
EVOLUCIÓN Y REGISTRO FÓSIL:
HACIA UNA PERSPECTIVA
MÁS AMPLIA

MIQUEL DE RENZI

ABSTRACT. Palaeobiology has made three relevant contributions to the modern evolutionary theory since its renewal during the second half of the twentieth century: (i) as a consequence of the punctuated equilibria theory, species can be considered as individuals; thus, macroevolution is partly decoupled from microevolution; (ii) the research on the organic form has been one top achievement of modern palaeobiology, which put an accent on development against adaptationism (some contributions are at the cradle of *evo-devo*), and (iii) the study of mass extinctions and their causes are the last exploit of palaeobiological research. A more internalist, directionalist and punctuational conceptions arise from these new issues. In addition, a more holistic position is adopted by many palaeobiologists facing the prevalent reductionism.

KEY WORDS. Macroevolution, genealogical hierarchy, biomorphodynamics, evo-devo, extinction, Internalism, punctuational tempo, Holism.

INTRODUCCIÓN

El objeto de este trabajo es presentar las aportaciones de la paleobiología —y los paleobiólogos— a la teoría evolutiva durante una parte importante del siglo XX. La evolución implica eventos de cambio en el tiempo, y el registro fósil sería una fuente idónea de pruebas en este sentido. Si bien Darwin consideraba el registro fósil en general como algo imperfecto, con lagunas importantes y, por tanto, sin capacidad probatoria para su teoría, para Thomas Henry Huxley los datos paleontológicos proporcionaban argumentos a favor de la misma al vincular, mediante formas intermedias, miembros de grupos en principio alejados. Los fósiles, desde los primeros pasos de la concepción evolutiva de Darwin, aportaron pruebas fehacientes de transiciones evolutivas, tal como eran postuladas por la teoría. Basta con pensar en Gaudry o Marsh con sus esquemas de *filiaición* que unían el moderno género *Equus*, de la familia de los équidos, con otros ya extintos

Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biología Evolutiva, Universitat de València, España. /
derenzim@uv.es

de la misma como *Hipparion* (Rudwick 1972). Un primer problema estaba en las transiciones entre especies, que Darwin las concebía como un proceso gradual, sin saltos. De todos modos, pocos años después de la publicación de la primera edición del *Origen*, vio la luz una memoria (Neumayr y Paul 1875) que documentaba, por vez primera y de un modo concreto, múltiples transiciones graduales entre especies de moluscos de agua dulce en una cuenca del Mioceno inferior de la actual Eslovenia. El otro gran problema era el surgimiento, aparentemente repentino, de la vida animal en el inicio del periodo Cámbrico.

Estas discontinuidades existían en muchos casos y, por esto mismo, Huxley aconsejó a Darwin que no se casara con la vieja idea de Leibniz, por la cual *natura non facit saltum* (fide Gould y Eldredge 1977). Aceptar dicho aserto tenía como consecuencia admitir la imperfección del registro fósil a causa de sus discontinuidades en la sucesión biótica; la ausencia de discontinuidad era el fundamento de la uniformidad de la naturaleza, tanto en las causas como en los ritmos, asumida por Lyell (ver también Cabezas 2002). El tomar demasiado al pie de la letra lo que debía ser una hipótesis nula, un sano principio metodológico (Hooykaas 1963), hizo que la uniformidad fuera concebida como una verdadera ley natural, con una profunda carga metafísica y teológica que implicaba un creador sabio, lo cual se traducía siempre en continuidad en el cambio y con un ritmo constante, nunca saltos bruscos. La presencia de tales discontinuidades —desde las asociadas con el mero cambio morfológico en una secuencia de fósiles atribuibles a especies próximas, hasta los horizontes que evidenciaban lo que hoy denominaríamos extinciones en masa— hizo que se interpretaran dogmáticamente como ausencias de registro, lo cual planteaba la necesidad de postular la existencia de lagunas sedimentarias.

Los estratígrafos y sedimentólogos de hoy saben cómo reconocer dichas lagunas, sin necesidad de argumentar sobre la base de la continuidad o la discontinuidad de la sucesión biótica. En consecuencia, las ausencias pueden ser evaluadas con los criterios propios de las ciencias que tratan de la formación de los materiales sedimentarios y sin hacer uso de enunciados acerca de la evolución biológica que, a su vez, deberían ser contrastados independientemente. Al no hacerse de esta manera, surgió una tautología, a la cual no se ha prestado la debida atención, como ya he insistido en otras ocasiones: el registro es imperfecto porque presenta discontinuidades y éstas se deben a que el registro es imperfecto (De Renzi 1992). Esto último, contra lo cual posiblemente advertía Huxley implícitamente en su consejo, ha sido, en mi opinión, uno de los motivos por los cuales siempre se han subestimado las aportaciones de la paleontología a la teoría evolutiva.

Muchos quisieron ver en el modelo evolutivo de la vida el reflejo de sus convicciones ideológicas e hizo falta la síntesis moderna de la evolución

—surgida alrededor de los años cuarenta del siglo XX— con Dobzhanski, Simpson, Mayr o Huxley (Julian), para mostrar que no hacía falta formular hipótesis extracientíficas (progreso, finalidad, etc.) y que la selección natural, junto con la base genética de la variabilidad, podía ser un argumento válido para dar una explicación razonable de muchos hechos (cf. Mayr 1980).

