

INDETERMINACIONES DEL NEODARWINISMO

Miguel Angel Toro
Carlos López-Fanjul

Departamentos de Genética del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias y de la Facultad de Biología de la Universidad Complutense de Madrid.

Nuestra intención es exponer, en términos escuetos, lo que hoy se considera como la base teórica del neodarwinismo, analizar a continuación algunas de las ambigüedades que se generan como producto de esas definiciones básicas, para terminar con unos comentarios sobre la interpretación dada por K. R. Popper a ciertos aspectos de la hipótesis neodarwinista.

Es sabido que en Darwin se dio la curiosa circunstancia de haber convencido al mundo científico de la realidad de la evolución biológica, idea que no era suya en manera alguna, sin haber podido lograr los mismos resultados con respecto a lo que constituye su contribución original al tema: el mecanismo de selección natural mediante el cual tiene lugar la evolución.

En la acepción kuhniana del término, poco hay en el desarrollo del pensamiento darwinista que lo pueda calificar de revolucionario, en tanto que caracterizable por una discontinuidad que se traduce en un cambio brusco de paradigma. Por una parte, la idea evolutiva proviene de los naturalistas franceses de mediados del XVIII y principios del XIX —Buffon y sus seguidores Lacépède, Geoffroy Saint Hillaire y Lamarck— y, en cierta manera más o menos explícita, formaba ya parte del pensamiento biológico predarwinista¹. Las ciencias positivas se impregnan de evolucionismo como resultado de las condiciones sociales, culturales y económicas propias del siglo XIX. La Biología fue la última de ellas en aceptarlo plenamente y lo hace como consecuencia de la

conmoción provocada por la publicación de *El Origen de las Especies*². Por otra parte, la idea propiamente darwinista de evolución por selección natural, que también tiene antecedentes en el pensamiento de Malthus, de Candolle y Spencer, chocaba con la concepción tradicional de *designio*, que no podía admitir la atribución de la armonía y belleza de los seres vivientes al crudo azar, representado por la producción ciega de variabilidad por mutación, seguida de la eliminación implacable de aquellas variantes menos favorecidas por acción de la selección. Así vuelve a transcurrir otro siglo desde la aparición de la obra de Darwin hasta la incorporación del principio selectivo al pensamiento biológico, que ocurrió en los años cuarenta de este siglo con la llamada *Síntesis Moderna*³.

La base teórica del neodarwinismo

El neodarwinismo es el producto de la síntesis de dos teorías: la de Mendel de herencia biológica y la de Darwin de evolución por selección natural. Su disciplina central es la genética de poblaciones, aparecida hacia 1930 en forma de modelos matemáticos en los que se analiza la acción de la selección natural sobre la variabilidad hereditaria mendeliana existente en las poblaciones de una determinada especie⁴. Estos modelos proporcionaron el marco teórico necesario para que, diez años más tarde, se integraran los conocimientos dispersos procedentes de las distintas áreas de la biología en torno a un principio evolutivo unificador⁵.

El neodarwinismo considera a la especie como un agregado de poblaciones y a éstas como grupos de individuos que forman una unidad reproductora en el tiempo y en el espacio. Entre las poblaciones existe un cierto flujo migratorio, de manera que cada una de éstas recibe inmigrantes procedentes de otras, que se integran reproductivamente en ella y, en contrapartida, envía emigrantes a esas otras en los mismos términos. Cada población puede idealizarse al representarla por su acervo genético, constituido por el conjunto de los genes de los individuos que la componen, y la especie, por tanto, se concibe como una agrupación

de acervos conectados entre sí por el intercambio de material genético resultante de la existencia de corrientes migratorias. En contraposición, el proceso de especiación consiste en la aparición de barreras reproductoras permanentes entre poblaciones que, hasta ese momento, pertenecían a una misma especie. Una vez ocurrido esto, los acervos genéticos de esos grupos evolucionarán separadamente debido a la ruptura total de la conexión genética previamente existente entre ellos. La evolución se reduce, en esta concepción abstracta, a la conversión incesante de la variabilidad genética existente entre los individuos de una población en variabilidad genética entre las distintas poblaciones de una especie (microevolución) y, por extensión, entre especies y grupos taxonómicos superiores (macroevolución)⁶.

Dejando aparte fenómenos culturales⁷, sólo el cambio hereditario es transmisible de una generación a otra y acumulable con el paso de éstas. De aquí la posibilidad de circunscribir el estudio evolutivo al de las modificaciones espaciales y temporales de las frecuencias de las distintas variantes genéticas representadas en los acervos de las poblaciones. Los cambios de la composición de esos acervos pueden ocurrir por acción de cuatro fuerzas: 1) la *mutación*, que genera continua, espontánea y aleatoriamente variabilidad genética, a través de los fallos del mecanismo que tiene por misión copiar la información contenida en los genes de un individuo para su posterior transmisión a la generación siguiente mediante el proceso reproductor; 2) la *migración*, ya mencionada, que tiende a aumentar la semejanza genética de los acervos de las distintas poblaciones de una especie; 3) la *deriva*, que representa los cambios aleatorios sufridos por la composición de los acervos de las poblaciones como consecuencia del censo finito de éstas y que produce la diferenciación genética de aquéllos; 4) la *selección natural*, determinada por la reproducción diferencial de las distintas variantes genéticas en respuesta a los cambios experimentados paralelamente por el ambiente y que, con respecto a la composición de los acervos, puede ejercer una acción igualadora, por una parte, y diversificadora, por otra, en relación respectiva con las semejanzas y diferencias existentes entre los hábitats ocupados por las distintas poblaciones.

Indeterminaciones del neodarwinismo

La formulación neodarwinista se limita a interpretar el estado actual de un sistema en evolución como resultado de un cambio, más o menos continuo, realizado a partir de una situación inicial; postulando al mismo tiempo que las causas que originan ese cambio son, en sí mismas, inmutables. En otras palabras, se propone la inestabilidad de las formas pasadas y actuales y, sin embargo, se mantiene que esa mutabilidad está regida por leyes fijas. El concepto de orden y sus inevitables secuelas de dirección, progreso y perfeccionamiento, no son parte esencial de la teoría neodarwinista. Su aceptación o rechazo depende de la mayor o menor inclinación de cada uno a introducir elementos axiológicos en el razonamiento científico y de la opinión que se tenga sobre el grado de arbitrariedad de éstos⁸.

