Orígenes, evolución y filosofía de la Teoría del Equilibrio Puntuado

Yashir Paños Casas

Profesor: Prof. Dr. Manuel Sellés
Aspectos de la ciencia contemporánea
Departamento de Lógica, Historia y Filosofía de la Ciencia

Resumen: *Se expone brevemente el recorrido histórico de los científicos que han mantenido el carácter saltacionista o puntuado de la evolución y el de los que han defendido su forma gradual. Se profundiza más en la Teoría del Equilibrio Puntuado, que en los años 70 y 80 tuvo un gran impacto dentro y fuera del ámbito científico, y que aún hoy sigue en debate. Se hace especial mención a Stephen Jay Gould, que junto a Niles Eldredge, formuló la teoría.*

Palabras clave: *gradualismo filético, equilibrio puntuado, evolución, paleontología, Gould*

Abstract: *This paper briefly outlines the historical route of scientists that have maintained the saltation or punctualism form of evolution and those that have defended its gradual form. It delves deeper into the Theory of Punctuated Equilibria, that in the 70s and 80s had a great impact both inside and outside the realm of science and is still debated even today. Special mention is made to Stephen Jay Gould, who, in collaboration with Niles Eldredge, developed the theory.*

Keywords: *phyletic gradualism, punctuated equilibria, evolution, paleontology, Gould*

I. INTRODUCCIÓN

El presente trabajo tiene como objeto una exposición general de los antecedentes y la repercusión de la conocida teoría del equilibrio puntuado. Para ello, primero se trazarán los dos caminos en disputa, el sendero de las posiciones saltacionistas y el de las gradualistas. En el marco de la biología evolutiva estas dos formas de interpretar la evolución han marcado el debate desde hace un siglo y medio. A pesar de los intentos de la síntesis moderna de defender el gradualismo como hecho evidente en la mayoría de los casos, los intérpretes que se decantan por una evolución saltacionista o pautada, siempre han estado ahí. Del mismo modo, a pesar de los esfuerzos de Stephen Jay Gould (1941-2002), Niles Eldredge (n. 1943) y otros, la teoría sintética no solo no ha contradicho a la teoría de equilibrios puntuados, sino que la ha integrado en la síntesis moderna, asumiendo sus aportaciones en los casos en los que se manifiesta pero reafirmando su carácter mayoritariamente lineal. Es un tema complejo, pues no se trata solo de una opinión sobre el ritmo del cambio, sino que también entran en consideración asuntos complejos sobre la herencia, las diferencias entre la microevolución y la macroevolución, los reduccionismos, los niveles en los que actúa la selección, en fin, y la ingente vastedad del objeto a investigar: la vida sobre la Tierra.

II. SENDEROS SALTACIONISTAS

Los primeros genetistas: saltacionistas

A principios del silgo XX, cuando se redescubrió la herencia mendeliana, se pensaba que la evolución se manifestaba *a saltos*. Uno de los primeros genetistas, el botánico Hugo de Vries (1848-1935) desarrolló su teoría mutacionista en *Die Mutationstheorie* (1901). Según de Vries, las especies podían aparecer de golpe y no mediante pequeñas variaciones. Además, y al igual que Gould y Eldredge, sugería que las especies se prolongaban en largos periodos estáticos y que las mutaciones se

manifestaban en cortos periodos activos (Solís y Sellés, 2005). En palabras del biólogo molecular Francisco J. Ayala (n. 1934), De Vries "propuso una nueva teoría de la evolución conocida como mutacionismo, que esencialmente elimina a la selección natural como el proceso principal en la evoluión"[1]. Otro hereje del gradualismo fue William Bateson (1961-1926), también genetista y saltacionista. Su obra fundamental en este aspecto fue *Materials for the Study of Variation* (1894). Creía que la selección natural no era un buen mecanismo que explicara la especiación, que las variaciones eran discontinuas y que por lo tanto no tenían por qué ser adaptativas.

