biológica: Theodosius Dobzhansky (1900-1975), Sewall Wright (1889-1988), George Gaylord Simpson (1902-1984), Ernst Mayr (1904-2005) y Francisco Ayala (1906-2009). Entre las similitudes de los autores se marca aquí un predominio de la microevolución, a la vez que un rol secundario de la paleontología (aún desde aquellos investigadores que generaron sus investigaciones desde dicha área) respecto a la genética de poblaciones. Sin embargo, el tipo de relación entre la microevolución y la macroevolución, así como en cuanto a las relaciones disciplinares involucradas, presentan una notable diversidad entre los principales referentes de la síntesis biológica que será reconocida a través de nuestro recorrido.

2 CINCO AUTORES, CINCO MIRADAS SOBRE LA RELACIÓN ENTRE MICROEVOLUCIÓN Y MACROEVOLUCIÓN.

2.1 Theodosius Dobzhansky: los (posibles) límites de la macroevolución

La obra del genetista ruso presenta una gran riqueza conceptual en cuanto a la reflexión sobre el tipo de relación establecida entre microevolución y macroevolución. En primer lugar, al igual que el resto de los investigadores enmarcados en la síntesis, Dobzhansky concentró sus análisis en la dimensión poblacional a partir de la propia conceptualización de evolución biológica (“Evolución es un cambio en la composición genética de las poblaciones”. Dobzhansky, 1951 p. 16). Ya en la década de los años veinte, Dobzhansky afirmaba que el conocimiento evolutivo debía buscarse básicamente en los análisis de la distribución geográfica y de la variabilidad entre poblaciones, así como de la variabilidad individual dentro de ellas. Del mismo modo, en un artículo de su autoría publicado en la revista *American Naturalist* (Dobzhansky, 1933), argumentaba que el proceso de especiación debía ser entendido exclusivamente en términos de una población diferenciada genéticamente, esto es, aislada reproductivamente de las demás. Evidentemente, este acento en la dimensión poblacional guía y delimita el camino epistemológico y metodológico que habrán de adoptar los estudios evolutivos. A nivel metodológico, este objetivo debía perseguirse a través de dos caminos que marcarán los estudios realizados en las décadas siguientes: por un lado, el estudio de las poblaciones naturales y, por otro, los estudios genéticos de laboratorio (Provine, 1986). A su vez, el énfasis en el ámbito poblacional ubicaba en un lugar central a los mecanismos generadores de la variabilidad, condición fundamental de la evolución biológica. De este modo, a través de su obra *Genetics and the Origin of Species* (1951), Dobzhansky se consideraba a sí mismo como un continuador de la tarea darwiniana, pero incorporando a su vez los mecanismos que originaban variabilidad genética (tales como la mutación) y cromosómica (tales como las traslocaciones, inversiones, duplicaciones, etc.).

Sin embargo, en realidad estas consideraciones no dan cuenta del todo de la complejidad del pensamiento del investigador ruso quien, a

pesar de su énfasis en la dinámica poblacional, reconoció un grupo de diferencias entre los fenómenos propios del ámbito microevolutivo y aquellos otros del macroevolutivo. Veamos dos de las principales diferencias mencionadas. La primera es la característica de “reversibilidad” de los procesos microevolutivos, ejemplificada a través del caso de la resistencia de ciertas bacterias a un determinado antibiótico (Dobzhansky, 1965). En oposición, los procesos macroevolutivos son “irreversibles”, como es el caso de las características presentes en el *Homo sapiens* y ausentes en sus ancestros. Por supuesto que, en concordancia con lo señalado más arriba, su explicación se basa en la propia variación genética: la irreversibilidad de los procesos macroevolutivos se debe al hecho de que la cantidad de genes involucrados en tales procesos son presumiblemente millares (Dobzhansky, 1965) y, por lo tanto, el retorno al estado previo resulta sumamente improbable. La segunda diferencia está relacionada con el carácter determinista (o no) del proceso evolutivo. En relación con las respuestas de los seres vivos a las “demandas del ambiente” Dobzhansky señala la diferencia en cuanto al carácter determinista de la microevolución, en oposición a un indeterminismo propio del ámbito macroevolutivo (Dobzhansky, 1965). Mientras en el caso de la microevolución, la respuesta de las poblaciones al cambio ambiental es (en principio) predecible, en el ámbito macroevolutivo las respuestas posibles son múltiples, entre las cuales algunas podrán ser exitosas pero otras no (Dobzhansky, 1965). De este modo, el no-determinismo propio del ámbito macroevolutivo según Dobzhansky no parece responder a nuestra falta de información respecto a las condiciones operantes, sino que se trata de una incerteza propia de la naturaleza macroevolutiva. La característica de presentar una multiplicidad de respuestas posibles de la vida frente a los cambios ambientales, es la que justifica la denominación de una macroevolución “creativa” por parte del científico ruso (Dobzhansky, 1965, p. 209).