De lo anterior surge la definición aséptica de evolución orgánica como *un cambio de la composición genética de los acervos*⁹. En el lenguaje de Lakatos, esta noción constituiría el núcleo teórico de la biología evolutiva, mientras que la idea de que tal cambio pudiera atribuirse a la acción de distintos agentes actuaría como barrera protectora que salvaguardaría el contenido conceptual del núcleo de su posible refutación¹⁰. No cabe duda que la práctica totalidad de los biólogos aceptan la hipótesis evolutiva¹¹ y que la gran mayoría de éstos lo hace en términos neodarwinistas. Sin embargo, el programa mínimo que distingue al neodarwinismo de otras teorías evolutivas viene precisado por la inclusión del mecanismo de selección natural entre las fuerzas capaces de modificar las frecuencias génicas de los acervos. Por ello, frente a objeciones de matiz antidarwinista, habría que preguntarse si la barrera es lo suficientemente insegura como para permitir contrastar la hipótesis selectiva frente a otras y, al mismo tiempo, si la propia definición encerrada en el núcleo no genera una considerable ambigüedad en este respecto.

Poseemos pruebas inequívocas de la acción de la selección natural en casos concretos¹², pero cabe discutir: 1) los problemas técnicos que lleva consigo el poner de manifiesto la acción de la selección natural; 2) la importancia relativa del agente selec-

tivo frente a las restantes fuerzas capaces de modificar la composición de los acervos genéticos; 3) la relación entre los cambios experimentados por los acervos y los fenómenos de adaptación y especiación; y 4) la condición gradual del proceso evolutivo. A continuación trataremos con detalle cada uno de estos puntos.

I

En la teoría de la genética de poblaciones, el concepto de selección natural está ligado al de eficacia biológica, que se define para cada individuo como su contribución de descendientes a la generación siguiente¹³. En las poblaciones, dicha eficacia es una característica variable y una porción de esa variabilidad se debe a causas genéticas. En consecuencia, algunos individuos aportarán un número de hijos a la generación siguiente inferior (superior) al de otros y, si su menor (mayor) eficacia fuera hereditaria, su aportación de descendencia a la población iría reduciéndose (aumentando) con el transcurso de las generaciones. Este proceso, que puede asimilarse al de eliminación de unas variantes hereditarias del acervo y, paralelamente, al de incorporación de otras, es el bautizado por Darwin con el nombre de selección natural.

La selección natural es consecuencia de la interacción entre el individuo y su hábitat y, por definirse la eficacia biológica en función del medio, los genes más eficaces en unas condiciones no tienen por qué serlo en otras. La variación del medio impone, en cada caso, la dirección en que la selección natural actúa y los individuos son sólo sujetos pasivos en un intento de búsqueda de la mejor solución posible al problema planteado por el continuo cambio ambiental¹⁴. Puesto que la adaptación a un medio sujeto a continua variación no puede ser perfecta, el sino de las especies es, a la larga, la extinción¹⁵.

La genética de poblaciones ha dedicado la mayor parte de su labor experimental a establecer la presencia de variación genética y ha conseguido ponerla de manifiesto a todos los niveles posibles de observación en multitud de organismos. Una gran parte de estos trabajos comparte la suposición, al menos implícita y ca-

si siempre gratuita, de existencia de cierta correlación entre la variación genética observada de una determinada característica y la correspondiente a la eficacia biológica¹⁶. No obstante, aún estamos lejos de haber probado que las diferencias genéticas entre individuos están asociadas con otras diferencias paralelas en eficacia, y la empresa será dificultosa en muchos casos, fundamentalmente por razones de índole práctica. Si tales diferencias son pequeñas, como cabría suponer de la aceptación del gradualismo, el poder resolutivo de las técnicas utilizadas en la detección de tal relación puede ser insuficiente, y aunque este obstáculo no es en principio insalvable, también es cierto que, hasta el momento, muy pocas veces se ha superado¹⁷. Por otra parte, una evaluación estadísticamente precisa de la eficacia biológica de distintas variantes genéticas en un ambiente determinado no resuelve el problema general, pues aquella no tiene porqué estar ligada a la que pudiera expresarse en un medio distinto; por no hablar de aquellos otros medios con los que pudiera enfrentarse la población en el futuro, que condicionarán la dirección del cambio del acervo por selección, y cuya predicción es quizás imposible. Por último, hay que hacer notar que la mayor parte de los caracteres no están determinados por un solo gen sino por varios, y que su variación no depende únicamente de la constitución genética de los individuos sino también de las circunstancias ambientales en que éstos se desarrollan. De aquí proviene una nueva dificultad a la hora de estimar la eficacia biológica de las distintas variantes, por cuanto los individuos que presentan unas determinadas características no son un grupo homogéneo en lo que respecta a su dotación hereditaria.

II

La inclusión de la selección natural entre las fuerzas capaces de actuar sobre el acervo genético caracteriza al darwinismo o, si se quiere, al neodarwinismo, frente a las restantes teorías evolutivas.

Tres de los cuatro agentes postulados como modificadores de la composición de los acervos (mutación, migración y deriva)

son inherentes al sistema considerado, es decir, son propiedades del material hereditario la primera, o de la estructura poblacional de las especies las dos últimas. Su existencia está suficientemente demostrada y su acción, más o menos intensa, es inevitable. Dos de ellas (mutación y deriva), por su naturaleza aleatoria, no pueden explicar la adaptación al medio; cabe dudar, y hay alguna prueba experimental al respecto, que, al menos en determinadas especies, la migración tenga lugar al azar¹⁸. Lo importante es que estas tres fuerzas afectan a los acervos en su totalidad y que, por sí solas, son capaces de inducir semejanzas y diferencias entre aquéllos, cambios que será necesario distinguir de otros que pueden asimismo producirse en ambas direcciones y que son debidos exclusivamente a la acción de la selección natural. Esta propiedad intrínseca del sistema —la posibilidad de generar cambios genéticos que mimeticen otros que pudieran atribuirse a la selección natural— ocasiona grandes dificultades a la hora de comprobar empíricamente la actuación del mecanismo darwinista, por cuanto plantea problemas prácticos a la especificación de la hipótesis nula o, lo que es lo mismo, para distinguir los cambios atribuibles a la selección de los debidos a la acción de las restantes fuerzas.

