

Exaptaciones que prueban una regla

Steven Rose

1 febrero, 2004

The Strcuture of Evolutionary Theory

STEPHEN JAY GOULD

Harvard University Press, Cambridge

El desarrollo de un intelectual que le hace pasar de ser un joven turco a un maduro y destacado académico es tradicionalmente el que conduce de la iconoclastia al conservadurismo profesional. Es posible que el radicalismo de los comienzos se convierta más tarde en el saber convencional de la disciplina, o cabe que los propios radicales puedan arrepentirse. Pero en el caso excepcional de Stephen Jay Gould no puede aplicarse ninguno de los dos supuestos. Los biólogos son hoy, casi por definición, hijos de Darwin, pero la lucha por su herencia, que ha sido en cierto sentido más o menos ininterrumpida desde la publicación de *El origen de las especies* en 1859, ha pasado a ser particularmente polémica en el curso de las dos últimas décadas. A finales de los años setenta, Gould, junto con su coautor, Richard Lewontin, presentó una famosa ponencia en un congreso sobre teoría evolutiva en la Royal Society de Londres, titulada elípticamente «Las pechinas de San Marcos y el paradigma panglossiano: una crítica del programa adaptacionista». Quienes escucharon su exposición fueron obsequiados con una disquisición profusamente ilustrada sobre la arquitectura del Duomo de Venecia, con especial atención a sus trompas, o pechinas, los espacios recubiertos de mosaicos situados entre los arcos torales y el techo en forma de cúpulas de la catedral. El argumento de Gould era que, a pesar del sorprendente despliegue visual que realizan los mosaicos, las pechinas, en vez de haberse diseñado –esto es, adaptado– para mostrar los mosaicos, son una consecuencia estructural inevitable de construir una cúpula apoyada sobre arcos. Muchas supuestas adaptaciones evolutivas, proseguía el argumento, son igualmente consecuencias bien de otros elementos estructurales de un organismo, bien –en expresión del propio Gould– «exaptaciones»: elementos que

surgen originalmente en un contexto pero que posteriormente se subvierten para encajar en otro.

Un buen ejemplo de una pechina evolutiva sería la barbilla humana: se podría construir un relato adaptacionista sobre cómo la selección sexual habría favorecido barbillas de un tamaño óptimo: nada de casos asombrosos de ausencia de barbilla o mandíbulas muy prominentes. Pero, como ha señalado Lewontin, la barbilla se forma como una consecuencia arquitectónica esencialmente accidental de distintos gradientes de crecimiento óseo en el cráneo humano: un magnífico equivalente de las pechinas de San Marcos, a pesar de que, al igual que ellas, pueda servir a otros usos. En cuanto a las exaptaciones, no necesitamos buscar más allá de las plumas. Ahora se defiende que, en su origen, las plumas no se desarrollaron para volar, sino que surgieron en los ancestros reptiles de las aves actuales, en los que servían para regular la temperatura. Sólo más tarde demostraron que había la posibilidad de forzar su uso en un contexto totalmente diferente, el de volar.

En la Royal Society no quedó claro si fue la indiferencia de los biólogos allí presentes por la arquitectura o la crítica herética del adaptacionismo estricto lo que más enfureció a la audiencia; pero durante el receso posterior un distinguido y estricto neodarwinista, que había pasado su vida profesional estudiando los modelos de bandas de las conchas de caracol, me agarró, temblando y con la cara roja de furia, y me insistió en que podía demostrar que cualquier variación en los modelos de sus conchas representaba una adaptación funcional seleccionada naturalmente, y que Gould debería ser denunciado como un marxista revolucionario. La confrontación simbolizaba lo que se ha bautizado como las «guerras darwinianas», de las que se han valido desde entonces tanto sociólogos y filósofos como sus estudiantes en la preparación de tesis doctorales. En aras de la popularización, la batalla se ha caricaturizado como la librada entre «gouldianos», a un lado, y «dawkinianos», a otro, con el nombre de estos últimos tomado de Richard Dawkins, el autor de *El gen egoísta*.