Tal como otros investigadores de la síntesis, Dobzhansky niega la posibilidad de una evidencia directa en favor de la evolución proveniente del ámbito macroevolutivo:

La evidencia experimental en favor de la macroevolución debe, por necesidad, ser indirecta. No podemos reconstruir la evolución de los caballos durante el Terciario o bien el surgimiento de la vida en la tierra a partir de los animales vertebrados acuáticos. (Dobzhansky, 1965, p. 209)

De alguna manera, esta limitación de la macroevolución se relaciona con otras críticas que, desde la genética de poblaciones, se con-

tinuarán dirigiendo a la paleontología, señalando su incapacidad para dar cuenta de mecanismos propios del ámbito macroevolutivo. Sin embargo, unos años antes Dobzhansky sostenía que:

El problema de la macroevolución es, por lo tanto, esencialmente el de los patrones de eventos microevolutivos que conducen a cambios macroevolutivos de diferentes tipos. Este problema está más allá de los confines de la presente discusión: la macroevolución no puede ser observada en acción; solamente pueden estudiarse en nuestro tiempo, los productos finales de su acción. Sin embargo, recientemente hemos tenido éxito en experimentos al producir algunos cambios genéticos que parecen trascender los límites de la microevolución, y para los cuales he sugerido el rotulo tentativo de “mesoevolución”. (Dobzhansky, 1958, p. 1096)

Como vemos, al igual que otros autores dentro de la síntesis, Dobzhansky niega una opción dicotómica entre microevolución y macroevolución, incorporando la “mesoevolución” como un ámbito intermedio. Este ámbito es entendido como el correspondiente a los cambios microevolutivos pero de mayor complejidad y susceptibles de ser abordados experimentalmente. Son precisamente los procesos mesoevolutivos los que podrían establecer el puente entre micro y macroevolución.

Ahora bien, surge aquí el interrogante clave: ¿logran los procesos microevolutivos dar cuenta de los fenómenos propiamente macroevolutivos? La respuesta del autor a esta pregunta podría inferirse de lo dicho más arriba. No obstante, el propio Dobzhansky se aproxima explícitamente a la respuesta al considerar que la microevolución y la macroevolución son parte de un mismo continuo y que, por lo tanto, el análisis microevolutivo aportará en alguna medida conocimiento relevante respecto a los niveles superiores (Dobzhansky, 1958). Esto no significa que los estudios en el ámbito macroevolutivo sean completamente innecesarios. Pero aún así, a los ojos del investigador ruso las evidencias suministradas por la paleontología favorecen una interpretación según la cual la macroevolución está compuesta (también) por eventos microevolutivos (Dobzhansky, 1958).

En definitiva, puede afirmarse que Dobzhansky ubica a la microevolución como el principal campo de indagación científica, e incluso la considera capaz de dar cuenta de aspectos diferentes y significativos dentro del ámbito macroevolutivo. Pero, a su vez, reconoce cier-

tas limitaciones en cuanto a su poder explicativo, pues pone en duda que el estudio de la microevolución pueda dar cuenta de la macroevolución en su totalidad. De este modo, Dobzhansky deja un margen considerable a la posibilidad de que quizás sean las propias investigaciones dirigidas al ámbito de la macroevolución las que logren explicar un área hasta entonces insuficientemente explorada.

2.2 Sewall Wright: el *shifting balance* como una vía alternativa

En primer lugar, es importante señalar que el pensamiento de Sewall Wright presenta importantes líneas de continuidad respecto de los pensadores de la síntesis biológica que lo precedieron, tal como la asignación de un papel central a la genética de poblaciones dentro de la síntesis. Sin embargo, respecto de la relación entre microevolución y macroevolución, su propuesta presenta importantes singularidades al ser comparada con las del resto de los autores enmarcados en la síntesis biológica. Por ejemplo, su visión de la teoría evolutiva presenta diferencias en lo referido tanto a la injerencia de los diferentes mecanismos evolutivos como a la dinámica evolutiva propiamente dicha. A su vez, su análisis de las propuestas jerárquicas para el ámbito de la evolución se alejó fuertemente del de los otros autores, por lo cual no podremos detenernos demasiado en su posición. No obstante, veremos someramente algunas características generales de su posición respecto de la relación entre microevolución y macroevolución.