La importancia relativa de la selección natural como determinante de un cambio observado de la composición del acervo genético dependerá, dada la existencia de otras fuerzas modificadoras, de las circunstancias concretas de cada situación. Si la migración es intensa, la división en poblaciones perderá trascendencia y la especie se comportará, a efectos prácticos, como un todo. En este caso cabe aceptar que el censo, aunque finito, será grande y, por tanto, las fluctuaciones aleatorias producidas por la deriva no serán de mayor consideración. Por todo ello la selección debiera ser, en estos casos, el principal causante de los cambios experimentados por un acervo cuya variabilidad se produce por mutación. La realidad es que situaciones tan simples son raras y, en general, muchas especies cubren áreas geográficas amplias, de manera que la migración pierde gran parte de su entidad como fuerza cohesiva de los distintos acervos poblacionales, pudiendo ser substituida en esta función por el componente de la selección

natural determinado por la semejanza entre los hábitats ocupados por aquellas¹⁹. Al mismo tiempo, tanto la deriva como el componente selectivo que depende de las diferencias entre hábitats, actuarán como fuerzas diversificadoras. El análisis de una situación concreta presenta dificultades prácticas casi insuperables en lo que se refiere al cálculo de la magnitud de las distintas fuerzas actuantes, en particular porque nuestros conocimientos fisiológicos no son suficientes para permitirnos evaluar el grado en que semejanzas y diferencias entre hábitats son capaces de determinar cambios de la eficacia biológica y, por ello, no nos facultan para deslindar la contribución particular de los componentes igualador y diversificador de la selección natural de la de los restantes agentes de cambio.

La selección natural, a diferencia de las otras fuerzas, no actúa necesariamente sobre la totalidad del acervo genético, sino exclusivamente sobre aquella variación hereditaria conectada, directa o indirectamente, con la eficacia biológica. Lo que a finales de los años sesenta se presentó bajo el título sensacionalista de evolución no darwinista y que más tarde se llamó neutralismo, no es más que una reacción frente a los que consideraban que la selección natural era la única causa importante de cambio genético, relegando a las fluctuaciones aleatorias ocasionadas por la deriva a la categoría de mero estorbo, incapaz de modificar el resultado final del proceso²⁰. El neutralismo mantiene que la mayor parte de la variación hereditaria de tipo bioquímico, objeto de una considerable parte de la investigación actual en genética de poblaciones, tiene escasa o ninguna relación con la eficacia biológica y está, por tanto, fundamentalmente sujeta a la acción de la deriva y muy poco o nada a la de selección natural; sin negar por ello la importancia de este último mecanismo como causante de la adaptación. Por lo dicho anteriormente con respecto a las dificultades de estima de las eficacias biológicas asociadas a determinados tipos de variación genética, no parece fácil que la disputa entre neutralistas y seleccionistas pueda resolverse por observación directa pero, en cualquier caso, es de justicia decir que el neutralismo ha aportado a la genética de poblaciones unos métodos de análisis más críticos y rigurosos, depurándola de un selec-

cionismo a ultranza que, al menos implícitamente, propugnaba un determinismo selectivo absoluto.

III

El proceso evolutivo tiene dos consecuencias fundamentales: la adaptación de las poblaciones a sus hábitats y la conversión de éstas en entidades evolutivas independientes, es decir, la especiación. Ambos fenómenos implican necesariamente cambios de la composición genética de las poblaciones y de ahí la definición de evolución que hemos dado anteriormente. Sin embargo, tal definición no está exenta de escollos puesto que la correspondencia entre cambio, por una parte, y adaptación y especiación, por otra, es incompleta, ya que no todo cambio resulta indispensablemente en organismos mejor adaptados ni, tampoco, en una obligatoria diversificación de éstos a través de un aislamiento reproductor. Es la naturaleza parcial de esa correspondencia más que las objeciones, muchas veces superficiales²¹, que se han aducido en contra del concepto de evolución como puro cambio genético, la que introduce un elemento de ambigüedad en esa definición. Si la adaptación y la especiación no son consecuencias imprescindibles de la evolución, concebida como cambio de la composición genética de los acervos, nos encontramos en la paradójica situación de definir un concepto sin que de ello puedan deducirse sus corolarios.

El incremento de la eficacia biológica media de las poblaciones por acción de la selección natural no está forzosamente unido a una mayor adaptación, debido a la relatividad de ambos conceptos en lo referente a su dependencia de la variación experimentada por el medio. Para ilustrar este problema, Lewontin da el ejemplo siguiente²². Supongamos una población genéticamente uniforme de tipo A cuyo censo está limitado a cien individuos por el volumen de los recursos disponibles, de manera que cada individuo consuma diariamente una unidad de alimento. Si surgiera una mutación de tipo B que doblara la fecundidad de sus portadores sin afectar a su capacidad de utilización de alimentos, la selección natural substituiría la variante A por la B, que es más efi-

caz, en pocas generaciones, sin que por ello aumentara el censo de reproductores, ya que aunque la tasa de fecundidad se duplicara también lo haría la de mortalidad anterior a la edad reproductora debido a la limitación del alimento. Si, por el contrario, apareciera otra mutación de tipo C que doblara la eficiencia de utilización de alimentos de sus portadores sin afectar a su fecundidad, otra vez el mutante, también por su mayor eficacia, substituiría al tipo genético anterior en corto tiempo; la población doblaría su censo y, a continuación, su tasa de crecimiento volvería a ser la unidad. En el primer caso, un exceso de fecundidad proporcionaría a la población una mayor capacidad de soportar aquellos cambios súbitos del medio causantes de un aumento de la mortalidad. En el segundo caso, una mayor eficiencia de utilización de alimentos facultaría a la población para resistir, con mayores posibilidades de éxito, los cambios ambientales que acarrearán una reducción de los recursos alimenticios. La selección natural, en cada caso, ha favorecido a los mutantes B y C, por su mayor eficacia biológica, desplazando al tipo ancestral A, pero no puede afirmarse por ello que las poblaciones hayan adquirido una mayor adaptación, pues esto dependerá de cuál sea la situación ambiental con que cada población vaya a enfrentarse en el futuro.

El neodarwinismo, en contra de lo que muchas veces se dice, no dispone, estrictamente hablando, de una teoría unificada de la especiación, sino que diferentes escuelas ponen mayor o menor énfasis en la actuación de uno u otro de los distintos agentes modificadores de la composición del acervo genético, sin salirse por ello de la ortodoxia²³. La opinión más extendida considera que la especiación de tipo geográfico debe ser la más generalizada, pero tal suposición sólo se apoya en que las condiciones necesarias para que ocurra son aquellas que pueden darse con mayor comodidad. El modelo geográfico supone que la especiación tiene lugar en aquellas poblaciones que están más aisladas de las restantes de su especie por barreras geográficas, siendo lo más probable que la mayoría de las que se encuentran en este caso estén situadas en los márgenes del área cubierta por la especie, ocupando hábitats que cabe suponer distintos de los más comunes. Por estas razones, la presión selectiva diferenciadora será, quizás, más