El voluminoso nuevo libro de Gould, *La estructura de la teoría evolutiva*, debe leerse en el contexto de esta batalla, y en este contexto sigue los pasos de *El origen de las especies*, que el propio Darwin describió, en una expresión que se ha hecho famosa, como «una larga discusión». Para valorar la discusión actual, sin embargo, es necesario explicar en detalle lo que se considera –con mayor confianza desde la obra de William Donald Hamilton y otros en los años sesenta del pasado siglo– la «síntesis moderna» neodarwiniana (Gould se refiere a ella como ultradarwinismo o darwinismo fundamentalista). El silogismo darwiniano es sencillo: los semejantes crían semejantes, con variaciones; nace más descendencia de la que puede sobrevivir a la madurez y criar a su vez; por tanto, aquellas variantes «más aptas» para el entorno son las que más probabilidades tienen de sobrevivir y criar; así, las variantes favorables tenderán a extenderse en la población. La variación proporciona la materia prima sobre la que puede actuar la selección y sólo ella aporta la fuerza motriz de la evolución. Este es el proceso inexorablemente lógico que el filósofo Daniel Dennett ha denominado un «ácido universal». Es un proceso que, por ser evidente, puede traducirse, con el paso de las generaciones, en que una especie mejora en aquello que haga. Pero, ¿puede dar lugar a una nueva especie, como sostenía Darwin?

La propia visión de Darwin era gradualista: dado un tiempo geológico suficiente, se acumularían cambios minúsculos y la especie se transformaría. Sus partidarios se sentían incómodos: ¿cómo era posible evitar que el apareamiento aleatorio de la población no diluyera los cambios pequeños? Lo que defendieron, en cambio, fueron las mutaciones, los grandes saltos; pero Darwin siempre ponía objeciones. No fue hasta el desarrollo de la genética, tras el redescubrimiento de las leyes de Mendel a comienzos del siglo XX cuando fue posible ver cómo podía preservarse, si bien «escondida» en el genoma, una variación codificada genéticamente; de ahí la «síntesis moderna» de Mendel y Darwin desarrollada en Gran Bretaña en la década de 1930 por John Burdon Sanderson Haldane y Ronald Fisher, y en Estados Unidos, en una vena más pluralista, por Sewall Wright.

Para Darwin, el organismo individual (descrito ahora como el fenotipo) era la unidad sobre la que actuaba la selección. Para los neodarwinistas estrictos, el organismo individual es sustituido por el gen y los propios organismos desaparecen virtualmente del procedimiento de cálculo, convirtiéndose simplemente en herramientas por medio de las cuales investigar el gen. De ahí la famosa descripción de Dawkins de los organismos como torpes robots, el modo que utilizan los genes para hacer copias de sí mismos. Aunque la selección actúa al nivel fenotípico, los fenotipos –organismos– se ven como meros «intermediarios»; lo básico se desarrolla en el nivel génico, el mundo de los «replicadores». La evolución pasa a redefinirse como un cambio en la frecuencia de los genes de la población.

Esta es la ortodoxia que se dispone a cuestionar Gould. «Grande es el poder de la tergiversación constante», escribió Darwin al final de su vida en respuesta a aquellos que insistían en simplificar en exceso su visión de los mecanismos evolutivos. Gould quiere reivindicar a Darwin como un pluralista, pero también ofrecer una revisión y expansión de la teoría darwiniana, sin –como no deja de esforzarse en insistir– debilitar su poder esencial. Así, en una repetición levemente modificada de la ponencia de San Marcos, el libro se abre con un análisis de la arquitectura barroca de la catedral de Milán y su posterior remodelación, concebida como una metáfora que persigue reforzar y no dañar la teoría darwiniana.

Tres son los ámbitos para lograr este reforzamiento y los argumentos de cada uno de ellos ocupan un capítulo de casi el tamaño de un libro. En primer lugar, en contraste con el gradualismo darwiniano, se plantea la insistencia paleontológica de que el registro fósil muestra largos períodos de estancamiento seguidos de episodios de cambios rápidos: este es el concepto de equilibrio interrumpido elaborado por Gould y Niles Eldredge. En segundo lugar, en contraste con la visión de la evolución a partir del gen, la selección natural opera en múltiples niveles: el gen, el linaje celular, el organismo, la población, la especie y el clado. En tercer lugar, en oposición al adaptacionismo estricto, la selección natural no es el único motor del cambio evolutivo: hay exaptaciones además de adaptaciones, hay restricciones estructurales y está el propio azar: la contingencia. Cada uno de ellos es un ámbito fieramente, aunque a veces críticamente, controvertido y, para cada uno de ellos, la técnica de Gould consiste en presentar un resumen detallado de la literatura existente, afrontar las críticas y sacar las consecuencias.