El hereje máximo: Richard Goldschmidt

Gould recupera la figura de Richard Goldschmidt (1878-1958)[2], un genetista alemán cuyas ideas sobre evolución no fueron aceptadas por el neodarwinismo de los años treinta y cuarenta. Defendía que las nuevas especies aparecen *abruptamente* por variación discontinua o macromutación. Señalaba que la mayoría de estas variaciones dan resultados desastrosos, pero otras podían, por azar, adaptar a un organismo a un nuevo modo de vida. A estos organismos resultado de variaciones exitosas los llamó -simpáticamente- *monstruos esperanzados*. Lo que Gould defiende bajo el prisma de Goldschmidt es que ni su propia teoría ni la del alemán eran contradictorias con la teoría darwiniana. Lo que ponen en cuestión, como se verá más adelante, es el ritmo del cambio, no el cambio.

III. LA ORTODOXIA ES GRADUAL

Los albores de la teoría: Lamarck

La idea de una evolución de las especies ya fue propuesta por el naturalista francés Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) y es conocida con el nombre de *transformismo*. La teoría apareció bien acabada en 1809 en su libro *Philosophie zoologique,* aunque la idea ya había sido comentada en *Recherches sur l´organisation des corps vivants* en 1802. Según esta *embrionaria* teoría los organismos se adaptan a los ambientes en que viven a medida que estos van cambiando, y el carácter hereditario de las características adquiridas, a lo largo del tiempo, da lugar a la diversidad de especies que observamos en la naturaleza. Las adaptaciones al medio se producen mediante el uso o desuso de determinados órganos, que con la herencia, quedan fijados y dan lugar a las modificaciones. De este modo, para Lamarck, no son los órganos los que dan lugar a las funciones, sino que las funciones dan lugar a los órganos del animal (Solís y Sellés, 2005).

Charles Darwin

La tesis refutada de Lamarck es la de que el medio ambiente influye en la transformación de los organismos. Charles Darwin (1809-1882) descubrió que el mecanismo principal de la evolución era la selección natural -aunque no el único-. Esta teoría la publicó en *The Origin of Species* en el año 1859 con múltiples ejemplos que la corroboraban. Su mérito fue dotar a la teoría de un mecanismo que explicara el transformismo defendido ya por Lamarck[3]. Ambos naturalistas compartían el carácter funcional de la organización de los seres vivos, pero Lamarck argüía que era por adaptación al medio y Darwin logró dar una explicación natural de tal organización mediante la teoría de la selección natural.

La selección natural actúa sobre los individuos que luchan por la supervivencia. Esta lucha se da de tres formas: entre individuos de la misma especie, entre individuos de especies distintas y entre individuos con las condiciones físicas. Esta idea de *la lucha* la recibió Darwin de la obra del economista Thomas Robert Malthus (1766-1834), *An Essay on the Principle of Population,* de 1838. En esta obra se encuentra la idea de una dura lucha por la existencia en la que solo los más aptos sobreviven, esto es debido a que la población aumenta en progresión geométrica (es decir, se multiplica) mientras que los recursos

1 AYALA, Francisco J., *La teoría de la evolución*, Madrid: Temas de Hoy, 1994

2 GOULD, Stephen J., *The Panda´s Thumb*, 1980. Edición en español: *El pulgar del panda*, Madrid: Hermann Blume, 1986

3 DIÉGUEZ, Antonio, *La vida bajo escrutinio. Una introducción a la filosofía de la biología*, Barcelona: Biblioteca Buridán, 2012, p. 47

alimenticios lo hacen en progresión aritmética (se suman). La limitación de los recursos provoca la muerte de los individuos menos aptos y la permanencia de los más aptos. Esa es la base sobre la que se asienta la teoría de Darwin (Diéguez, 2012).

En los organismos se dan variaciones azarosas que son beneficiosas o desfavorables para la reproducción y la consiguiente supervivencia de la especie. Los individuos con variaciones favorables las transmitirán a su descendencia -a través de los genes, aunque esto en época de Darwin todavía no se sabía- y será más probable que su especie continúe. Andando el tiempo estas pequeñas variaciones darán lugar a nuevas especies. El proceso de reproducción a través de las generaciones llevará al aumento gradual de las variantes hereditarias beneficiosas y a la eliminación de las desfavorables. En síntesis, la evolución según Darwin tiene un doble proceso: se da una variación azarosa y la selección natural actúa como fuerza directriz.