En dos trabajos escritos en la etapa final de su carrera, Wright aborda en particular dicha problemática, siempre en consonancia con sus propias ideas, tal como las había sostenido ininterrumpidamente durante medio siglo. En los artículos “Character change, speciation, and the higher taxa” y “The shifting balance theory and macroevolution”, ambos publicados en 1982, Wright retoma su teoría del *shifting balance*, acaso como una tercera opción frente la controversia del momento entre las posiciones fundamentalistas y aquellas otras que propugnaban abordajes jerárquicos. La teoría de *shifting balance* considera en su conjunto tanto la acción de la selección natural, así como la de la deriva génica. Partiendo de poblaciones pequeñas, la acción de la deriva génica es de gran importancia: Wright propone que la deriva génica puede jugar un papel “creador” al superar la acción de la selección natural. De esta manera, la deriva tendería a alterar la

frecuencia génica de una población respecto a su estado original, desde un “pico adaptativo” (máximo valor de *fitness* para una topografía adaptativa determinada), desplazándola a través del “valle” correspondiente (mínimo valor de *fitness* en esa topografía). Entonces es posible el acercamiento a un nuevo “pico adaptativo”, a partir del cual volvería a actuar de manera intensa la selección natural llevando al *fitness* nuevamente a un valor máximo, distinto al primero. De este modo, bajo la acción conjunta de la deriva génica y de la selección natural, una población determinada podría alcanzar un estado adaptativo, incluso aún de mayor magnitud que el primero (Ridley, 2003). De acuerdo con Wright, lo más importante dentro del ámbito macroevolutivo es la aparición de un nicho ecológico nuevo que las especies podrían ocupar y a partir del cual podrían irradiarse. La propia teoría del *shifting balance* podría dar cuenta, según su autor, de las discontinuidades observadas en los fenómenos de naturaleza (Provine, 1986).

A su vez, nos interesa marcar otros dos aportes de Wright que los diferencian claramente de otras posiciones dadas desde la síntesis biológica. El primero se refiere al grado de injerencia de la deriva génica en la evolución, mecanismo aplicable no sólo en el ámbito microevolutivo sino también en otros niveles taxonómicos. Recordando que la deriva génica es entendida como las fluctuaciones al azar en las proporciones alélicas (Futuyma, 1998), resulta interesante señalar que para este científico, la injerencia de los cambios producidos de modo no selectivo, sería aún mayor en los casos de los niveles taxonómicos superiores al específico que en el ámbito microevolutivo. En segundo lugar, resulta sumamente interesante en este contexto mencionar la noción de Wright en que la selección actúa en diferentes escalas. De este modo, el investigador, por ejemplo, propone la acción de una selección a escala local, a la vez que menciona la acción de otra selección a escala mayor sobre diferentes localidades (Wright, 1982).

Estas características, consideradas en su conjunto, sintetizan una posición que continúa privilegiando el nivel microevolutivo, a la vez que reivindica una mayor injerencia por parte de la deriva génica dentro del propio proceso evolutivo, oponiéndose a cierta tendencia general dentro de la síntesis biológica de otorgarle un rol relativamente marginal. Sin embargo, aún cuando la macroevolución fue objeto de su atención sobre el final de su vida académica – en consonancia

con la propia historia de la síntesis –, Wright no abordó el tema desde una perspectiva jerárquica que rescatara la autonomía de los niveles. En efecto, su propia teoría del *shifting balance* lograba dar cuenta de algunos patrones del campo fenoménico de la paleontología, pero sin necesidad de reivindicar su autonomía disciplinar ni de revisar el predominio del ámbito microevolutivo.

2.3 George Gaylord Simpson: la mesoevolución y la negación de la autonomía disciplinar de la paleontología

No cabe duda alguna de que el paleontólogo George Gaylord Simpson conocía muy bien las aristas del problema cuando se propuso edificar una teoría de la evolución con un núcleo central en la genética de poblaciones. Es que si no existiera un continuo entre la microevolución y la macroevolución, sino que entre ambas mediara una discontinuidad, los estudios microevolutivos no aportarían conocimiento alguno sobre los fenómenos macroevolutivos (Simpson, 1944). Frente a esa posibilidad, y del mismo modo que en el caso de Dobzhansky, Simpson sostuvo la idea de que todo cambio evolutivo debía ser “consistente” con los principios de la genética moderna, a la que incluso consideraba como el fundamento a partir del cual debía edificarse una teoría general y sintética (Gould, 2004). Esta defensa del lugar central de la genética de poblaciones en la biología, por parte de uno de los representantes más importantes de la paleontología de la época, posiciona a Simpson en un lugar clave: es este autor quien “demarcó” el modo en el cual la paleontología fue insertada en la síntesis biológica. De hecho, como puede leerse en algunos de sus escritos, él mismo consideró oportuno señalar las características de esta “inserción”. Por ejemplo, en el año 1944 indicaba que: “El intento de síntesis entre paleontología y genética, parte esencial del presente estudio, puede resultar particularmente sorprendente y posiblemente sea azarosa” (Simpson, 1944, p. xv).