intensa que la cohesiva correspondiente y la fuerza aglutinante adicional de la migración pudiera ser poco efectiva frente a la dispersora de deriva, la cual tenderá a agudizarse en estas poblaciones marginales cuyo censo cabe suponer reducido precisamente por esa condición. En estas circunstancias pueden producirse con mayor facilidad que en otras, alteraciones de la base, genéticamente variable, de los mecanismos de aislamiento reproductor en la población separada y tales modificaciones pueden ser suficientes para impedir el flujo genético entre ella y el resto de las de su especie si alguna vez desaparecen los obstáculos geográficos que impedían su contacto, convirtiéndose así en una especie nueva cuyo aislamiento reproductor puede ser reforzado por selección natural a continuación. Nótese que el modelo no predice en ningún momento que el sino de las poblaciones aisladas sea la especiación, de hecho el final más común de estas agrupaciones marginales debe ser la extinción; sólo se apunta que en estas condiciones la especiación puede darse más descansadamente que en otras. El modelo no prejuzga tampoco si las fuerzas selectivas son las más importantes, ocurriendo la especiación como subproducto de la adaptación diferencial a hábitats distintos, o bien si la fuerza de deriva, preponderante en aquellas poblaciones cuyos censos están sometidos a fluctuaciones sucesivas y considerables, es suficiente para inducir aislamiento reproductor por puro azar. Otra vez más nos encontramos en una situación que puede deberse a la acción de unas u otras fuerzas, cuya importancia relativa viene dada por el grado de diversificación espacial y temporal del ambiente y, por ello, sólo cabe atacar el problema por procedimientos empíricos.

IV

El darwinismo está vinculado al concepto de cambio gradual al suponer que éste ocurre por incorporación de mutaciones favorables de efecto pequeño. De aquí el que se postule que tanto la adaptación como la transformación de las especies sean, en general, procesos lentos, lo cual no quiere decir que la velocidad con que ocurren sea constante. Para Popper²⁴, esta es la única verda-

dera predicción de que la hipótesis darwinista es capaz, pero ni una cosa ni la otra son ciertas: el darwinismo se halla en disposición de formular otras predicciones, como veremos más adelante, y, por otra parte, la gradación no es obligada.

La genética de poblaciones teórica apoya al gradualismo en tanto que la probabilidad de incorporación de nuevos mutantes al acervo es inversamente proporcional a la magnitud de su efecto²⁵. Además, cambios de consideración pueden ser perfectamente debidos a la acumulación de varios mutantes de efecto pequeño y este proceso puede ocurrir en intervalos de tiempo relativamente cortos²⁶. Los datos experimentales que poseemos concuerdan en su mayoría con estas predicciones teóricas, mostrando la naturaleza poligénica de las diferencias existentes entre especies próximas²⁷. A pesar de todo ello, el neodarwinismo en ningún momento afirma que el cambio evolutivo tenga que transcurrir necesariamente de forma gradual, existiendo mecanismos ortodoxos cuya acción puede resultar en cambios morfológicos rápidos, como son la colonización de nuevos hábitats, la selección sexual, el efecto de fundación, etc. De hecho, se conocen casos de cambios genéticos considerables ocurridos durante períodos cortos de tiempo y también hay ejemplos de fenómenos de especiación rápida²⁸ que incluso han podido ser estudiados en el laboratorio²⁹.

El cambio gradual no es pues esencial al neodarwinismo, que es compatible con él y también con el cambio brusco. Fijar la importancia relativa de ambos es un problema empírico en el que, hoy por hoy, las pruebas se inclinan en favor del gradualismo.

Recientemente, un grupo de paleontólogos han puesto en tela de juicio la condición gradual del proceso evolutivo. Esta hipótesis se apoya en dos características del registro fósil: 1) la morfología de las especies fósiles suele mantenerse con muy poca variación durante largos períodos de tiempo, del orden de varios millones de años (estatismo); 2) los cambios morfológicos experimentados por un determinado linaje fósil ocurren durante lapsos relativamente cortos (discontinuidades del registro), del orden de cincuenta a cien mil años, y están comunmente asociados a fenómenos de especiación. Una interpretación parcial de estos

hechos ha pretendido que son incompatibles con la gradación postulada por el darwinismo, manteniéndose que la macroevolución es un fenómeno radicalmente distinto de la microevolución. La teoría en cuestión ha sido denominada “de los equilibrios interrumpidos”³⁰.

La interpretación que proporciona este modelo no es, sin embargo, incompatible con la neodarwinista, puesto que cambios ocurridos durante cincuenta a cien mil años, aunque puedan parecer instantáneos en la escala geológica no lo son en la biológica, y la duración de estos períodos es suficiente para que en ellos se puedan dar modificaciones morfológicas de considerable magnitud, de acuerdo con nuestro conocimiento de la variabilidad genética existente en las poblaciones. Por otra parte, la distinción conceptual entre los fenómenos micro y macroevolutivos implica cierta independencia entre las características de las nuevas especies y la dirección de la macroevolución, bien como consecuencia de un presunto deterioro de la homeostasis del desarrollo o de la concurrencia de una supuesta revolución genética, ideas que no están suficientemente justificadas³¹. Aunque la importancia del modelo de los equilibrios interrumpidos sólo puede ser determinada empíricamente, el neodarwinismo está perfectamente capacitado para dar una explicación de las características del registro fósil invocando la acción de los mismos agentes que determinan el cambio microevolutivo.

Comentarios de las ideas de K. R. Popper en torno al darwinismo

Popper es el filósofo de la ciencia que más se ha ocupado de la teoría neodarwinista, a la que califica de programa metafísico de investigación por atribuirle una incapacidad predictiva en lo que respecta a las dos consecuencias esenciales del proceso evolutivo: la adaptación y la especiación³². Consideremos cada uno de estos dos aspectos por separado.

La pretensión de que el razonamiento darwinista no pasa de ser una perogrullada es bastante común. Se dice que la selec-

ción natural consiste en la supervivencia de los mejor adaptados y que éstos, a su vez, son los que más descendencia dejan. Expuesto así, el cariz tautológico del argumento es evidente, sin embargo es perfectamente posible desligar los conceptos de adaptación y eficacia biológica, definiéndolos independientemente³³.