Natura non facit saltum

Para empezar a entrar en el asunto que nos mueve a realizar este trabajo, hay que señalar que hay algo más que une a Darwin y a Lamarck, la afirmación de que el proceso de evolución es gradual. El lema *natura non facit saltum* es una máxima que opera a lo largo de la historia natural con mucha frecuencia. El gradualismo es la creencia según la cual el cambio ocurre lentamente y de manera continua. Ambos naturalistas, Darwin y Lamarck, eran contrarios a las concepciones catastrofistas de su época que defendían que los caracteres geológicos actuales se habían dado repentinamente en el pasado por procesos geológicos radicalmente distintos de los actuales. El catastrofismo era un paradigma del siglo XVIII que casa muy bien con la dogmática bíblica y las creencias populares de la época, pero su intención era, independientemente de eso, la de ser una teoría objetiva (Gould, 1980). Sin embargo, el gradualismo evolutivo es un paradigma que pocos se han atrevido a cuestionar, pero algunos, como ya hemos comentado, sí lo hicieron. La lucha contra este paradigma es la razón que llevará a Gould y a Eldredge a formular, en los años setenta, su teoría de equilibrios puntuados.

Como hemos visto más arriba en la analogía entre la selección natural y las teorías económicas de Malthus, las teorías científicas están siempre influidas por los factores culturales y contextuales del científico. Es más, muchas veces las teorías científicas sirven al estrato social dominante para perpetuar su posición de privilegio, pero este es un asunto diferente que no vamos a tratar aquí. Para Gould esto es lo que ocurrió con la posición gradualista defendida por Darwin, que era discípulo del geólogo, también gradualista, Charles Lyell (1797-1875). Gould afirma que ni el registro geológico ni el fósil apoyan el cambio gradual, pero que este entraba mejor en los parámetros de la época. Era más entendible pensar en cambios lentos y graduales, imperceptibles por el ser humano, que en catástrofes naturales o cambios abruptos. En palabras de Gould "las preferencias culturales y metodológicas tuvieron tanta influencia sobre sus decisiones como lo limitado de los datos" (Gould, 1980, p. 190). Sugiere, además, que la selección natural no requiere del gradualismo filético para ser una teoría firme, y que su adscripción al mismo es injustificado debido al vacío empírico que existía entonces y ahora.

La síntesis y la ortodoxia gradualista

La cuestión más importante con la que debía enfrentarse el darwinismo era cómo explicar la herencia de las variaciones sobre las que actúa la selección natural, es decir, en qué lugar del organismo se dan estas variaciones. En aquellos tiempos se pensaba que el resultado de la herencia era la mezcla de los progenitores, pero eso no era coherente con la teoría de la selección natural, ya que si existe una variante ventajosa en un individuo, la ventaja se reduciría a la mitad en sus hijos (Ayala, 1994). La pieza que faltaba era el descubrimiento de la genética mendeliana. Gregor Mendel (1822-1884) fue el primero que estudió la herencia con las plantaciones de guisantes y llegó a la conclusión de que los caracteres se transmiten *por separado*, en diminutas unidades físicas llamadas *genes*.

A principios del siglo XX el debate se

centraba en, si como decían los mutacionistas, las especies aparecen de forma repentina por mutaciones importantes o, como decían los biometristas, de manera gradual por acumulación de variaciones pequeñas. Los primeros no defendían que las variaciones correspondieran con las leyes de la herencia de Mendel, los segundos sí. En la década de los años treinta se dilucidó la cuestión y se comprobó que las variaciones cuantitativas obedecían a las leyes mendelianas. En 1937 Theodosius Dobzhansky (1900-1975) publicó *Genetics and the Origin of Specie*s, dando cuenta del proceso evolutivo en términos genéticos. Esta obra es considerada el primer trabajo maduro del neodarwinismo (Ayala, 1994). Junto con los trabajos de Ernst Mayr, G. Ledyard Stebbins, Julian Huxley y George Gaylord Simpson en la misma época, la nueva teoría logró sintetizar la unidad de la evolución (los genes mendelianos), con el mecanismo de dicha evolución (la selección natural de Darwin). De esta manera se perpetuó y se hizo ortodoxa la forma de entender la evolución como variaciones de muy pequeño alcance, pero continuas, que dan lugar, muy lentamente, a la evolución de las especies de un modo gradual.