Ahora bien, el registro fósil seguía presentando aspectos de discontinuidad que no necesariamente había que explicar en términos de una intrínseca imperfección de aquél; Simpson (1944), el paleontólogo de la síntesis moderna, ya había visto que ese recurso no era necesario. Además, para este autor tampoco se podía admitir sin más las explicaciones de la síntesis, en su aspecto más experimental de la genética de poblaciones, para dar razón de los procesos que se observaban en el registro; éste debía ser la clave de su contrastación. A esto se refiere su famosa alusión sobre lo que los genéticos de poblaciones podían explicar acerca de los cambios a partir de un centenar de ratones durante diez años y bajo condiciones controladas, pero no con millones de ratones durante millones de años y condiciones cambiantes, lo cual era realmente el aspecto esencial (Simpson, op. cit.). Aquí estaba el problema de la distinción entre micro- y macroevolución. Ambos términos son fenomenológicos, y fueron acuñados por Dobzhanski en 1937 (*fide* Goldschmidt 1940) y la cuestión básica era si la segunda era la simple consecuencia de la primera. Si bien la síntesis moderna mantenía que la macroevolución se reducía a microevolución en una escala temporal suficientemente larga, el desarrollo posterior de la paleontología evolutiva mostró que, cuando menos, esto era bastante discutible.

Por otra parte, el paleontólogo juega básicamente con los aspectos morfológicos de los esqueletos mineralizados de los organismos. En tanto que éstos están conectados con las características más relevantes del ser que los contiene, aportan información esencial acerca del mismo: relación con la musculatura, con los órganos más vitales, etc. En una gran mayoría de casos, los esqueletos son característicos de las especies a las cuales pertenecen los organismos poseedores. Ello hizo que, desde buen principio, sus estudiosos los consideraran testimonio de aquéllas. Por el mismo motivo, podían mostrar las vías seguidas por la evolución morfológica. Es cierto que la forma se hereda, pero otra cosa son los procesos por los cuales se produce. La adaptación es una idea que guía la investigación morfológica desde antiguo, pero con un acento muy fuerte a partir del siglo XIX, tal como queda reflejado en Darwin. Cuestiones tales como si existen restricciones a las posibles variantes de forma o qué modelos sigue y cómo explorarlos ha sido uno de los *leitmotiv* de la paleobiología del siglo XX.

Finalmente, la extinción de especies fue para Darwin algo tan importante para la evolución como podía ser la mortalidad de los organismos en una población determinada. La mortalidad de organismos asociados

con determinadas variantes de sus caracteres (menos eficientes) determinaría que la población se fuera enriqueciendo, por acción de la selección natural, en aquellos cuyas variantes les confirieran mayor eficiencia. Lo mismo ocurriría con las especies: aquellas cuyos organismos fueran más eficientes, como resultado de la acción de la selección natural, acabarían remplazando en sus hábitats a aquellas especies de organismos menos eficientes, hasta que estas últimas se extinguieran. Darwin no creía en la extinción en masa, precisamente por su adhesión al principio de uniformidad, que no concebía semejantes saltos. Sin embargo, los estudios más precisos del registro fósil han mostrado que tales extinciones de hecho existen. Otra cosa es si su causa radica en el ambiente físico o en la dinámica interna de la biota.

Este artículo versará sobre las aportaciones conceptuales de la paleobiología de la segunda mitad del siglo XX a las relaciones entre microevolución y macroevolución; los enfoques acerca de la evolución morfológica y su entronque con la biología evolutiva del desarrollo (*evo-devo*), y finalmente, la problemática de la extinción.

MICROEVOLUCIÓN Y MACROEVOLUCIÓN

Gran parte de lo que se va a discutir en esta sección está relacionado con los aspectos disruptivos que muestra el registro fósil. Éste muestra ciertas discontinuidades básicas que se hacía difícil explicar mediante una naturaleza en continuo cambio sin saltos; v.g., el surgimiento de la mayor parte de la vida animal en el Cámbrico, y más cuando los estudios en muchas secciones de materiales precámbricos revelaron enseguida que éstos podían haber contenido fósiles, ya que su naturaleza sedimentaria estaba muy poco alterada. La síntesis había concebido un mecanismo tal como la deriva genética, que Simpson (1944) utilizó para hablar de evolución cuántica (por salto), sin echar mano al manido recurso de la imperfección del registro fósil. La deriva implicaría de por sí discontinuidad, si bien se podía dar inicialmente bajo condiciones de nula presión de selección. Las presiones posteriores guiarían el cambio. Mediante la evolución cuántica se podía explicar el origen abrupto de la gran mayoría de filos animales en el Cámbrico. Todo esto iría unido a la noción de tasa de cambio evolutivo, que en determinados momentos se aceleraría, como ya había previsto Darwin (ver también González Donoso 2009). A Simpson le debemos la idea de dar expresión cuantitativa a las tasas de evolución. Para él, éstas deberían medirse usando las medidas propias de la demografía (Simpson 1944).

Las pautas del registro se interpretaron entonces evolutivamente: las radiaciones, el remplazamiento ecológico u otras, que se explicaban, en principio, mediante selección natural y adaptación. Al mismo tiempo,

muchas veces se observan tendencias de cambio morfológico, también explicadas en términos de mejora adaptativa por selección natural. La idea básica sería la de cambio evolutivo continuo. Las especies se transformarían unas en otras gradualmente. De esta manera, la microevolución (pequeños efectos en poblaciones durante el transcurso del tiempo ecológico) daría lugar acumulativamente a los grandes cambios observados a través del tiempo geológico o macroevolución.