Una adaptación concreta es la solución particular que da un organismo a un desafío ambiental determinado y su valor como tal puede estimarse directamente en términos de calidad de diseño o proyecto, tal como se hace en ingeniería. Por ejemplo, el fenómeno del mimetismo batesiano consiste en la adquisición, por parte de una especie depredada, del aspecto externo (principalmente color y forma) de otra no depredada; por el alivio que supone el poder burlar, aunque sólo sea en parte, a los depredadores. La calidad de tal adaptación puede juzgarse en términos del grado de parecido entre el individuo mimético y la especie modelo, sin que entre en ello directamente una valoración de la capacidad de supervivencia. La resistencia a los insecticidas depende de tres sistemas genéticos: el que reduce la tasa de penetración de producto tóxico en el organismo, el que realiza una función bioquímica desintoxicadora, y el que regula el comportamiento del individuo en lo que respecta a la proximidad al insecticida. La adaptación, en este caso, puede valorarse por referencia a estos tres sistemas. Aunque en los dos ejemplos anteriores el grado de coincidencia entre supervivencia y adaptación puede ser muy grande, esto no tiene por qué ser obligatorio, como ocurre con aquellas características que implican desadaptación. Una situación de este tipo se da en el ave africana Falsa viuda rabilarga (*Euplectes progne*), en la que las hembras tienden a aparear con los machos que poseen colas mayores y más llamativas y, en consecuencia, el alardeo de atributos de esta naturaleza va ligado a una mayor eficacia biológica de los machos que los ostentan³⁴. Con el tiempo, el tamaño promedio de la cola irá aumentando y con ello disminuirá su condición adaptativa, al dificultar el vuelo, hacer a los machos más conspicuos y, por tanto, incrementar su probabilidad de ser hechos presa.

La concepción popperiana del evolucionismo adolece de

matices historicistas, calificándolo de “brillante hipótesis científica referente a la historia de las múltiples especies animales y vegetales que pueblan la Tierra”³⁵. Tal definición conduce a un examen del problema en términos de lo ocurrido en el pasado, con lo cual resulta innegable que el neodarwinismo queda circunscrito a la descripción y explicación de las maneras posibles en que un determinado proceso de especiación haya podido ocurrir, sin que posea la capacidad de pronunciarse categóricamente por una de aquéllas³⁶.

Sin embargo, la evolución sigue en marcha, adaptando y diversificando las formas vivientes. Estos fenómenos son susceptibles de predicción más o menos perfecta, dependiendo de nuestro conocimiento de las fuerzas actuantes sobre los acervos genéticos, pero no imposible. En los apartados anteriores hemos hecho hincapié en que la dirección que siga el proceso selectivo depende del rumbo que tome el cambio ambiental y aunque este último no es fácil de predecir en detalle con los medios actuales, también es cierto que ello parece cada vez más factible. Por otra parte, aún cuando cualquier suceso de especiación es único, ello no imposibilita *a priori* su predicción, puesto que ésta se hace en función de unas fuerzas generales que actúan esencialmente de la misma manera en cualquier comunidad de organismos. Anteriormente hemos puesto también de manifiesto las dificultades con que tropieza la valoración de la magnitud de esas fuerzas, pero estos inconvenientes técnicos no son, en principio, insalvables. Sin lugar a dudas, los cambios ambientales más importantes que están ocurriendo en la Tierra se deben a la intervención humana, baste decir que el ritmo de desaparición de la selva tropical se cifra en unas cuarenta hectáreas por minuto. Estos cambios son previsibles, por doloroso que resulte a veces confesarlo, y de ellos depende fundamentalmente la presión de selección natural a la que están sometidas actualmente las poblaciones de las distintas especies.

Para terminar, quisiéramos dedicar unas líneas a la hipótesis del “dualismo genético”, propuesta por Popper para explicar la direccionalidad de las tendencias evolutivas³⁷. Antes de entrar en detalles debe decirse que Popper supone equivocadamente que el

neodarwinismo predice cambios cuya dirección es aleatoria, basándose en que la mutación se produce al azar. No obstante, es la variación del medio, a través del mecanismo de selección natural, la que determina la dirección del cambio evolutivo y aquella puede ocurrir, y de hecho muchas veces ocurre, en una determinada dirección.

La hipótesis del “dualismo genético” distingue dos tipos de mutaciones: anatómicas y de comportamiento, y supone que ambas aparecen independientemente y que las segundas son menos perjudiciales que las primeras. Se propone que las mutaciones etológicas son las que primero se incorporan al acervo y que, en cierta manera, dirigen la evolución. Popper aduce el siguiente ejemplo: “según mi teoría, sus tendencias o hábitos alimenticios (*los de las jirafas*) tienen que haber cambiado antes que lo hiciera la longitud de su cuello, de lo contrario un cuello más largo no conferiría una mayor probabilidad de supervivencia”. Parece bastante obvio que, con la misma lógica, puede argumentarse lo contrario: un cuello más largo puede llevar consigo una mayor probabilidad de supervivencia, aún sin que se modifiquen los hábitos alimenticios, que la tendencia a comer hojas que no se pueden alcanzar. Por otra parte, el aumento de la longitud del cuello de las jirafas puede ser un fenómeno relativo y secundario, asociado a otro más general. Así, un descenso continuado de la temperatura llevaría consigo el que los individuos de mayor tamaño, a los que en términos absolutos corresponderían cuellos más largos pero no en relativos, fueran los mejor adaptados por su mayor capacidad termorreguladora. La longitud del cuello no estaría, pues, directamente asociada a la eficacia biológica de sus portadores y sería puramente un subproducto de una adaptación. Por otra parte, el cuello es largo o corto proporcionalmente al tamaño del cuerpo y en nuestro ejemplo, esa relación puede mantenerse constante³⁸. En definitiva, consideramos que los párrafos anteriores ilustran suficientemente la fragilidad de los razonamientos especulativos sobre la condición adaptadora de una determinada característica.

A nuestro parecer, la hipótesis del “dualismo genético” es bastante confusa. En primer lugar, no está claro en qué se diferencia del razonamiento darwinista tradicional. En segundo lugar, no

parece que haya razón alguna en favor de los mutantes etológicos como menos nocivos que los morfológicos, o viceversa. Por ejemplo, aquellas mutaciones etológicas que modificaran las preferencias sexuales favoreciendo la homosexualidad, serían más perjudiciales para la perpetuación de nuestra especie que muchas otras de tipo morfológico que cupiera imaginar. En tercer lugar, no hay por qué suponer que las mutaciones etológicas se incorporen antes que las morfológicas.

Popper parece tener *in mente* mutantes de efecto grande, epígonos etológicos de los “monstruos esperanzadores” propuestos por Goldschmidt como material esencial de la evolución³⁹. En contra está el conocimiento empírico que nos indica que la mayoría de los caracteres, incluidos los de comportamiento, no suelen estar determinados por un gen, sino por varios de efectos semejantes y, por tanto, pequeños que, generalmente, presentan variabilidad en las poblaciones sobre la que la selección natural puede actuar. Las mutaciones “monstruosas” aparecidas durante ochenta años de investigación genética, no pasan de ser formas aberrantes que no cabe confundir con novedades evolutivas.

* * *

A manera de conclusión diremos que el neodarwinismo tiene problemas, habiéndonos autolimitado a la exposición de unos pocos. Añadiremos a esto que otros problemas que tenía, hoy no lo parecen tanto. Quizás todo ello equivalga a decir que sigue vigente.