De acuerdo con Simpson, entonces, desde un punto de vista disciplinar el lugar central es ocupado por la genética de poblaciones, y los niveles fundamentales en el escenario evolutivo son los comprendidos entre el nivel genético y el poblacional. Ahora bien, al igual que Dobzhansky, Simpson niega una separación entre la microevolución y la macroevolución, a la vez que considera necesaria la incorporación de otro ámbito que medie entre el ámbito poblacional y el supraespe-

cífico. Pero, a diferencia de la propuesta del investigador ruso, incorpora también un ámbito superior al macroevolutivo. Por ello, la macroevolución será entendida por Simpson como meramente el origen de grupos genéticos que están en el mínimo nivel de discontinuidad genética, esto es, el nivel de las especies y de los géneros.

De esta manera, Simpson incorpora la idea de que la evolución biológica ocurre en una jerarquía superior, a la vez que a mayores intervalos temporales: se trata de la “megaevolución”. Ciertamente es que, a los ojos del paleontólogo, esta distinción entre pequeñas y grandes escalas temporales resulta de menor importancia que el origen de los géneros y las familias como entidades biológicas (Wright, 1945). La diferencia entre ambas cuestiones reside en que, mientras a nivel de la megaevolución no existen transiciones continuas, las familias y las entidades correspondientes a los niveles superiores se originan por saltos. Según Simpson, los saltos se deben a que las pequeñas poblaciones evolucionan alcanzando diferentes posiciones ecológicas y, de este modo, se generan procesos extremadamente rápidos que dan origen a entidades correspondientes a las categorías superiores.

A su vez, el propio Simpson plantea el interrogante acerca de si la diferencia entre los dos tipos de evolución es sólo de grado o es una diferencia cualitativa. Y su respuesta no se hace esperar:

El paleontólogo tiene más razón en creer en una distinción cualitativa entre la macroevolución y la megaevolución que entre la microevolución y la macroevolución. (Simpson, 1944, p. 98)

De esta manera, la megaevolución, esto es, la evolución ocurrida a grandes escalas, encuentra una diferencia cualitativa con los “tradicionales” ámbitos microevolutivo y macroevolutivo. Ahora bien, recordemos aquella renombrada frase en donde Eldredge y Tattersall acusan a Simpson de mantener a los paleontólogos “tan callados como las rocas que indagan” (Eldredge y Tattersall, 1986, p. 58). ¿A qué se refiere dicha acusación en este contexto? Para responder a esta pregunta debemos entender el doble juego que ha realizado Simpson, lo cual permitirá comprender a su vez tanto el papel de la paleontología como la naturaleza de la relación entre macroevolución y microevolución desde su perspectiva. La discontinuidad entre ambos ámbitos señalada por Simpson se manifiesta exclusivamente en el campo fenomenológico, en la medida en que los patrones que registran los paleon-

tólogos son cualitativamente diferentes de los patrones registrados por los genetistas. En ese sentido, resulta preciso acudir a explicaciones únicas y cualitativamente distintas de las que proporciona la propia paleontología. Por ello, aquel silencio al que refiere la cita apunta a que, según Simpson, el marco teórico novedoso debe provenir exclusivamente del área de la genética de poblaciones, permaneciendo la paleontología como una disciplina meramente fenoménica.

Cierto es que la posición de Simpson mostró ciertas diferencias a través de los años; por ello, en esta instancia debemos hacer una importante aclaración en relación al campo que aquí analizamos. En su libro *Tempo and mode in Evolution*, Simpson (1944) desarrolla un argumento destinado a mostrar que la paleontología es el único campo de investigación susceptible de estudiar los fenómenos de mayor escala evolutiva. En principio, el patrón evolutivo a grandes escalas no podría ser explicado a través de la extrapolación de la selección natural y su acción constante, gradual y progresiva. Sin embargo, esta posición sufrirá algunos cambios significativos con el paso del tiempo. En su libro *The major features of Evolution*, Simpson (1953) debilita la diferencia entre los diferentes ámbitos evolutivos, y presenta un vínculo en extremo más lineal entre la genética de poblaciones y la paleontología, tanto a nivel teórico como fenoménico. Según esta nueva posición, la adaptación que resulta de la acción de la selección natural, concebida como extrapolación lineal de lo producido en el ámbito microevolutivo, logra dar cuenta efectivamente del registro fenoménico descrito por los paleontólogos.