Los problemas surgieron a raíz de las ideas de especiación de Ernst Mayr (1963), según las cuales una especie se originaría a partir de una pequeña población aislada de otra especie ya existente. A causa de su pequeño tamaño, el cambio sería rápido, con un papel importante de la deriva genética. La excesiva localización espacio-temporal tendría, como consecuencia, que el acontecimiento fuera muy difícil de registrar paleontológicamente. Ya no se trataría, pues, de una supuesta imperfección del registro, sino de algo inherente a la naturaleza del propio proceso de especiación. Darwin (1859; pp. 172-179) ya había previsto que por su exceso de localización, las pequeñas poblaciones, donde estarían representadas mayormente determinadas variantes, no aparecerían registradas (ver también González Donoso, 2009). El paleontólogo Niles Eldredge ya había explorado las consecuencias que tendría para el registro fósil la especiación concebida en tales términos. Sin embargo había más, ya que las especies, desde la primera hasta la última aparición en el registro, parecía que variaban muy poco. La idea de una variación continua que condujera de una especie a otra a través de formas intermedias, tal como se había postulado sobre todo después de Darwin (ver De Renzi y Pla 2009), había recibido dos golpes muy serios. Las especies mostraban durar intervalos del orden de diez millones de años sin cambios notables (*estasis morfológica*), dando derivaciones que representarían discontinuidades importantes, es decir, estarían en un equilibrio sólo roto al iniciarse un proceso de especiación en una de sus poblaciones. Eldredge y Gould (1972) denominaron esto teoría de los "equilibrios interrumpidos" (*punctuated equilibria*). Una de sus consecuencias fue que los cambios evolutivos se concentraban en los eventos de especiación y no dentro del *continuum* temporal de la especie. En este último, la especie mostraría una variación restringida.

Ahora bien, la otra consecuencia fue que al ser las especies entidades estables, ello implicaba que se las podía considerar como verdaderos individuos y no como instantáneas congeladas, en momentos dados del tiempo geológico, de un *continuum* de cambio. Además, cada especie presentaría aspectos diferenciados con respecto a las otras dentro de un mismo clado, a semejanza de lo que sucede con los organismos de una población, es decir, presentarían una *variabilidad interespecífica*. Esto implicaría algún tipo de segregación de variantes dentro del clado o grupo monofilético a través del tiempo. Asimismo, las especies podrían presentar

rasgos variables emergentes que no fueran de sus genomas, de sus organismos ni de sus poblaciones, sino de la especie como un todo. En consecuencia, surgió la necesidad de ver la macroevolución desacoplada, cuando menos parcialmente, de la microevolución, tal como propusieron —entre finales de los setenta y principios de los ochenta— diversos paleontólogos, como fueron Gould (1980), Stanley (1979) y, posteriormente, Vrba (1984) y Eldredge (1985). Vrba, además, replanteó el concepto de selección en general y lo distinguió de otro concepto, el de “tría” (*sorting*), a fin de evitar argumentos tautológicos. Tría alude a tasas diferenciales de originación y/o eliminación de variantes, que simplemente constituyen un patrón. El concepto de tría incluye los resultados de la selección, pero no toda tría significa selección. En el caso de la selección, el patrón se explicaría mediante la interacción de las variantes hereditarias y emergentes de los individuos con su ambiente. Ello podría plantear la posibilidad de la selección de especies (en cambio, la selección natural ordinaria operaría sobre las variantes hereditarias *fenotípicas* de los organismos). Un ejemplo de propiedad emergente en especies sería la distancia genética entre sus poblaciones (no es ni de organismos ni de las poblaciones aisladas). Especies que presentaran mayores distancias genéticas tendrían ventajas frente a las crisis bióticas.

Estos planteamientos condujeron a ver la evolución en muy diferentes niveles, con distintos tipos de individuos en cada uno; v.g., genes, organismos, poblaciones, especies y grupos monofiléticos. El conjunto adoptaría la estructura de una jerarquía genealógica, con conflictos y sinergismos entre niveles, a causa de las cadenas causales ascendentes y descendentes que se establecerían entre los mismos; lo que ocurriera en un nivel repercutiría en todos los demás (Buss 1987; Vrba 1989). En estas condiciones, se propusieron diversos mecanismos macroevolutivos diferentes de la selección de especies, entre los que cabe mencionar la “hipótesis del efecto”, de Vrba. En la hipótesis del efecto, un aspecto impuesto *fortuitamente* en un clado, al nivel organismo o el nivel genoma, *determinaría* las tasas de evolución y dirigiría las presiones de selección y las tendencias del clado. Una actualización de los problemas suscitados por los conceptos de selección de especies e hipótesis del efecto se puede encontrar en Lieberman y Vrba (2005).

Se puede concluir que estos nuevos puntos de vista inciden en una aproximación en que el reduccionismo pierde protagonismo: si la síntesis moderna ha acabado poniendo el acento en la reducción de la evolución a los aspectos genéticos y moleculares, la aparición de propiedades emergentes en cada nivel de la jerarquía genealógica da lugar a procesos que afectan a todos los niveles. El pretender conferir a la selección natural ordinaria, que tiene un aspecto ecológico indudable (el organismo, con sus rasgos variantes y emergentes, interactúa con su ambiente), el papel

preponderante ha conducido a ver este mecanismo como el único causante del cambio de frecuencias génicas, cuando esto último (patrón) puede obedecer a otros procesos; entre otros, la selección de los propios genes dentro del mismo genoma, que tiene lugar a otro nivel y puede dar lugar a conflictos con la selección natural ordinaria, lo cual ya apuntaba Doolittle (1982). La visión reduccionista deja paso a un punto de vista más holista o sistemista, en tanto que cada individuo no es una simple suma de partes, sino que éstas interactúan y dan lugar a propiedades emergentes y no reducibles a otras de niveles más bajos.