NOTAS

¹ Excelentes exposiciones de lo que podríamos llamar paleoevolucionismo se encuentran en las obras de R. W. Burkhardt (*The Spirit of System. Lamarck and Evolutionary Biology*, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1977) y F. Jacob (*La Logique du Vivant*, Gallimard, Mayenne, 1973; traducido al español por Editorial Laia, Barcelona, 1977).

² Véase el artículo de R. C. Lewontin "The concept of evolution" en *International Encyclopedia of the Social Sciences*, Macmillan Company and the Free Press, 1968, págs. 202-210. Igualmente, la obra dirigida por T. F. Glick, *The Comparative Reception of Darwinism*, University of Texas Press, Austin, 1974 (el capítulo correspondiente a España, ampliado con otros trabajos, ha sido recientemente traducido y publicado por el propio Glick en su libro *Darwin en España*, Ediciones Península, Barcelona, 1982).

³ La expresión *Síntesis Moderna* es sinónima de neodarwinismo y está tomada del título de la obra de J. Huxley (*Evolution: The Modern Synthesis*, George Allen and Unwin Ltd., Londres, 1942; traducción española por Losada, Buenos Aires, 1965). Las circunstancias en que se produjo la reinterpretación de los conocimientos biológicos a la luz del darwinismo, así como un análisis de la postura antiseleccionista comúnmente adoptada en los textos sobre evolución publicados durante el primer tercio de este siglo, han sido estudiados recientemente en la obra codirigida por E. Mayr y W. B. Provine (*The Evolutionary Synthesis*, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1980).

Mayr se resiste a calificar al neodarwinismo de revolución científica, subrayando las notables semejanzas existentes entre la teoría original de Darwin y su forma actual. En su opinión, el neodarwinismo ha substituído la concepción tipológica de las especies por otra poblacional, y ha eliminado del pensamiento biológico la creencia en tendencias internas de orden y progreso (E. Mayr, "The nature of the darwinian revolution", *Science*, 176:981-989, 1972).

⁴ La elaboración de los modelos matemáticos fundamentales de la genética de poblaciones es obra de tres científicos que publicaron los resultados de sus investigaciones casi simultáneamente: R. A. Fisher (*The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford University Press, 1930; segunda edición revisada, publicada por Dover Publications Inc., Nueva York, 1958), J. B. S. Haldane (*The Causes of Evolution*, Longmans, Green and Co. Ltd., Londres, 1932; reimpresión por Cornell University Press, Ithaca, New York, 1966) y S. Wright ("Evolution in Mendelian populations", *Genetics*, 16: 97-159, 1931).

Los orígenes de la genética de poblaciones y las ideas de estos tres personajes han sido cabalmente tratados en la obra de W. B. Provine (*The Origins of Theoretical Population Genetics*, The University of Chicago Press, Chicago, 1971).

⁵ El papel aglutinante de los modelos teóricos de la genética de poblaciones ha sido estudiado por W. B. Provine ("Role of mathematical population geneticist in the evolutionary synthesis of the 1930's and 40's, en *Mathematical Models in Biological Discovery*, Springer-Verlag, Berlín, 1977, págs. 2-30, obra dirigida por D. L. Solomon y C. Walter).

⁶ Para Lewontin, esta transformación de las diferencias individuales en diferencias espacio-temporales entre grupos es uno de los puntos claves del darwinismo. Mientras que el pensamiento pre-evolucionista considera que la variabilidad individual es sinónima de imperfección, por referencia al arquetipo de la especie, el darwinismo mantiene que aquélla es una de las más esenciales propiedades de los seres vivos (R. C. Lewontin, "Population genetics", *Annual Review of Genetics*, 1: 37-70, 1967).

⁷ La evolución cultural sigue rutas "lamarckistas" más que "darwinistas", puesto que los individuos pueden transmitir a sus descendientes aquellos conocimientos o pautas de comportamiento que hayan adquirido en el transcurso de su vida. En consecuencia, el cambio cultural es mucho más rápido que el biológico.

⁸ Una buena exposición en apoyo de la existencia de progreso en la evolución orgánica se encuentra en el último capítulo de la obra de F. J. Ayala (*Origen y Evolución del Hombre*, Alianza Editorial, Madrid, 1980, págs. 211-223). Otra, radicalmente opuesta al concepto de progreso evolutivo e igualmente apreciable, puede verse en el artículo de R. C. Lewontin ("The concept of evolution", citado en la nota 2).

⁹ Esta definición suele atribuirse a Th. Dobzhansky (*Genetics and the Origin of Species*, Columbia University Press, Nueva York, 1937; traducida al español por Revista de Occidente, Madrid, 1955). Esta obra fue considerablemente puesta al día y publicada de nuevo con el título *Genetics of the Evolutionary Process* (Columbia University Press, Nueva York, 1970, traducida al español por Editorial Extemporáneos, S. A., México, 1975). El libro de Dobzhansky se considera como el paralelo experimental de las obras teóricas de Fisher, Haldane y Wright citadas en la nota 4.

¹⁰ Véanse los comentarios de R. E. Michod ("Positive heuristics in evolutionary biology, *The British Journal for the Philosophy of Science*, 32:1-36, 1981).

¹¹ Una descripción de los movimientos antievolucionistas en los Estados Unidos ha sido publicada recientemente por R. L. Numbers ("Creationism in 20th century America", *Science*, 218:538-544, 1982).

¹² Uno de los ejemplos publicados más recientemente en el que se documenta la acción de la selección natural, es el dado por P. T. Boag y P. R. Grant ("Intense natural selection in a population of Darwin's finches (Geospizinae) in the Galapagos", *Science*, 214:82-85, 1981). Como consecuencia de una intensa sequía ocurrida en 1977, la población de pinzones de la isla Daphne Major, en las Galápagos, se redujo a un 15%, sin embargo la mortalidad no ocurrió al azar sino que aquellos individuos más corpulentos gozaron de una probabilidad de supervivencia más elevada, gracias al mayor tamaño de su pico que les facultó para romper más fácilmente la cáscara de las semillas más duras, frecuentes en épocas de sequedad.

¹³ Es necesario distinguir entre eficacia biológica como concepto teórico de la genética de poblaciones, determinante del cambio de las frecuencias génicas por selección, y sus medidas empíricas: parámetro malthusiano, índice de fecundidad, número de descendientes en una generación futura arbitraria, etc. Por otra parte, los componentes de la eficacia biológica son muchos: capacidad de resistir enfermedades, de competir con éxito, de colonizar nuevos hábitats, de escapar de los depredadores, de producir un mayor número de descendientes, etc.