2.4 Ernst Mayr: la negación de la reducción metodológica y de la autonomía macroevolutiva

Tal como hemos adelantado, diversos autores coinciden en señalar cierto “endurecimiento” a través del siglo XX, en la posición de los pensadores de la síntesis en relación con las jerarquías genealógicas. Sin duda, la posición de Mayr tuvo una enorme relevancia en esta tendencia. Por ello, antes de analizar la posición de Mayr respecto de las jerarquías genealógicas, nos detendremos en la caracterización de macroevolución que brinda el autor. Al respecto, Mayr entiende la macroevolución como el desarrollo de las principales tendencias evolutivas, el origen de las categorías superiores y el desarrollo de los sistemas orgánicos nuevos; en resumen, todos aquellos procesos evo-

lutivos que requieren largos períodos de tiempo e involucran a las entidades de los niveles taxonómicos superiores. En esta dirección, Ernst Mayr identifica una deuda directa de la macroevolución respecto de la variación intraespecífica:

Toda la evidencia disponible indica que el origen de las categorías superiores es un proceso que no es más que una extrapolación de la especiación. Todos los procesos y fenómenos de la macroevolución y el origen de las categorías superiores pueden remontarse a la variación intraespecífica, aun cuando los primeros pasos de tales procesos sean usualmente muy pequeños. (Mayr, 1942, p. 298)

De esta manera, para Mayr el estudio de la variación intraespecífica se presenta como la “pieza clave” en cualquier interpretación evolutiva, tanto en aquéllas del ámbito microevolutivo como así también en las referidas al ámbito macroevolutivo (Mayr, 1996). Por ello, el estudio de algunos de factores genéticos y evolutivos permitiría dar cuenta de los fenómenos macroevolutivos.

Resulta preciso aquí señalar un doble “movimiento” en la posición de Mayr. Por un lado, se niega a la paleontología la capacidad de generar teorías que expliquen los fenómenos asociados al registro fósil. Pero, a la vez, se ataca fuertemente la “firmeza” de tales fenómenos. Mayr comenzará a argumentar respecto de cierta insuficiencia del propio registro fósil como evidencia para el estudio de la macroevolución (Mayr, 1982). En la obra de Mayr, de un modo similar a la de Ayala que presentaremos en la próxima sección, puede observarse que los resultados que brinda la paleontología serán en todos los casos caracterizados no como impropios, pero sí como insuficientes. Los estudios de Mayr respecto de los diferentes procesos de especiación ponen el acento en la propia dinámica poblacional, lo cual permitiría dar cuenta de la aparición de las entidades de los niveles superiores, en particular de las especies. Según este autor, la macroevolución adeuda a la dimensión poblacional gran parte de sus características, en la medida en que le debe también su propio origen:

Los fenómenos de la macroevolución no pueden ser entendidos salvo que se los remonte a las poblaciones que son especies incipientes y a las neoespecies. Los principales procesos macroevolutivos se inician durante la especiación peripátrica. (Mayr, 1982, p. 1131)

La especiación peripátrica es un proceso de “revolución genética”, pero de orden estrictamente poblacional y necesariamente gradual. En este proceso, el evento más importante es la destrucción de la cohesión de los genotipos presente hasta entonces, y un reemplazo del equilibrio preexistente por un nuevo estado de equilibrio (Mayr, 1982).

2.5 Francisco Ayala: la máxima expresión del “endurecimiento” de la síntesis biológica

Continuando en la dirección de profundización de la síntesis, desde la perspectiva de la genética de poblaciones Francisco Ayala redujo aún más los alcances teóricos y fenoménicos de la macroevolución. Este autor concibió la macroevolución como un conjunto de propiedades emergentes a partir del nivel microevolutivo, conjunto que se explica necesariamente mediante los análisis efectuados a escala poblacional (Ayala, 1982). En este sentido, Ayala consideró el supuesto de actualismo para el estudio de la microevolución, al considerar que según el cual tanto en las poblaciones presentes como en las pasadas, los tipos de procesos evolutivos que actúan son similares, y pueden ser explicados a partir de los mecanismos microevolutivos propuestos desde la genética de poblaciones. Si bien estas observaciones no recogen los puntos centrales del planteo de Ayala, sí nos permiten reconocer el acento que pone el investigador español en la dimensión poblacional.