LA FORMA ORGÁNICA

A partir de Darwin, la forma, como tantos aspectos sujetos a variación, sería modelada por la selección natural a fin de lograr su adecuación con las exigencias impuestas por el medio, es decir, con su adaptación al mismo y la consiguiente integración funcional tanto externa como interna. De esta manera, se daba el espaldarazo a una larga tradición funcionalista y adaptacionista que había que rastrear hasta Aristóteles (Nuño de la Rosa 2005). Esto no quiere decir que Darwin no pensara en aspectos internos o, incluso, sin finalidad, como ocurre con los planes estructurales básicos (Darwin 1859; p. 435), que modelaran la forma; o bien, cuando habla de correlaciones de crecimiento (Darwin 1859; pp. 143-150), ya conocidas en su época, cuya acción aceptaba en un sentido de totalidad y con capacidad de imponer limitaciones (ver también De Renzi, 2009a). No obstante, hubo más tarde la tendencia a ver los organismos atomizados en conjuntos de caracteres que evolucionaban independientemente, lo cual llegó a hacer pensar que la selección los guiaba hacia óptimos, sin ninguna restricción.

Los paleontólogos, con Cuvier, ya se habían planteado las bases del estudio funcional de las estructuras representadas por los fósiles. El neodarwinismo proponía que las tendencias evolutivas significaban cambio morfológico guiado por selección natural, en una dirección preferente y en términos de mejora adaptativa. Sin embargo, esto volvía a incurrir en la tautología, puesto que en muchos casos no se conocía el significado funcional de las estructuras representadas por los fósiles, sobre todo cuando éstos tenían un parentesco muy remoto con las formas actuales. En tales circunstancias, el método comparativo de Cuvier y sus seguidores para analizar las adaptaciones no sería aplicable. El paleontólogo Martin Rudwick (1961, 1964), propuso romper la dinámica tautológica mediante su método paradigmático, que implicaba formular una hipótesis acerca del modo de operar mecánico de las estructuras observadas, con especificaciones que relacionarían diversos aspectos que, en principio, no parecerían implicados. Tal manera de operar se asociaría a una función (filtración, vuelo, masticación, etc.). La estructura que, al obrar mecánicamente de

dicha manera, ejecutara esa función con la máxima eficiencia, *dentro de los límites impuestos por los materiales orgánicos*, sería lo que Rudwick denominó el *paradigma* para dicha función, que serviría como término de comparación con las estructuras reales. Su propuesta consistía en simular el funcionamiento mecánico de la estructura real. Si el modo de operación se aproximaba en eficacia al paradigma para la función propuesta, se admitiría en principio tal interpretación; si no lo hiciera, se plantearía otra función con su correspondiente paradigma.

Varios paleontólogos, entre ellos David Raup, se han sentido en deuda con la problemática que D'Arcy W. Thompson había suscitado acerca de la forma de los organismos desde 1917 (Thompson 1942). Este autor venía a decir que, al ser los organismos entidades materiales, sus formas son producto de las leyes físicas que se traducen en términos geométricos y matemáticos. Como fruto de esto último, surge la *morfología teórica* moderna, de la mano de Raup y Michelson (1965) y Raup (1966), y con ella un nuevo concepto, el de *morfoespacio* o espacio de las formas posibles, una herramienta básica para explorar los resultados de la evolución morfológica (ver además, Hickman 1993; De Renzi, en prensa). La morfología teórica tiene como pretensión la comprensión de la forma orgánica en términos de reglas geométricas simples (Gould 1970). El ejemplo básico desarrollado por Raup fue el de las conchas enrolladas isométricas, que se explicaba con cuatro parámetros asociados a las ecuaciones de una superficie helicoidal. Estos cuatro parámetros generaban el morfoespacio de las conchas posibles, que mostraba que todas las conchas reales ocupaban sólo porciones restringidas del mismo —y esta ocupación, además, no era aleatoria— mientras que otras geometrías, aunque posibles, no se habían dado. Esto último abría un amplio abanico de problemas a resolver; en este contexto, Gould (1970) haría una defensa de los argumentos de Thompson. La morfología teórica ha visto una importante síntesis en McGhee (1998).

Si bien los planteamientos de Rudwick representaron un avance —sobre todo, al reconocer limitaciones materiales a la evolución de las estructuras orgánicas— todavía no ponían de manifiesto la profundidad de las restricciones o *limitaciones* (*constraints*; las de Rudwick serían un caso particular) en evolución morfológica. La otra cuestión es el carácter de optimización que aquellos planteamientos implican. El paleontólogo Adolph Seilacher (1970) habló a ese respecto de la necesidad de ver la forma de los organismos regida por tres factores. Uno de ellos consistiría en los requerimientos funcionales; la selección actuaría sobre la variabilidad permitida por los otros dos factores, que serían la filogenia o factor *histórico* (el plan estructural o *Bauplan* se mantiene desde que se establece, y limita *históricamente* las posibilidades de la evolución morfológica y, por tanto, la eficacia de las adaptaciones) y los modos de *fabricación* (con sus

restricciones puramente físicas, *ahistóricas*). En esto consistiría lo que él denominó *morfología construccional* (por diversos motivos, pasaría a llamarse *biomorfodinámica*; Seilacher 1991). La morfología teórica se constituiría en uno de sus instrumentos de investigación, sobre todo a la hora de explorar las limitaciones evolutivas. Un libro reciente sobre esta temática es el coordinado por Briggs (2005).