IV. LA TEORÍA DEL EQUILIBRIO PUNTUADO: ¿VUELTA AL SALTACIONISMO?

Stephen J. Gould y Niles Eldredge estudiaron paleontología en los años sesenta y contribuyeron enormemente a la renovación de su disciplina en esta época. La paleontología era entonces una ciencia poco considerada, relegada a la descripción y catalogación de fósiles y los paleontólogos no tenían una buena formación en biología evolutiva que les permitiera enriquecer su disciplina con una buena base teórica. Gould y Eldredge sí consiguieron dar un estatus competente a la paleontología mediante la dilucidación de teorías que pudieran explicar la evolución a través del registro fósil. A esta nueva disciplina que ellos practicaban activamente la llamaron paleobiología. Se fundó por esa época la revista *Paleobiology,* en la que publicarían algunos de sus artículos.

Esta teoría surgió hace algo más de cuarenta años y a pesar de no haber logrado sustituir a la síntesis moderna, sus autores siempre la han mantenido viva. Eso no quiere decir que se hayan mantenido intactas sus tesis desde el principio, muy al contrario la teoría también ha ido evolucionando, en concreto desde una teoría con ambiciones extensivas a una teoría de rango medio (Ana Barahona, Vladimir Cachón, 2002). Podemos distinguir, para ayudar a nuestra exposición, dos fases en la teoría:

Primera fase

La teoría se publica en 1972, en un artículo conjunto entre Niles Eldredge y Stephen Jay Gould titulado "Punctuated Equilibria: an Alternative to Phyletic Gradualism"[4]. En esta época se creía que el registro fósil era muy incompleto, por lo que no era apto para explicar la evolución, pero los autores del equilibrio puntuado sostenían que no baía tal incompletitud y que el registro era un fiel reflejo del proceso de especiación propuesto por Ernst Mayr (1904-2005). En relación con esta síntesis entre el registro fósil y el modelo de especiación de Mayr, declaraban que las especies se caracterizan por recorrer largos periodos de e*stasis* en los que no cambian a nivel macroevolutivo -lo que se corresponde con la evidencia fósil-. Estos periodos de estabilidad son, infrecuentemente puntuados por rápidos procesos de cambios en los que se da la especiación. Además, afirmaban que la selección natural se da al nivel de las especies -no en el del individuo como sostuvo Darwin- y en poblaciones locales periféricas, lo que no se corresponde con el esquema de especiación filética por *anagénesis*[5]. La base empírica más sólida de la teoría la propuso P. G. Williamson con los moluscos del Lago Turkana, que daban cuenta del ritmo de evolución propuesto por el equilibrio puntuado, aunque se descubrieron algunos otros casos.

4 GOULD, Stephen J.; ELDREDGE, Niles, "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism" [versión digital], *Models of Paleobiology*, San Francisco: Freeman, Cooper & Co, 1972, p. 82-115

5 Anagénesis: cambios que tienen lugar dentro de un linaje a través del tiempo. Por ejemplo, la reducción de cuatro dedos a uno en la pata del caballo. También llamada evolución filogenética.