Sin embargo, la posición de Ayala dista de ser unívoca: de las diferentes formas que adopta, sólo nos detendremos en las que introducen mayores tensiones respecto del supuesto de partida mencionado más arriba. Por ejemplo, en trabajos publicados en 1982 podemos encontrar la afirmación de cierta imposibilidad de reducción de la macroevolución a la microevolución. Sin embargo, según este autor, esta imposibilidad se debe a circunstancias meramente contingentes de no muy clara naturaleza. Al mismo tiempo, Ayala sostiene la imposibilidad de deducir las teorías macroevolutivas de los principios microevolutivos en la medida en que esto nos permitiría elegir una entre las diferentes teorías macroevolutivas (“Sería posible decidir entre modelos macroevolutivos competidores”, Ayala, 1982, p. 285).

La posición de Ayala se desarrolla en el seno del debate en torno a las características del ritmo evolutivo con el que se interpreta del re-

gistro fósil, debate dominado por el enfrentamiento entre las posiciones gradualistas y las denominadas de equilibrio puntuado. En su intervención, Ayala pretende reducir este debate a una cuestión simplemente fenoménica que debe ser contrastada *a posteriori*, y no por inferencia directa a partir de los procesos microevolutivos. A propósito de ello, el investigador español afirma que:

Por lo tanto, la macroevolución y la microevolución están desacopladas en el sentido (que epistemológicamente es el más importante) de que la macroevolución es un campo de estudio autónomo que debe desarrollar y poner a prueba sus propias teorías. (Ayala, 1982, p. 285)

Sin embargo, pese al reconocimiento inicial de cierta imposibilidad de reducción, Ayala niega la autonomía del ámbito macroevolutivo. Más aún, se muestra escéptico respecto de una organización jerárquica de la vida, e incluso pone en duda la existencia de las propiedades emergentes propuestas por diferentes investigadores como una posibilidad de escapar del reduccionismo en la teoría evolutiva:

Si bien estoy de acuerdo con la tesis de que las teorías macroevolutivas no son reducibles a los principios microevolutivos, argumentaré que es un error fundar esta autonomía sobre la organización jerárquica de la vida, o sobre supuestas propiedades emergentes exhibidas por unidades de nivel superior. (Ayala, 1982, p. 285)

En esta última cita podemos reconocer algunas de las tensiones que caracterizan la posición de Ayala. Al igual que Mayr, considera que los procesos microevolutivos no logran dar cuenta de los fenómenos macroevolutivos, pero al mismo tiempo niega la autonomía del ámbito macroevolutivo. Según Sober, la posición de Ayala debe interpretarse como afirmando una imposibilidad epistemológica de reducción: la macroevolución no es reducible a la microevolución en este momento, debido exclusivamente a nuestras propias limitaciones teóricas: “Actualmente somos demasiado ignorantes para llevar a cabo la deducción” (Sober, 1982, p. 317). La interpretación de Sober puede respaldarse en el hecho de que Ayala recurre a las condiciones impuestas por Nagel (1981) para la reducción de una teoría a otra: la condición de derivabilidad (posibilidad de derivación lógica de la teoría reducida a partir de la teoría reductora) y la condición de conectabilidad (posibilidad de definir los términos de la teoría reducida que no figuren en la reductora a partir de términos de la teoría reduc-

tora). Tal como señalamos previamente, Ayala considera que los procesos microevolutivos pueden explicar tanto los patrones presentados por la teoría gradualista como los propios de la teoría de equilibrio puntuado (Stebbins y Ayala, 1981) y, en consecuencia, no es posible inferir en cuál de ambos casos se encuentra el escenario particular analizado en relación con las tasas de evolución. Por lo tanto, Ayala argumenta que la condición de derivabilidad no se satisface, en la medida en que las teorías y modelos de la macroevolución no pueden ser lógicamente derivados de la teoría microevolutiva. El sentido que Ayala adoptará para entender la macroevolución como “un campo autónomo de estudio”, entonces, sólo se relaciona con esta ausencia de derivabilidad (Ayala, 1982).

Ahora bien, el propio Ayala se pregunta si esta insuficiencia epistemológica para la reducción debe ser saldada por medio de análisis realizados desde la genética de poblaciones o mediante investigaciones propias de la paleontología. Sobre la base de lo dicho anteriormente, puede anticiparse su respuesta. Según Ayala, los procesos macroevolutivos no escapan del propio ámbito de la genética, y sólo desde allí podrá realizarse una reducción futura. Más aún, incluso frente a la posibilidad de dar cuenta del registro fósil en términos de equilibrio puntuado, Ayala no ve en principio ninguna teoría que pueda sostenerse por fuera del campo estricto de la genética. Así, la estasis (períodos durante los cuales no se observa cambio alguno en la morfología de los organismos) podría ser explicada como un caso de selección estabilizadora (Stebbins y Ayala, 1981; Ayala, 1982). En definitiva, los fenómenos macroevolutivos podrían explicarse simplemente como resultado de los procesos microevolutivos, por lo cual la mencionada teoría del equilibrio puntuado sería (también) consistente con la teoría de la genética de poblaciones.