Una de las virtudes de Gould es que –y eso hacía de él un caso único entre los científicos en activo– le

preocupaba apasionadamente la historia del tema que estudiaba. «No hay nada en biología que tenga sentido de no ser a la luz de la evolución», afirmó el distinguido biólogo ruso-americano Theodosius Dobzhansky. Gould comulgaba con esta idea, pero quizá la hubiera expandido para sustituir el término evolución por historia: la historia de la especie, esto es, la evolución; la historia del organismo, esto es, el desarrollo; y la historia de la ciencia misma que enmarca nuestros debates actuales y sin cuyo entendimiento resulta imposible comprender muchas controversias modernas. Pero mientras que, para la mayoría de los estudiosos de las ciencias naturales, un sesgo histórico es un mero prelude conservador del actual triunfo de la luz sobre la oscuridad, el saber en gran medida internalista de Gould se corresponde con el de los profesionales. No hay duda de que aquél ha ido afilándose con la preparación de los trescientos artículos que han aparecido regularmente en la revista *Natural History* durante varias décadas y que pasarían a integrarse en sus muy populares libros, unos artículos que hicieron de Gould hasta su muerte el pasado año el ensayista científico vivo de mayor talento, un homólogo de Haldane en la década de 1930 y de Thomas Huxley en la segunda mitad del siglo XIX. En cualquier caso, virtualmente toda la primera mitad de *La estructura de la teoría evolutiva* está planteada como un análisis de los debates, antes de Darwin y después, sobre las cuestiones fundamentales de la biología, la relación de forma y función, el origen y mutabilidad de las especies y las batallas filosóficas entre los *Naturphilosophen* en la tradición de Goethe y los tercios materialistas reduccionistas de la época. Lo interesante de este enfoque histórico es que resulta posible entender más claramente cuántos de los conflictos actuales prosiguen estos antiguos frentes de batalla, a pesar de que los protagonistas lleven uniformes nuevos y relucientes.

Estos debates, que tomaron forma en Gran Bretaña con el famoso argumento del diseño formulado por William Paley, fueron objeto en Francia de un conflicto apasionado a comienzos del siglo XIX entre Georges Cuvier y Geoffroy Saint Hilaire. ¿Había formas básicas -*Baupläne*- a partir de las cuales se habían construido todas las especies de un mismo *phylum*, o las formas mismas eran adaptaciones para funciones específicas? Gould muestra con elegancia cómo la teoría darwiniana resuelve claramente esta dicotomía añadiendo un tercer término -tiempo evolutivo- al análisis. Mucho más adelante, traza en el libro los modernos avatares desde D'Arcy Thomson a los teóricos del caos como Stuart Kauffman («orden espontáneo») y estructuralistas como Brian Goodwin, que nos ha escandalizado a muchos al defender que dilucidar supuestas leyes de forma dejará reducidos los estudios evolutivos a una «simple antigualla». Las controversias posdarwinianas, tal y como las ve Gould, se centran en si, como señalaba Darwin, era el «escrutinio continuo» de la selección natural lo que aportaba el impulso para el cambio evolutivo, o si había fuerzas internas dentro del organismo que conducen automáticamente al progreso (ortogénesis), reduciendo el papel de la selección simplemente a la eliminación de los no aptos. Hoy, una vez más, desprovista de su ideología progresista, pero moldeada por el moderno entendimiento del desarrollo, se trata de una cuestión abierta.