Segunda fase

Entre 1977 y 1982 adoptaron una versión más radical de la teoría que pretendía sustituir a la síntesis moderna como paradigma, es decir, como programa de investigación lakatosiano (Barahona, Cachón, 2002). En 1977, una vez más juntos, Gould y Eldredge publican un nuevo artículo, "Punctuated Equilibria: the Tempo and Mode of Evolution Reconsidered"[6]. Con este artículo se inicia la etapa dura de la teoría que culmina en 1980 con el artículo de Gould, "Is a New and General Theory of Evolution Emerging?"[7]. También en este año, Gould publica uno de sus libros divulgativos más conocidos, *The Panda´s Thumb*, en castellano *El pulgar del panda*. En el capítulo 17 reafirma su creencia puntuacionista y argüye: "la historia natural de la mayor parte de las especies fósiles incluye dos características particularmente incongruentes con el gradualismo" (Gould, 1980). La primera es la *estasis*, la segunda la aparición repentina. Considera, entre otras cuestiones, que bajo el esquema filético no habría diversidad, solo la transformación de una cosa en otra y, algo importante, que cuando habla de "aparición repentina" lo hace como geólogo, es decir, que para él un millar de años es un instante. Eldredge, además, defendía que cuando el medio ambiente cambia, lo que normalmente hace la especie no es evolucionar y adaptarse, sino buscar un hábitat que reúna las condiciones que el anterior para el cual ya estaban adaptados. A este fenómeno por el cual las especies más bien emigran que cambian lo llama Eldredge *habitat tracking.* Lo infrecuente, en este sentido, es que evolucionen, aunque evidentemente también lo hacen. Cuando se origina una nueva especie, lo hace una población pequeña y aislada, permaneciendo estable la población central. Esto explicaría la escasez de formas intermedias en el registro fósil.

Para Gould y Eldredge, "las presiones selectivas suelen ser intensas porque las periferias delimitan las fronteras de la tolerancia ecológica hacia las formas ancestrales. Las variaciones favorables se extienden rápidamente" (Gould, 1980). Por otro lado, también defienden que las especies no siempre evolucionan linealmente, como producto de una evolución por *anagénesis,* sino que frecuentemente se da por *cladogénesis*[8], y se originan varias especies hijas.

Contra el reduccionismo: Stephen J. Gould

Es legítimo mencionar la respuesta que da Gould a aquellos que infieren que la historia natural se puede explicar exclusivamente mediante investigaciones moleculares. En un artículo a propósito del cincuenta aniversario de la obra *¿Qué es la vida?* de Erwin Schrödinger (1887-1961), Gould argumenta que el reduccionismo es una utopía del empirismo lógico que ha marcado el desarrollo de la ciencia. Uno de los máximos exponentes de esta escuela es Schrödinger, que definía a los seres vivos como *sistemas alejados del equilibrio termodinámico* y creía que la biología era, en última instancia, reducible a la física de elementos constituyentes. Pero el reduccionismo, al igual que el gradualismo, es una *ideología* que no puede ser desmembrada ni de su época ni de sus lugares de emergencia, Occidente, y más concretamente, Viena. Para Gould, la vida es demasiado diversa como para pretender definirla y estudiarla solo microevolutivamente. Refiriéndose a la paleontología, considera que "la baja autoestima de la misma se debió al reduccionismo y la envidia de la física"[9] (la física estaba considerada entonces la reina de todas las ciencias). Hay fenómenos que una biología reducida a moléculas no puede explicar, según el paleontólogo estadounidense son tres: las

6 GOULD, Stephen J.; ELDREDGE, Niles,"Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered", *Paleobiology*, Vol. 3, Nª2, Spring, 1977

7 GOULD, Stephen J., "Is a New and General Theory of Evolution Emerging? [versión digital], *Paleobiology*, Vol. 6, Nº 1, Winter, 1980, p. 119-130

8 Cladogénesis: Se refiere a la diversificación o multiplicación de linajes. Por ejemplo, la diversificación de los linajes del hombre, el chimpancé y el gorila a partir de un linaje único que existía hace ocho y diez millones de años.