Una corriente de investigación puesta en marcha por Gould (1977a), puso sobre el tapete la cuestión de las relaciones entre ontogenia y filogenia —algo que ya había hecho De Beer (1958)— que básicamente remitían al concepto de heterocronía (cambios en la temporización y las tasas del desarrollo en la filogenia). En dicha obra, Gould dio una argumentada crítica sobre la recapitulación, junto con una reconsideración de las relaciones entre ontogenia y filogenia dentro del contexto de los procesos operantes, y no tanto de una taxonomía puramente fenomenológica de las mismas. Toda esa taxonomía sería consecuencia de *aceleraciones* o *retardos* que afectarían a la temporización y a las tasas del desarrollo. Al mismo tiempo, abogaba en términos de una disociación en cuanto a las unidades que se desarrollaban en el organismo, las cuales podían adquirir una cierta independencia evolutiva. Con relación a ello una importante figura de la biología del desarrollo, como fue el malogrado Pere Alberch, se interesó por estas temáticas (Alberch, et al. 1979); se puede decir que él y Gould contribuyeron, entre otros, a poner en marcha en sentido moderno la prometedora línea que relaciona desarrollo con evolución, más familiarmente conocida como *evo-devo*. Al mismo tiempo, y aunque la idea de disociabilidad de Gould ya venía de la concepción denominada *evolución en mosaico* de Louis Dollo, se ponían las bases para avanzar en la noción de *modularidad*, que cristalizaría en los años posteriores (ver Callebaut y Rasskin-Gutman, eds. 2005). Vale decir que entre paleontología y desarrollo embrionario siempre hubo suficiente sensibilidad de planteamientos, en tanto que ambas tenían la forma como punto en común, fuera en el tiempo del desarrollo individual, fuera en el despliegue histórico de formas adultas (De Renzi 2009a, b).

Las ideas de Alberch (1980, 1982) sobre desarrollo mostraron cómo los planteamientos de Seilacher, así como la idea de los equilibrios interrumpidos, tenían una explicación nada forzada en la estabilidad del desarrollo embrionario, aunque, por ejemplo, la estasis ha recibido recientemente una explicación en el contexto de la síntesis moderna (cf. Eldredge, 2005). La estabilidad del desarrollo sería la razón de la permanencia de los planes estructurales (ver De Renzi 1982; Reif, et al., 1985) y de la estasis de las especies. Los saltos asociados, contemporáneos o no, con el aislamiento reproductivo que define el inicio de la especiación tendrían su explicación en los puntos de bifurcación que poseería el desarrollo concebido como un sistema dinámico no lineal (cf. Alberch 1991). La subsiguiente estasis

tendría su razón en la estabilidad del desarrollo (ver también De Renzi y Pla 2009). Estas ideas ya subyacían en Waddington (1957). Todo esto no haría más que reforzar un punto de vista internalista —en tanto que el desarrollo, un proceso interno, tendría un rol regulador en la expresión de los genes— y no el ambientalista dominante (acerca de las aportaciones de Alberch a la paleobiología, ver De Renzi 2009b).

Los puntos de vista internalistas de Alberch (v.g., 1991) tuvieron también repercusiones en macroevolución, en tanto que las posibles transformaciones morfológicas no se darían aleatoriamente, sino que unas lo harían más probablemente que otras a causa de la naturaleza no lineal del desarrollo embrionario, con el establecimiento de las correspondientes tendencias, lo cual marcaría previamente las pautas a seguir por la selección natural.

Finalmente, y dentro del campo de la ciencia de la forma, cabe tratar un nuevo concepto, el de “exaptación”, introducido por Gould y Vrba (1982), que hace alusión a un problema ya planteado por Darwin (1859; p. 437, acerca de los huesos craneales en mamíferos placentarios y reptiles). Se trata de un concepto ausente en dicho campo, y se refiere a que existen estructuras que rinden un servicio al organismo que las posee, pero sin estar modeladas para su destino actual, como lo están las adaptaciones, por la selección natural. De esta manera, las adaptaciones poseen *funciones*, mientras que las exaptaciones tienen *efectos*. Dichos autores reunirían ambos conceptos como aspectos de uno más amplio, el de “aptación”. La consecuencia de esto sería que la morfogénesis, por sus propias leyes, de carácter interno, haría surgir estructuras que luego hallarían, o no, una utilidad; v.g., el pelo o la pluma (De Renzi 2009b). Se puede decir que toda adaptación es precedida por una exaptación.

LA EXTINCIÓN Y LA DINÁMICA DE LA BIOTA

El último grupo de aportaciones a la teoría evolutiva tiene sus raíces en el enfoque del estudio de los fósiles a partir del siglo XVII. Me refiero a la posibilidad de la extinción de las especies, en tanto que la gran mayoría de fósiles corresponde a especies que ya no existen actualmente. La extinción representa un motor macroevolutivo tan importante como la mortalidad en poblaciones lo es en microevolución. La posibilidad de extinción fue refrendada por Cuvier a principios del siglo XIX, si bien ya había sido intuitiva —y discutida— en las épocas inmediatamente anteriores. Las primeras propuestas de Cuvier iban en el sentido de que muchas especies se extinguirían simultáneamente, por *catástrofes*. Sin embargo, Lyell, en nombre de la uniformidad de la naturaleza, defendía que las especies no se extinguían simultáneamente, sino que lo hacían unas con independencia de otras. Podemos decir que, de alguna manera, ambos

tenían razón. Hoy día hablamos de extinción en masa, que aludiría a la primera, y de extinción de fondo, para la segunda. En términos modernos, se dice que existe una tasa de extinción asociada a la biota, responsable de la extinción de fondo. Un incremento sustancial de dicha tasa, bien sea acelerando *gradualmente* durante un breve periodo del tiempo geológico (1 a 3 Ma) o súbitamente (*catastróficamente*), en el tiempo ecológico, da lugar a extinciones en masa. Pasado ese intervalo, las tasas volverían a los valores iniciales, propios de la extinción de fondo.

