

EDITORIAL

¿Evolución gradual o revolución genética?

Gradual evolution or genetic revolution?

Al menos durante medio siglo ha existido cierto consenso entre los biólogos que la evolución opera a través de cambios en la constitución genética de las poblaciones y que éstos ocurren en forma acumulativa y gradual. Esta posición gradualista, adoptada por C. Darwin (1809-1882) en la primera edición de su *On the Origin of Species*, fue enunciada treinta años antes por Charles Lyell (1797-1875) en sus *Principles of Geology* para explicar las transformaciones ocurridas en la corteza terrestre. La noción de que la evolución es el resultado de procesos de cambio genético que operan a nivel intraespecífico fue popularizada principalmente por T. Dobzhansky (1900-1975).

Desde hace un tiempo la hipótesis gradualista ha comenzado a ser objetada y en algunos círculos biológicos reemplazada por una visión saltacionista del proceso evolutivo, dando origen a una controversia inusitadamente agitada. En varios trabajos relativamente recientes (Eldredge y Gould 1972, Gould y Eldredge 1977, Rhodes 1983) se han establecido las características de un modelo denominado *equilibrio intermitente* (punctuated equilibrium), que se diferencia de la perspectiva darwinista clásica que se ha optado por llamar *gradualismo filético* (phyletic gradualism). Según los autores citados, el modelo de equilibrio intermitente tendría las siguientes peculiaridades: 1) las especies nuevas aparecen por división de linajes; 2) la aparición de especies es acompañada por cambios morfogénicos drásticos seguidos de períodos de estasis evolutiva; 3) solamente un pequeño subconjunto de la forma ancestral da origen a la nueva especie, y 4) las especies nuevas se originan en la periferia del rango geográfico ocupado por la forma ancestral. A la inversa, las características del gradualismo filético pueden resumirse como sigue: 1) las nuevas especies se originan por la transformación de toda una

población ancestral; 2) esta transformación es uniforme y lenta; 3) la transformación, además, afecta a un número elevado de individuos, generalmente a toda la población, y 4) la transformación, finalmente, abarca una parte sustancial de la distribución geográfica de la forma ancestral.

Como consecuencia de las propiedades enumeradas, si la hipótesis del gradualismo filético fuese efectivamente válida, el registro fósil debería incluir una secuencia de formas intermedias que enlacen a la especie parental con la filial. Como generalmente la situación es otra, la falta de formas intermedias ha debido ser explicada por imperfecciones del registro. Ahora bien, si fuese correcta la hipótesis del equilibrio intermitente, el registro fósil debería exhibir cambios morfológicos bruscos y la falta de formas intermedias podría interpretarse como información válida. Por otra parte, a nivel genómico las distancias genéticas entre poblaciones, subespecies, especies y géneros deberían aumentar gradualmente en el primer caso y manifestar un cambio drástico de magnitud a nivel específico en el segundo.

Recientemente varios autores (véase principalmente Cronin et al. 1981), argumentado que la información paleoantropológica que sirvió en parte de base para la formulación del modelo de equilibrio intermitente era fragmentaria y contenía errores de fechado e interpretación morfológica, reanalizaron el registro fósil homínido y concluyeron que éste era interpretado en forma más parsimoniosa recurriendo a la hipótesis de gradualismo filético. Además, si bien reconocieron la existencia de un cambio brusco de magnitud de las distancias genéticas entre poblaciones, por una parte, y subespecies y especies, por otra, llamaron la atención sobre el hecho que el resultado observado dependía del tipo de loci genéticos que se elegían para calcular las distancias. El cambio brusco se transfor-

maba en gradual si las distancias genéticas se computaban sobre la base de loci con tasas de evolución altas.