9 GOULD, Stephen J., "¿Qué es la vida?" como problema hisórico". En: MURPHY, Michael P.; O'NEILL, Luke A. J., *La biología del futuro. "¿Qué es la vida?" cincuenta años después,* Barcelona: Tusquets, 1999, p. 50-70

tendencias evolutivas en un mundo de equilibrio puntuado, las extinciones en masa, causadas por catástrofes a gran escala y algunos episodios iniciales de la historia de la vida en la *explosión cámbrica*. Considera que estos eventos son más bien ignorados por la ciencia tradicional, pero sin ellos, no se puede dar una explicación plausible de la vida, si acaso de un modo fragmentario, pero eso sería insuficiente para su verdadera comprensión.[10]

El equilibrio puntuado, una tercera forma de ver la evolución

Lo de paleontólogo a Gould le supo a poco. Además era también un incansable pensador de la ciencia y probablemente el mejor historiador de la ciencia desde Thomas Kuhn. El carácter multidisciplinar se refleja en sus escritos que conmueven tanto por su capacidad literaria como por su cientificidad. En este sentido, su *pelea* contra el gradualismo no es solo el producto de una posición ante los hechos empíricos con los que trabaja, es también una posición filosófica alternativa que quiere mostrar que el gradualismo es solo el resultado de un pensamiento occidental dominador. Las teorías científicas son construcciones del ser humano que le sirven para entender, a su medida, la realidad que le rodea, y no un saber autónomo, cerrado y absoluto. Gould defiende esta concepción de la ciencia en que el científico es además influido por su época y su contexto histórico. El gradualismo constituye, por tanto, una ideología y él quiso trascender esta visión en apoyo a una teoría más pluralista. El equilibrio puntuado constituye para Gould una mejor respuesta ya que "los sistemas complejos en estado de equilibrio son a la vez habituales y altamente resistentes al cambio" (Gould, 1980b).

De una parte, la teoría del equilibrio puntuado da lugar a una interpretación dentro del gradualismo, si entendemos que solo hace énfasis en una forma diferente de entender el cambio gradual como *no tan gradual*, es decir, como con ritmos diferentes, ya que lo que llamaron *cambios abruptos* no eran sino miles de años. En este sentido, la teoría sintética ha integrado también la teoría del equilibrio puntuado a su propia teoría, admitiendo que hay casos de especies que manifiestan una evolución de ritmo interrumpido. Como ejemplo valga la opinión de Richard Dawkins (n. 1941), que entiende que la teoría del equilibrio puntuado es también una teoría gradualista. Por otro lado, se puede entender como una vuelta al saltacionismo, ya que en su versión radical argumentaban que ese era el patrón general de la evolución. Lo más adecuado es ver la teoría como una crítica a la síntesis moderna, al menos a su ala más ortodoxa, y entenderla como otra visión legítima de la historia de las especies, en un sentido macroevolutivo y geológico. En *La genética*, de Juan Ramón Ladena (n. 1934), se aduce que la principal falta de entendimiento entre defensores del neodarwinismo y puntuacionistas ha sido el distinto lenguaje que utilizan cuando se refieren a la escala del tiempo.

Crítica a la teoría del equilibrio puntuado: Francisco J. Ayala

Ayala, un biólogo evolucionista español afincado en Estados Unidos, ha demostrado también un interés en dar a conocer al gran público las bases del evolucionismo, y ha dedicado algunos libros a esta encomiable tarea. En uno de sus escritos científicos, titulado "Gradualism Versus Punctualism in Speciation: Reproductive Isolation, Morphology, Genetics"[11], aduce que el puntualismo se basa en dos malentendidos. El primero es el de que los paleontólogos solo reconocen a la especie por sus diferentes morfologías, y por ende no reconocen los cambios pequeños ni los que no se manifiestan directamente en la morfología del organismo. El segundo se refiere a la escala de tiempo geológica, es decir, que para un geólogo o paleontólogo, un "instante" representa miles de años[12]. Bajo la perspectiva microevolutiva, en cambio, miles de años son mucho tiempo para un biólogo, no un instante. En su libro *La teoría de la evolución* expone un modelo evolutivo basado en el gradualismo filético.