Por lo tanto, aún admitiendo la imposibilidad de reducción – epistemológica –, la preeminencia de la microevolución permanece inalterable en el discurso de Ayala: “Cualquier teoría correcta de la macroevolución debe ser compatible con los principios y teorías microevolutivos bien establecidos” (Stebbins y Ayala, 1981, p. 970). Tal como para el resto de los investigadores de la síntesis biológica, es claro que esta compatibilidad no se propugnó sobre la base de una idea de reciprocidad. Por el contrario, se trata de un esquema donde la microevo-

lución ofrece algunos grados de libertad en la interpretación de las características de la evolución biológica, y sólo éstos son susceptibles de ser determinados exclusivamente desde la macroevolución.

En el plano disciplinar, Ayala reduce la importancia de la paleontología en su posibilidad de generar un marco teórico solvente para la macroevolución (Stebbins y Ayala, 1981). Aún reconociendo que algunas teorías fueron formuladas desde la paleontología, tales como el ya mencionado caso del equilibrio puntuado, la selección de especie o bien la “hipótesis de la reina roja” (Van Valen, 1973), según Ayala el cuerpo teórico de la paleontología continúa siendo considerablemente menor que el de las otras disciplinas microevolutivas (Ayala, 1982).

3 DISCUSIÓN: LA SÍNTESIS BIOLÓGICA Y LAS MÚLTIPLES MÁSCARAS DEL TIEMPO

En términos generales, la posición adoptada por los principales investigadores de la síntesis biológica, incorpora al registro fósil – ahora desde cierta posición de simetría respecto de los fenómenos evolutivos considerados desde la perspectiva genético-poblacional – dentro de los fenómenos a ser explicados. A su vez, en general ha habido acuerdo en la síntesis de que la paleontología no permite, en función de su propia metodología y de las propias características de su campo fenoménico (al no tratarse de organismos vivos), responder a la pregunta acerca de los mecanismos evolutivos que operan en sus niveles correspondientes. En este sentido, en general se operó una extrapolación de las teorías generadas a la luz de la microevolución hacia la macroevolución (Thompson, 1983; Eldredge y Tattersall, 1986). En principio, estas consideraciones se relacionan con las propias relaciones disciplinares dentro de la síntesis, originadas a partir que el marco teórico de la genética de poblaciones se consolidó como parte del “núcleo duro” de la Teoría Sintética de la Evolución, relegando a otras disciplinas, como la paleontología o la sistemática (Mayr, 1982; Depew y Werber, 1996). Según esta posición, la paleontología se restringe como disciplina a la presentación de los fenómenos macroevolutivos que deben ser analizados mediante los propios mecanismos microevolutivos, esto es, selección natural, deriva génica, migración y/o mutación (Bowler, 1998). De este modo, en lo relativo a la relación entre macroevolución y la microevolución, podemos

observar que no se trataba (ni se trata actualmente) de un debate respecto de reducción teórica, sino más bien parece tratarse del problema derivado de la ausencia de formulaciones teóricas para explicar procesos evolutivos en los niveles superiores al poblacional.

Sin embargo, aún cuando en términos generales se haya acordado con que la búsqueda sea la de dar cuenta del registro fenoménico, hay algunas diferencias a destacar entre los representantes de la síntesis analizados. Tal como hemos adelantado, se observa en esta problemática un importante grado de “endurecimiento” a medida que avanza el siglo XX. En este sentido, tanto en la “segunda etapa” de Simpson, así como en Mayr y en Ayala, se presentan la posibilidad de reducir todo fenómeno evolutivo a la perspectiva microevolutiva, a la vez que una negación de la autonomía de la macroevolución. Estas dos tesis, en el fondo, son las dos caras de una misma moneda, pues pueden concebirse como una misma afirmación pero formulada desde diferentes niveles jerárquicos. Este “endurecimiento” ha logrado instalarse en una parte importante de los análisis realizados en la actualidad respecto a la relación macroevolución-microevolución presentándola como un debate ya resuelto y al que sólo algunos “nostálgicos” se aferran. Más allá de las causas que motivan dichas caracterizaciones, para los objetivos perseguidos por el presente trabajo basta haber presentado las complejidades de una posición que dista de haber sido uniforme dentro de la síntesis biológica.