Se ha comentado que existiría una dicotomía causal para ambos tipos de extinciones. La extinción de fondo tendría su causa en la dinámica interna de la biota y cada taxón (por ejemplo, géneros o familias) contendría especies que siempre avanzarían en competición con otras que, a su vez, también lo harían, dando como resultado una probabilidad de extinción constante y característica de las especies del taxón. Es lo que se ha denominado "hipótesis de la reina roja" de van Valen, en los años setenta, obtenida a partir de los datos de supervivencia taxonómica de especies a través del tiempo geológico. Aunque ecólogo, para van Valen los datos del registro fósil eran una fuente de información relevante.

La extinción en masa, en cambio, tendría su causa en el ambiente físico, sobre todo el clima. Los años ochenta han generado un importante volumen de aportaciones al respecto, tanto de refinamiento de los datos brutos como de teoría. En estos terrenos se debe citar los nombres de varios paleontólogos, como el ya nombrado David Raup (1987), John Sepkoski (1981, 1984) o David Jablonski (1986), entre otros. Las causas afectarían simultáneamente a las biotas terrestre y marina. Además, el clima puede estar condicionado por la biota y entonces sería la dinámica de ésta la inductora. Si no es así, es la dinámica de la Tierra misma la que lo condiciona: movimientos de placas tectónicas, orogenias, vulcanismo generalizado, etc. O bien agentes extraterrestres, como pueden ser impactos de grandes meteoritos, con consecuencias semejantes al vulcanismo generalizado, al emitir gran cantidad de polvo y gases a la atmósfera y debilitar la radiación solar que llega a la Tierra.

Ahora bien, la extinción de fondo está salpicada por episodios de extinción que alternan con tiempos de ausencia de extinción (Raup 1987). Algunos de estos episodios se presentan como simultáneos y entonces vuelve la explicación dicotómica, ya que la simultaneidad es atribuida a cambios globales del medio físico. Al mismo tiempo, el paleontólogo McKinney (1997) ha efectuado una importante revisión acerca de la llamada *vulnerabilidad selectiva*, por la cual existen especies que, por sus rasgos, están más abocadas que otras a la extinción. Aun así, en las extinciones en masa, esto puede no tener importancia.

Hacia finales de los años noventa, diversos autores expertos en dinámica de sistemas, como el catalán Ricard Solé, hicieron hincapié en algunos

hechos. En primer lugar, que si tomamos cualquier grupo, v.g., equinodermos, encontramos un espectro continuo de magnitudes de extinción, es decir, desde momentos en que solamente tiene lugar la extinción de un solo taxón del grupo, hasta momentos en que tiene lugar la extinción simultánea de muchos. En segundo lugar, que las extinciones de mayor magnitud serían raras mientras que las de menor magnitud serían las más frecuentes y, en tercer lugar, que dicha ley de frecuencia decreciente según la magnitud, sería una ley de potencia negativa. Esto estaría ligado a la dinámica interna de la biota. Aparte de lo dicho, el espectro continuo de la magnitud total (todos los taxones) de las extinciones ha sido documentado con gran precisión por MacLeod (2003).

La dinámica interna de la biota era vista, sobre todo por el paleontólogo John Sepkoski (1981,1984), como algo expresable mediante ecuaciones de diversificación no lineales, que condujeron, inicialmente, a entender la biota animal marina en términos de tres faunas evolutivas: la fauna cámbrica, la fauna paleozoica y la fauna moderna que, aunque arrancarían del final del Precámbrico, llegan a la actualidad. El nombre de las dos primeras alude a que alcanzarían el clímax en el Cámbrico, la primera, y en el Paleozoico —a partir del Ordovícico— la segunda, mientras que la fauna moderna todavía no lo habría alcanzado. En este modelo, las tasas de originación y extinción son diversidad-dependientes y las grandes extinciones son vistas como incidencias externas que aumentarían bruscamente las tasas ordinarias de extinción en un intervalo breve, con restauración inmediata de las tasas de extinción ordinarias.

La argumentación de Solé, et al. (1999) va en el sentido de que la biota, a causa de la autorganización, cuyo rasgo es la no linealidad —lo cual coincide con la dinámica planteada por Sepkoski— tiende a un estado crítico autorganizado que, una vez alcanzado, muestra desplomes de todas las magnitudes posibles, lo cual es consecuente con las leyes de potencia negativa, que ignoran condiciones iniciales y son independientes tanto de escalas espaciales como temporales. A favor de esto están las conexiones en número creciente que se producen entre las especies de la biota; la extinción de una especie puede arrastrar la de otras conectadas con ella. Si las causas de la extinción en masa fueran únicamente ambientales, se extinguirían solamente las especies que se han denominado vulnerables. Sin embargo, la gran extinción pérmica arrastró una parte cercana a la totalidad de la biota, y ello ha sido explicado básicamente por efecto invernadero y vulcanismo generalizado en Siberia (Kidder y Worsley 2004). Muy probablemente, se podría interpretar más bien como una cuestión de rotura de conexiones entre las especies vulnerables y aquellas que no lo eran.