10 *Ibid.*

11 AYALA, Francisco J., "Gradualism Versus Punctualism in Speciation: Reproductive Isolation, Morphology, Genetics", Mechanisms of Speciation, p. 51-66, New York, 1982 [versión digital]

12 La traducción del *paper* de Ayala es mía.

Haciendo referencia al equilibrio puntuado se lee en otra de sus obras:

> Con frecuencia, se observa que especies nuevas, típicamente caracterizadas por pequeños, pero discontinuos cambios morfológicos, aparecen en la transición de un estrato a otro, mientras que los fósiles recogidos en un mismo estrato exhiben poca variación morfológica. *Esto no significa que la transición de un estato a otro implique siempre cambios repentinos en la morfología;* al contario, ciertas formas fósiles a veces persisten virtualmente sin cambio alguno a través de varios estratos geológicos, cada uno de ellos representando millones de años[13].

Para Ayala, "por definición, los paleontólogos son incapaces de identificar especies que no sean morfológicamente distinguibles"[14], y ahí reside el problema de su teoría. Las especies cambian de manera gradual, pero esto no tiene por qué manifestarse en la morfología del organismo. A este tipo de evolución se le conoce como *selección estabilizadora*. Ayala reconoce que la aceptación o no de la una u otra teoría es una cuestión de interpretación, no un resultado derivado de las observaciones empíricas. Si se entiende que la especiación se da cuando hay cambio morfológico, entonces estaríamos de acuerdo con la teoría de Gould y Eldredge, si entendemos que la especiación se da a otros niveles, entonces podemos defender una postura gradualista. En cualquier caso, Ayala sostiene que la microevolución y la genética de poblaciones, como campo más exacto para la clarificación de los procesos de especiación y en este sentido opina que la macroevolución no puede ser un campo de investigación autónomo. Sin embargo, acepta que los principios microevolutivos son compatibles de igual modo con ambas teorías (el modelo gradualista y el puntuacionista), y es precisamente por eso por lo que la macroevolución y la microevolución deben ser separadas en un sentido epistemo-lógico, ya que la primera no se infiere de la segunda (Lacadena, 1986, p. 121).

---

13 AYALA, Francisco J.; *La teoría de la evolución. De Darwin a los últimos avances de la genética*. Madrid: Temas de Hoy, 1994

14 *Ibid.*

BIBLIOGRAFÍA

AYALA, F. J., *La teoría de la evolución. De Darwin a los últimos avances de la genética*. Madrid: Temas de Hoy, 1994

AYALA, Francisco J., "Gradualism Versus Punctualism in Speciation: Reproductive Isolation, Morphology, Genetics" [versión digital], Mechanisms of Speciation, p. 51-66, New York, 1982

CACHÓN, V.; BARAHONA, A., "La transición de la teoría del equilibrio puntuado hacia una teoría de rango medio" [versión electrónica]. *Asclepio*, Vol. LIV, 2, 2002, p. 83-107

DIÉGUEZ, A., *La vida bajo escrutinio. Una introducción a la filosofía de la biología*. Barcelona: Ediciones de Intervención Cultural/Biblioteca Buridán, 2012

GOULD, S. J., *"Brontosaurus" y la nalga del ministro*, Barcelona: Crítica, 1993

GOULD, S. J., *El pulgar del panda*. Traducción de Antonio Resines. Madrid: Hermann Blume, 1986

GOULD, S. J., "«¿Qué es la vida?» como problema histórico". En: MURPHY M.P.; O'NEILL, L. A. J., *La biología del futuro. "¿Qué es la vida?" Cincuenta años después*. Traducción de Ambrosio García Leal, Barcelona: Tusquets, 1999

GOULD, Stephen J.; ELDREDGE, Niles, "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism" [versión digital], *Models of Paleobiology*, San Francisco: Freeman, Cooper & Co, 1972, p. 82-115

GOULD, Stephen J.; ELDREDGE, Niles,"Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered" [versión digital], *Paleobiology*, Vol. 3, Nª2, Spring, 1977

GOULD, Stephen J., "Is a New and General Theory of Evolution Emerging? [versión digital], *Paleobiology*, Vol. 6, Nº 1, Winter, 1980

SOLÍS, Carlos; SELLÉS, Manuel, *Historia de la ciencia*, Madrid: Espasa Calpe, 2007

LACADENA, J. R., *La genética. Una narrativa histórico conceptual*, Madrid: Editorial Alhambra, 1986