¹⁴ Algunos evolucionistas conciben la evolución como un juego en el que los diferentes individuos de una población adoptan distintas estrategias con respecto a un cambio ambiental dado (R. C. Lewontin, "Evolution and the theory of games", *Journal of Theoretical Biology*, 1:382-403, 1961. J. Maynard Smith, *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge University Press, 1982). La idea presenta ciertas coincidencias con la expresada por Popper, que considera a un organismo como la solución dada a un determinado problema (K. R. Popper, *Unended Quest. An Intellectual Autobiography*, sección 37, Fontana/Collins, Glasgow, 1976).

¹⁵ Es difícil saber, en una población cuyo censo se mantiene temporalmente fijo, cuál es el significado concreto del concepto de eficacia biológica. Cabe pensar que la utilización de cualquier nicho ecológico se hará cada vez más difícil para sus ocupantes puesto que, a medida que el tiempo pasa, sus recursos físicos disminuirán y la competición inter e intraespecífica aumentarán. En este caso podría ocurrir que la función de la selección natural quedara limitada exclusivamente al mantenimiento de la población, al menos de forma temporal, a la altura de las circunstancias; es decir, la acción selectiva no llevaría consigo un mayor grado de adaptación, sino solamente una cierta conservación pasajera del *statu quo*. Esta es la hipótesis bautizada por van Valen con el nombre de la Reina Roja, aludiendo al personaje de los cuentos de Alicia al que todo su esfuerzo locomotor sólo le servía para mantenerse en la posición de partida, lo cual se traduciría en tasas de extinción constantes (L. van Valen, "A new evolutionary theory", *Evolutionary Theory*, 1:1-30, 1973). Una valoración crítica de esta hipótesis, no muy favorable, ha sido hecha por C. Castrodeza ("Non-progressive evolution, the Red Queen hypothesis, and the balance of nature", *Acta Biotheoretica*, 28:11-18, 1979).

¹⁶ Véase la obra de R. C. Lewontin, *The Genetic Basis of Evolutionary Change* (Columbia University Press, Nueva York, 1974), en particular el capítulo 5.

¹⁷ Prout ha puesto de manifiesto que para estimar con precisión aceptable la eficacia biológica correspondiente a una sola variante genética, se requiere un volumen muy considerable de datos recogidos a lo largo de un mínimo de cinco generaciones (T. Prout, "The estimation of fitness from population data", *Genetics*, 63:949-967, 1969).

¹⁸ Por ejemplo, la base hereditaria del comportamiento migratorio ha sido puesta de manifiesto en el ave llamada Curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) (P. Berthold y U. Querner, "Genetic basis of migratory behavior in European warblers", *Science*, 212:77-79, 1981).

¹⁹ Véase el artículo de R. Lande, "Microevolution in relation to macroevolution" (*Paleobiology*, 6:233-238, 1980).

²⁰ Una de las primeras exposiciones de la hipótesis neutralista, escrita por dos de sus principales proponentes, M. Kimura y T. Ohta, está contenida en el libro *Theoretical Aspects of Population Genetics* (Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1971). En forma actualizada y simplificada, la teoría se presenta en el artículo de M. Kimura, "The neutral theory of molecular evolution" (*Scientific American*, 241:94-104, 1979; traducción española en *Investigación y Ciencia*, 40:46-55, 1980).

²¹ Como ejemplo de enumeraciones de lugares comunes triviales, véase el artículo de M. Blanc ("Las teorías de la evolución hoy", *Mundo Científico*, 2:288-303, 1982) y el libro de F. Hitching (*The Neck of the Giraffe, or Where Darwin went wrong*, Pan Books Ltd, Londres, 1982).

²² R. C. Lewontin, "Adaptation" (*Scientific American*, 239:157-169, 1978; traducción española en *Investigación y Ciencia*, 26:138-149, (1978).

²³ J. S. Jones, "Models of speciation – the evidence from *Drosophila*" (*Nature*, 289:743-744, 1981).

²⁴ K. R. Popper, *Unended Quest*, pág. 172, citado en la nota 14.

²⁵ R. A. Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection*, citado en la nota 4.

²⁶ R. Lande, "The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within populations" (*Genetics*, 99:541-553, 1981).

²⁷ R. Lande, artículo citado en la nota 19.

²⁸ Por ejemplo, las catorce especies endémicas de ciprínidos del lago Lanao (Filipinas) parece que han surgido hace unos diez mil años (G. S. Myers, "The endemic fish fauna of Lake Lanao, and the evolution of higher taxonomic categories", *Evolution*, 15:323-333, 1960).

²⁹ Th. Dobzhansky y O. Pavlovsky describen el comportamiento de una población de *Drosophila paulistorum* que, al cabo de unos años de permanencia en condiciones de laboratorio, desarrolló un mecanismo de esterilidad híbrida que impedía el intercambio de genes entre esa población y otras de su misma especie ("Experimentally created incipient species of *Drosophila*", *Nature*, 230:289-292, 1971).

³⁰ El término inglés "*punctuated equilibria*" alude a las interrupciones bruscas de largos períodos de estabilidad, por cuanto el participio "*punctuated*" se refiere al modo de separar unas frases de otras mediante pausas o puntos. Las traducciones literales "puntuado" o "pausado", ni transmiten fácilmente esa imagen de intermisiones ni es ese su significado más común. Los adjetivos "puntual" o "pautado" nada tienen que ver con lo que se quiere representar; el primero de ellos se ha usado en la jerga de laboratorio (como también el barbarismo "puntuacional") por su semejanza fonética con la palabra inglesa. Por último, el calificativo "intermitente" sugiere una tendencia cíclica que no es del caso.

En nuestra opinión, los términos “interrumpido”, “discontinuo” o “discreto”, reflejan más claramente la idea contenida en la expresión original, aunque los dos últimos sólo lo hacen en su acepción matemática menos general. Por estas razones nos parece que la traducción más aceptable de “*punctuated equilibria*” es “equilibrios interrumpidos” y así la utilizaremos aquí.

El artículo de S. J. Gould titulado “El equilibrio “puntuado” y el enfoque jerárquico de la macroevolución” (*Revista de Occidente*, 18-19: 121-148, 1982) es la mejor exposición en castellano de la teoría de los equilibrios interrumpidos y tiene además la ventaja de estar escrito por uno de los máximos representantes de esta escuela evolucionista.

³¹ Véase la excelente interpretación de este tema por G. L. Stebbins y F. J. Ayala en su artículo “Is a new evolutionary synthesis necessary?” (*Science*, 213:967-971). En Marzo-Abril de 1983 la revista *Libros* publicará un artículo de F. J. Ayala titulado “Macroevolución: ¿más allá del darwinismo?”.