CONCLUSIÓN

Muchos de los planteamientos actuales de la paleobiología evolutiva han puesto de manifiesto cuestiones de fondo que Gould (1977b) ya había resumido en tres grandes preguntas: 1) acerca de la dirección del cambio. Aquí habría que considerar modelos de cambio direccionales, unidos a ideas tales como progreso, o bien sin dirección, con una biota en estado estacionario, propios de la uniformidad de la naturaleza. 2) acerca del modo de cambio; el motor del cambio sería interno o ambiental. Finalmente, 3) acerca del *tempo* de cambio. Su naturaleza podría ser gradual —propia de la uniformidad— o saltacional —más propia de planteamientos dialécticos; ver Alberch (1989). La teoría evolutiva más generalizada se ha movido en contextos de cambio estacionario (tasas de evolución constantes, carácter markoviano), con una fuerte componente ambientalista (primado de la selección y de la adaptación) y *tempos* graduales. Muchos de los puntos de vista paleobiológicos han mostrado que, sin detrimento de los aspectos anteriores, los alternativos (direccionalidad, internalismo y saltacionismo) tienen razón de ser, lo cual no induce a una lucha entre alternativas, de a ver quién tiene razón, sino a una pluralidad de miras que sólo puede beneficiar a la teoría evolutiva. A ello hay que añadir que muchos paleobiólogos evolutivos adoptan una posición más holista, a diferencia del reduccionismo generalizado, que proclaman muchos colegas del campo neontológico. En tanto que el registro fósil constituye el archivo de la evolución, sus estudiosos tienen algo esencial que aportar.

Una versión de este trabajo fue presentada en el seminario “Darwin *in memoriam*. Las teorías de la evolución hoy”, celebrado del 14 al 18 de junio de 2008 en la Universidad Internacional Menéndez y Pelayo en Valencia España. El seminario fue organizado por el Museo Valenciano de Historia Natural y contó como directores a José Sanmartín, de la Universidad de Valencia y director del Centro Reina Sofía de España; a Raúl Gutiérrez Lombardo, del Centro de Estudios Filosóficos Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano de México; a Jorge Martínez Contreras, de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa de México, y a José Luis Vera, del Instituto Nacional de Antropología e Historia, de México. Participaron destacados académicos, como Francisco José Ayala, José Adolfo de Azcárraga Feliu, Camilo J. Cela Conde, Carlos Castrodeza, Antonio Diéguez y Andrés Moya.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alberch, P. (1980), "Ontogenesis and morphological diversification," *American Zoologist* 20: 653-667.
- Alberch, P. (1982), "Developmental constraints in evolutionary processes," in J.T. Bonner (ed.), *Evolution and Development*. Berlín: Springer-Verlag, pp. 313-332.
- Alberch, P. (1991), "From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability," *Genetica* 84: 5-11.
- Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F. y Wake, D.B. (1979), "Size and shape in ontogeny and phylogeny," *Paleobiology* 5(3): 296-317.
- Briggs, D.E.G., ed. (2005), *Evolving Form and Function: Fossils and Development*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, Yale University.
- Buss, L.W. (1987), *The Evolution of Individuality*. Princeton: Princeton University Press.
- Cabezas, E. (2002), *La Tierra, un debate interminable. Una historia de las ideas sobre el origen de la Tierra y el principio de uniformidad*. Zaragoza: Prensas Universitarias de Zaragoza.
- Callebaut, W. y Rasskin-Gutman, D., eds. (2005), *Modularity: Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.
- Darwin, C. (1859), *On the Origin of Species by Means of Natural Selection* (facsimile de la 1ª edición, 1964). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- De Beer, G. (1958), *Embryos and Ancestors* (reimpresión de 1962). Oxford: Clarendon Press.
- De Renzi, M. (1982), "La forma orgánica: un pretext per establir contacte amb alguns problemes de fons de la biologia," in M. Peset (ed.), *Estudios dedicados a Juan Peset Alexandre, III*. Valencia: Publicaciones de la Universidad de Valencia, pp. 351-388.
- De Renzi, M. (1992), "Evolución tafonómica: sobre la posibilidad de lectura de la evolución orgánica a través del registro fósil," in S. Fernández López (ed.), *Conferencias de la Reunión de Tafonomía y Fosilización*. Madrid: Editorial Complutense, pp. 63-85.
- De Renzi, M. (2009a), "Cuestiones de forma: desde el pensamiento de Darwin hasta la actualidad," in P. Palmqvist y J.A. Pérez-Claros (coords.), *XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Libro de Resúmenes*. Málaga: Universidad de Málaga (impreso por Empress Málaga), pp. 26-50
- De Renzi, M. (2009b), "Developmental and historical patterns at the cross-roads in the work of Pere Alberch," in D. Rasskin-Gutman y M. De Renzi (eds.), *The Creative Trajectory of an Evo-Devo Biologist*. Valencia: Publicaciones de la Universitat de València, pp. 45-66.
- De Renzi, M. (en prensa), "Morfología teórica y evolución morfológica," in H. Dopazo y A. Navarro (coords.), *Adaptación y evolución, 150 años después del Origen de las Especies*. España: Sociedad Española de Biología Evolutiva.
- De Renzi, M. y Pla, C. (2009), "Factores que concurren en la estasis coordinada: en qué medida son determinantes los aspectos ambientales," in P. Palmqvist y J.A. Pérez-Claros (coords.), *XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Libro de Resúmenes*. Málaga: Universidad de Málaga (impreso por Empress Málaga), pp. 65-69.
- Doolittle, W.F. (1982), "Selfish DNA alter fourteen months," in G.A. Dover y R.B. Flavell (eds.), *Genomic Evolution*. Londres: Academic Press, pp. 3-28.