Cabe señalar que la acalorada disputa entre los partidarios de las hipótesis expuestas, como asimismo las hipótesis propiamente tales no son nuevas. Lo novedoso, nos parece, son más bien los nombres con que actualmente se ha optado por llamarles. En efecto, en 1859 tanto F. Galton (1822-1911) como T.H. Huxley (1825-1895) reprocharon a Darwin, después de leer la primera edición de *On the Origin of Species*, el haberse recargado con una dificultad innecesaria al adoptar sin reservas el lema "*Natura non facit saltum*". Curiosamente, el mismo Darwin expresó en su "Bosquejo" de 1842 y luego en su "Ensayo" de 1844 que las variaciones seleccionadas naturalmente eran discontinuas y que el cambio de una especie a otra debería ocurrir por medio de un salto, corriendo ésta, en caso contrario, el riesgo de desaparecer. Esta posición saltacionista temprana dio luego paso a un gradualismo manifiesto. Fuera de Galton y Huxley también W. Bateson (1861-1926) y H. de Vries (1848-1935) eran partidarios del saltacionismo. A fines del siglo pasado estos últimos protagonizaron una encarnizada confrontación con W.F.R. Weldon (1860-1906) y K. Pearson (1857-1936), gradualistas de la escuela biométrica. En 1900 el redescubrimiento de los principios de G. Mendel trajo como consecuencia el abanderamiento por parte de los saltacionistas con los postulados del sacerdote austríaco. Los gradualistas rechazaron las ideas de Mendel, porque pensaron erróneamente que apoyaban al modelo saltacionista. Este rechazo retrasó en cerca de treinta años la formulación de una teoría evolutiva que combinara el darwinismo con el mendelismo (Rothhammer 1981). En todo caso, a partir de 1936, con el advenimiento de la "síntesis evolutiva", la controversia entre gradualistas y saltacionistas dejó de tener vigencia. Los paleontólogos, bajo el liderazgo de G.G. Simpson (1902-), decidieron recurrir a la teoría genético-poblacional para explicar los cambios macroevolutivos. Al tomar esta decisión perdieron independencia teórica, pero lograron la unificación de la paleontología con la biología evolutiva.

¿Cómo explicamos el curioso retorno a una controversia que aparentemente perdió vigencia hace medio siglo? Encontramos en Gould (1980) una frase decidora: "¿qué

objeto tiene ser paleontólogo, si toda teoría fundamental debe formularse en otra área, si la aplicación pasiva debe ser predominantemente nuestra meta evolutiva más alta?". Decididamente, Gould busca deslizar nuevamente a la paleontología de la genética de poblaciones. Desea establecer una teoría macroevolutiva independiente, demostrando que el cambio lento y gradual que ocurre a nivel intraespecífico y que es el objeto de estudio de la genética de poblaciones, no es parte substancial del proceso evolutivo. La macroevolución, según Gould, es fundamentalmente una historia del éxito diferencial de ciertas especies.

Pensamos, por nuestra parte, que si las especies juegan un papel tan fundamental en el drama evolutivo, no es posible desentenderse de los mecanismos microevolutivos que las originan. Resulta un tanto artificial realizar una separación tajante entre micro y macroevolución y pretender que mecanismos cualitativamente diferentes expliquen a ambas. Asimismo, la evidencia disponible parece indicar que algunos rasgos evolucionan gradual y lentamente y otros a saltos, es decir que la evolución ocurre en mosaico. Cabe entonces suponer que morfológicamente se manifieste el proceso comúnmente a través de un cambio gradual, a pesar de que sólo algunas características evolucionan efectivamente en tal forma. En otras palabras, tenemos la impresión que las dos hipótesis no son mutuamente excluyentes y que la controversia sobre gradualismo y saltacionismo sea más bien atribuible al apriorismo con que algunos biólogos evolucionistas seleccionen sus observaciones. Después de todo, los modelos evolutivos en discusión son homologables a dos formas contrastantes de vivir y también, en numerosos casos, de querer hacer vivir a los demás.

FRANCISCO ROTHHAMMER

LITERATURA CITADA

- CRONIN JE, NT BOAZ, CB STRINGER & Y RAK (1981) Tempo and mode in hominid evolution. *Nature* 292: 113-122.
- ELDRIDGE N & SJ GOULD (1972) Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf TJM (ed): *Models in Paleobiology*. Freeman Cooper. San Francisco: 82-115.

- GOULD SJ (1980) G.G. Simpson, paleontology, and the modern synthesis. In: Mayr E & WB Provine (eds): *The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology*. Harvard University Press, Cambridge: 153-173.
- GOULD SJ & NELDREDGE (1977) Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3 (2): 115-151.
- RHODES FHT (1983) Gradualism, punctuated equilibrium and the Origin of Species. *Nature* 305: 269-272.
- ROTHHAMMER F (1981) El desarrollo de las teorías evolutivas después de Darwin. Fascículos para la comprensión de las ciencias, las humanidades y la tecnología Nº 43. Editorial Universitaria, Santiago.