Véase también la crítica de C. López-Fanjul y M. A. Toro (“La situación actual del darwinismo”, *Libros*, 7:7-10, 1982).

³² “Darwinism as a metaphysical research programme”, sección 37 de la obra de K. R. Popper *Unended Quest*, citada en la nota 14. “Evolution and the tree of knowledge”, sección 7 de la obra de Popper *Objective Knowledge. An evolutionary approach* (Oxford University Press, edición revisada, 1974; traducción española por Tecnos, Madrid, 1974).

³³ La idea ha sido expuesta por F. J. Ayala en el último capítulo de la obra *Evolution*, de Th. Dobzhansky, F. J. Ayala, G. L. Stebbins y J. W. Valentine (W. H. Freeman and Company, San Francisco, 1977, págs. 504-505) y también por R. C. Lewontin (artículo citado en la nota 22).

Dicho sea de paso, la idea de que los organismos mejor adaptados son los que tienen una mayor probabilidad de sobrevivir no es tan trivial como parece a primera vista o, por lo menos, no lo era en tiempos de Darwin. La teoría propuesta por el paleontólogo Hyatt, en boga entonces, denominada de los “ciclos vitales de las razas”, pretendía que los linajes evolutivos pasaban por períodos de juventud, madurez, vejez y muerte. Este proceso de envejecimiento consistía básicamente en la substitución de los individuos mejor dotados por formas seniles degeneradas.

³⁴ En este caso ha podido comprobarse experimentalmente que alargando artificialmente las plumas de la cola de los machos se aumentaba su probabilidad de aparear (M. Andersson, “Female choice selects for extreme tail length in a widowbird”, *Nature*, 299:818-820, 1982).

³⁵ K. R. Popper, “Is there a law of evolution? Laws and trends”, sección 27 incluida en el capítulo IV (“Criticism of the pro-naturalistic doctrines”) de *The Poverty of Historicism* (Routledge and Kegan Paul, Londres, 1957; traducción española por Taurus, Madrid, 1961 y Alianza Editorial, Madrid, 1973).

³⁶ En este respecto pueden consultarse los artículos de R. C. Lewontin: “The principle of historicity in evolution” (*Mathematical Challenges to*

the Neo-Darwinian Interpretation of Evolution, monografía del Instituto Wistar, 5:81-94, 1967) y "Is nature probable or capricious?" (*BioScience*, 16:25-27, 1966).

³⁷ K. R. Popper, *Objective Knowledge*, citado en la nota 32 y *Unended Quest*, citado en la nota 14.

³⁸ Un caso interesante es el del ciervo fósil irlandés, *Megaloceros giganteus*, especie que vivió en el Pleistoceno cuya cornamenta es la de mayor tamaño que se conoce, pudiendo llegar a medir unos dos metros y medio; sin embargo, por enormes que pudieran parecer estas astas consideradas aisladamente, sus dimensiones son las que corresponden a la corpulencia de sus portadores (S. J. Gould, "Positive allometry of antlers in the "Irish Elk", *Megaloceros giganteus*", *Nature*, 244:375-376, 1973). Dicho de otro modo, la longitud de los cuernos del ciervo, o la del cuello de la jirafa, dependen del color del cristal con que se miren.

³⁹ La hipótesis de R. B. Goldschmidt considera que las nuevas especies y otras categorías taxonómicas surgen bruscamente como consecuencia de la aparición de individuos ("monstruos esperanzadores") que son portadores de una mutación de gran efecto o que han sufrido una reordenación genética global, pudiendo así llegar a convertirse en antecesores de nuevos linajes evolutivos (R. B. Goldschmidt, *The Material Basis of Evolution*, Yale University Press, New Haven, 1940; traducción española por Espasa-Calpe, S.A., Madrid, 1943).

Este tipo de evolución a saltos —de aquí el apelativo de "saltacionistas" que reciben las teorías que lo proponen—, ha constituido una alternativa al gradualismo darwinista desde los comienzos de este último. T. H. Huxley, el principal defensor de Darwin, le escribía lo siguiente el mismo año (1859) de la publicación de *El origen de las especies*: "su teoría está innecesariamente sobrecargada con la suposición de que '*Natura non fecit saltum*'", esto es, que en la naturaleza no hay discontinuidades. Los genéticos del primer tercio de este siglo (Bateson, de Vries, Morgan, Johanssen, etc.) eran totalmente partidarios de teorías evolutivas saltacionistas. El año en que se redescubrieron las leyes de Mendel (1900), escribía Vries a Bateson al enviarle su trabajo sobre *Oenothera*: "Tengo el placer de remitirle mi trabajo sobre el origen de las especies, tan discontinuo como Vd. pudiera desear". La antorcha fue tomada a continuación por Goldschmidt y ha pasado en la actualidad a los proponentes de la hipótesis de los equilibrios interrumpidos. S. J. Gould, en su artículo citado en la nota 30, dice así: "la teoría de los equilibrios interrumpidos no es una teoría de macromutación... pero la acepta, como principio para la iniciación de las especies, y cuanto más rápida, mejor".

Las distintas versiones del saltacionismo consideran al individuo como la unidad de la evolución, en contraposición al neodarwinismo, en el que este lugar es ocupado por la población. Por esta razón, las teorías saltacionistas pueden, a veces, resultar subjetivamente más atractivas, puesto que introducen una discontinuidad radical entre el hombre y los restantes seres vivos. Pío Baroja percibió claramente las diferencias: "En la mitad final del siglo XIX se tuvo como la concepción científica más seria y más probable la teoría de la evolución de Darwin. Sólo la acción lenta del medio podía

ir cambiando las especies y los individuos. Hará aproximadamente treinta años, un botánico holandés Hugo de Vries, demostró que hay ciertas especies vegetales que, de repente, sin preparación alguna, sin nada que lo haga prever, pueden cambiar en absoluto de tipo y tomar otros caracteres. Esta transformación brusca, denominada por Hugo de Vries mutación, añadió en Biología a la ley general de la evolución la posibilidad de la variación brusca. Es decir, el botánico holandés encontró en la Naturaleza la posibilidad de la revolución y del milagro revolucionario” (“Las ideas de ayer de hoy”, *Obras completas*, Biblioteca Nueva, Madrid, 1947, V: 918-919). El tema se repite varias veces en la obra de Baroja, sirva de ejemplo la cita siguiente: “El humorismo será partidario, no sólo de la evolución darwiniana, lenta y constante, sino de la evolución casi milagrosa de Hugo de Vries, de un milagro racional y sin ningún carácter supernaturalista. La mutación brusca encontrada por Vries es una forma de humorismo de la naturaleza” (“La caverna del humorismo”, *Obras completas*, V: 418).