- Eldredge, N. (1985), *Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. Nueva York: Oxford University Press.
- Eldredge, N. (2005), "The dynamics of evolutionary stasis," *Paleobiology* 31(2) (Supplement): 133-145.
- Eldredge, N. y Gould, S.J. (1972), "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism," in T.J.M. Schopf (ed.), *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper & Company, pp. 82-115.
- Goldschmidt, R. (1940), *The Material Basis of Evolution* (reimpresión de 1982). New Haven: Yale University Press.
- González Donoso, J.M. (2009): "Darwin y los equilibrios intermitentes," in P. Palmqvist y J.A. Pérez-Claros (coords.), *XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Libro de Resúmenes*. Málaga: Universidad de Málaga (impreso por Empress Málaga), pp. 1-25.
- Gould, S.J. (1970), "Evolutionary paleontology and the science of form," *Earth-Science Reviews* 6: 77-119.
- Gould, S.J. (1977a), *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Gould, S.J. (1977b), "Eternal metaphors of palaeontology," in A. Hallam (ed.), *Patterns of Evolution as Illustrated by the Fossil Record*. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company, pp. 1-26.
- Gould, S.J. (1980), "Is a new and general theory of evolution emerging," *Paleobiology* 6(1): 119-130.
- Gould, S.J. y Eldredge, N. (1977), "Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered," *Paleobiology* 3(2): 115-151.
- Gould, S.J. y Vrba, E.S. (1982), "'Exaptation' missing term in the science of form," *Paleobiology* 8(1): 4-15.
- Hickman, C.S. (1993), "Theoretical design space: a new program for the analysis of structural diversity," *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen* 190(2/3): 169-182.
- Hooykaas, R. (1963), *Continuité et discontinuité en géologie et biologie* (traducción francesa de 1970). París: Éditions du Seuil.
- Jablonski, D. (1986), "Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach," in D.K. Elliot (ed.), *Dynamics of Extinction*. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc., pp. 183-229.
- Kidder, D.L. y Worsley, T.R. (2004), "Causes and consequences of extreme Permo-Triassic warming to globally equable climate and relation to the Permo-Triassic extinction and recovery," *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203: 207-237.
- Lieberman, B.S. y Vrba, E.S. (2005), "Stephen Jay Gould on species selection: 30 years of insight," *Paleobiology* 31(2) (Supplement): 113-121.
- MacLeod, N. (2003), "Extinctions: causes and evolutionary significance," in A. Lister y L. Rothschild (eds.), *Evolution on Planet Earth: The Impact of the Physical Environment*. Nueva York: Academic Press, pp. 253-271.
- Mayr, E. (1963), *Especies animales y evolución* (traducción española de 1968). Barcelona: Ediciones de la Universidad de Chile y Ediciones Ariel.
- Mayr, E. (1980), "Prologue: Some thoughts on the history of the evolutionary synthesis," in E. Mayr y W.B. Provine (eds.), *The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, pp. 1-48.
- McGhee, G.R. Jr. (1998), *Theoretical Morphology: the Concept and its Applications*. Nueva York: Columbia University Press.

- McKinney, M.L. (1997), "Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views," *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 495-516.
- Neumayr, M. & Paul, C.M. (1875), "Die Congerien- und Paludinschichten Slavoniens und deren Faunen: Ein Beitrag zur Descendenz-Theorie," *Abhandlungen der K. K. Geologischen Reichsanstalt* 7(3): 1-106. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/50125>.
- Nuño de la Rosa, L. (2005), *Historia filosófica de la idea de forma orgánica: del hilemorfismo aristotélico a la anatomía celular*. Madrid: Universidad Complutense. <http://www.gonzlezrecio.com/bionomos/index.html>.
- Raup, D.M. (1966), "Geometric analysis of shell coiling: general problems," *Journal of Paleontology* 40(5): 1178-1190.
- Raup, D.M. (1987), "Mass extinction: a commentary," *Palaeontology* 30: 1-13.
- Raup, D.M. y Michelson, A. (1965), "Theoretical morphology of the coiled shell," *Science* 147: 1294-1295.
- Reif, W.E., Thomas, R.D.K. y Fischer, M.S. (1985), "Constructional morphology: the analysis of constraints in evolution," *Acta Biotheoretica* 34: 233-248.
- Rudwick, M.J.S. (1961), "The feeding mechanism of the Permian brachiopod *Prorichthofenia*," *Palaeontology* 3(4): 450-471.
- Rudwick, M.J.S. (1964), "The inference of function from structure in fossils," *British Journal for the Philosophy of Science* 15: 27-40.
- Rudwick, M.J.S. (1972), *The Meaning of Fossils. Episodes in the History of Palaeontology*. Londres: Macdonald y American Elsevier Inc.
- Seilacher, A. (1970), "Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie", *Lethaia* 3(4): 393-396.
- Seilacher, A. (1991), "Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution," in N. Schmidt-Kittler y K. Vogel (eds.), *Constructional Morphology and Evolution*. Berlin: Springer-Verlag, pp. 251-271.
- Sepkoski, J.J., Jr. (1981), "A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record," *Paleobiology* 7(1): 36-53.
- Sepkoski, J.J., Jr. (1984), "A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions," *Paleobiology* 10(2): 246-267.
- Simpson, G.G. (1944), *Tempo and Mode in Evolution* (reimpresión de 1984). Nueva York: Columbia University Press.
- Solé, R.V., Manrubia, S.C., Benton, M. y Bak, P. (1999), "Criticality and scaling in evolutionary ecology" *Tree* 14(4): 156-160.
- Stanley, S.M. (1979), *Macroevolution, Pattern and Process*. San Francisco: W.H. Freeman and Company.
- Thompson, D'A.W. (1942), *On Growth and Form*. Cambridge, Inglaterra: Cambridge University Press.
- Vrba, E.S. (1984), "What is species selection?" *Systematic Zoology* 33(3): 318-328.
- Vrba, E.S. (1989), "Levels of selection and sorting with special reference to the species level," *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 6: 111-168.
- Waddington, C.H. (1957), *The Strategy of Genes: a Discussion of Some Aspects of Theoretical Biology*. Londres: George Allen & Unwin Ltd.