Por último, cabe mencionar que en las últimas décadas este esquema explicativo “clásico” se ha visto seriamente discutido y, en ese sentido, algunos biólogos herederos de la síntesis biológica han reconocido la necesidad de “ampliar” a la síntesis biológica. Al respecto, quizás uno de los casos más interesantes y relevantes de esta “ampliación” se esté dando a partir del origen y consolidación del área de conocimiento entendida como *evolution and development* (evo-devo). Sin embargo, las características del recorrido a realizarse ciertamente distan de ser triviales. Pues el interrogante que surge es si debe buscarse (únicamente) la “ampliación” de los conjuntos fenomenológicos y/o teóricos de la síntesis biológica o si debe realizarse (también) una reestructuración de las relaciones disciplinares dadas al seno de la síntesis. El recorrido que hemos realizado en este trabajo pretende ser un (muy pequeño) aporte en esta problemática de gran importancia para la biología de las próximas décadas.

AGRADECIMENTOS

Deseo agradecer la lectura crítica de la Dra. Alicia Massarini, la Dra. Olimpia Lombardi y de un evaluador anónimo, cuyos comentarios sin dudas han enriquecido al presente trabajo. A su vez, se reconoce a la Universidad de Buenos Aires y al CONICET, organismos que han permitido la elaboración del presente trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AYALA, Francisco J. Beyond Darwinism? The challenge of macroevolution to the synthetic theory of evolution. *PSA. Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, **2**: 275-291, 1982.
- BOWLER, Peter J. *Historia Fontana de las ciencias ambientales*. Trad. Roberto Elier. México, D.F.: Fondo de Cultura Económica, 1998.
- DEPEW, David J.; WERBER, Bruce H. *Darwinism evolving: systems dynamics and the genealogy of natural selection*. Massachusetts: The MIT Press, 1996.
- DOBZHANSKY, Theodosius. Geographical variation in lady-beetles. *American Naturalist* **67**: 97-126, 1933.
- . *Genetics and the Origin of Species*. Tercera edición. New York: Columbia University Press, 1951.
- . Evolution at work: the pressing problems today center on the mechanisms of evolution and the biological uniqueness of man. *Science* **127**: 1091-1098, 1958.
- . Mendelism, Darwinism, and evolutionism. *Proceedings of the American Philosophical Society* **109** (4): 205-215, 1965.
- ELDREDGE, Niles; TATTERSALL, Ian. *Los mitos de la evolución humana*. Trad. J. Almena. México: Fondo de Cultura Económica, 1986.
- FUTUYMA, Douglas J. *Evolutionary Biology*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1998.
- GOULD, Stephen Jay. *La estructura de la teoría de la evolución*. Trad. Ambrosio García Leal. Barcelona: Tusquets, 2004. (Metatemas, 82)
- LEWONTIN, Richard Charles. *El sueño del genoma humano y otras ilusiones*. Trad. Ramón Ibero Iglesias. Barcelona: Paidós, 2002.

- MAYR, Ernst. *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press, 1942.
- . Speciation and macroevolution. *Evolution* **36**: 1119-1132, 1982.
- . The modern evolutionary theory. *Journal of Mammalogy* **77**: 1-7, 1996.
- NAGEL, Ernest. *La estructura de la ciencia*. Trad. Néstor Míguez. Buenos Aires: Paidós, 1981.
- PROVINE, William B. *Sewall Wright and Evolutionary Biology*. Chicago: University of Chicago Press, 1986.
- RIDLEY, Mark. *Evolution*. New York: Wiley-Blackwell, 2003.
- SIMPSON, George Gaylord. *Tempo and mode in evolution*. New York: Columbia University Press, 1944.
- . *The major features of evolution*. New York: Columbia University Press, 1953.
- SOBER, Elliot R. The modern synthesis: its scope and limits. *Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association* **2**: 314-321, 1982.
- STEBBINS, George Ledyard; AYALA, Francisco J. Is a new evolutionary synthesis necessary? *Science, New Series* **213**: 967-971, 1981.
- THOMPSON, Paul. Tempo and mode in evolution: punctuated equilibria and the modern synthetic. *Philosophy of Science* **50**: 432-452, 1983.
- VAN VALEN, Leigh. Are categories in different phyla comparable? *Taxon* **22**: 333-373, 1973.
- WRIGHT, Sewall. Tempo and mode in evolution: a critical review. *Ecology* **26**: 415-419, 1945.
- . The shifting balance theory and macroevolution. *Annual Review of Genetics* **16**: 1-19, 1982.