La segunda mitad del libro establece los pilares principales del revisionismo darwiniano de Gould. El más conocido de todos ellos es su noción del equilibrio interrumpido. Para el gradualismo darwiniano, el principal problema era que parece haber pocos signos en el registro fósil de «formas intermedias» que marcaran las transiciones entre especies. Lo que había más bien era períodos inmensamente

largos en los que podían observarse pocos cambios o ninguno en las formas fósiles. Darwin atribuyó esto a imperfecciones del registro que habría de resolver una investigación más exhaustiva. Por contraste, Gould y su colaborador Eldredge, a partir de los años setenta, defendieron que el estancamiento –el perro que no ladraba– era el registro. Por ello, cuando tenía lugar la especiación lo hacía en ráfagas rápidas, rápidas en tiempo geológico, pero que se traducían en cientos de generaciones de vida real. Esta afirmación resultaba herética por dos motivos: primero, por lo que tenía de asalto al gradualismo; segundo, como debe de haber habido un índice de mutación razonablemente constante a nivel genético a pesar de no producirse ningún cambio fenotípico evidente durante millones de años, rompió el estrecho vínculo entre genotipo y fenotipo que exige el adaptacionismo estricto. En esto, retomando mi párrafo inicial, consistía la herejía marxista de Gould. Lo que fue más alarmante, y lo que desató la furia de Gould, es que su hipótesis fue aprovechada inmediatamente por los creacionistas para mantener que, más que evolucionar, las especies son creadas por súbitos saltos. Esto es lo que ha provocado que algunos de los oponentes con menos principios que Gould lo acusaran de contribuir a la construcción del mito creacionista. Una gran parte de las trescientas páginas del capítulo sobre el equilibrio interrumpido se dedica a rebatir estas acusaciones. Lo que para mí es una crítica potencialmente más interesante de los argumentos en favor del estancamiento –que leer las difíciles estructuras del registro fósil puede decirnos poco sobre los cambios en bioquímica, fisiología y conducta– es algo que, sin embargo, no se aborda.

Aunque el equilibrio interrumpido se ha instalado ahora más cómodamente en el saber evolutivo convencional que hace tres décadas, existe mucha más resistencia al segundo de los argumentos centrales de Gould, que es que la selección opera a múltiples niveles y, sobre todo, que para algunos propósitos las propias especies pueden considerarse como individuos sobre los que puede operar la selección. Este modelo jerárquico coloca a Gould en abierto enfrentamiento con Dawkins y los ultradarwinistas, y lo más cerca que se sitúa Gould de mostrar impaciencia frente a sus ruidosos críticos es en su reanálisis de la teoría elaborada por Dawkins a partir del gen. Tras citar que Dawkins señala que, si se produce la selección de especies, su relevancia es secundaria, Gould afirma que, en un debate sobre el origen de las especies, ignorarla en favor de cómo la selección génica puede traducirse en mejoras secundarias en la percepción visual es realmente representar *Hamlet* sin el príncipe. Perfeccionar la aptitud de una especie frente al entorno actual, que es todo lo que la selección génica puede hacer, no puede proteger contra los cambios radicales del entorno, como cuando una colisión de asteroides se tradujo en el cambio climático que se supone que precipitó la pérdida de los dinosaurios e hizo que se expandiera el espacio ecológico para los mamíferos.

Finalmente, Gould aborda los temas polémicos de las exaptaciones –estructuras, como las plumas, que evolucionaron originalmente para adaptarse a un propósito, pero que entran en juego en un contexto diferente; unidas a ellas están las pechinas–, originalmente consecuencias necesarias de otras adaptaciones, como en el caso de San Marcos, pero luego disponibles para otros usos, como brindar instrucción religiosa en forma de mosaicos. Estos ejemplos, señala Gould, demuestran la necesidad de distinguir entre orígenes históricos y utilidad actual, liberando la rica diversidad de procesos vivos –la grandeza de la vida, como él lo expresa siguiendo a Darwin– de las restricciones impuestas por un, por lo demás, rígido adaptacionismo.

La estructura de la teoría evolutiva, se nos dice, necesitó diez años para tomar forma y es muy probable que se considere, en muchos sentidos, como el mayor logro de Gould. No cabe ninguna duda del disfrute que muchos cientos de miles de personas han obtenido al leer los ensayos de Gould. Pero, en mi opinión, su importancia imperecedera radica en su papel dual como un gran teórico científico y como un historiador de su disciplina. Este libro no será fácil para aquellos que no estén familiarizados con la paleontología, plagado como está de detallados estudios específicos; y aunque, por deferencia al público al que supuestamente se dirige, cualquier referencia no paleontológica se sitúa cuidadosamente en la cultura y la sociedad, es posible que muchos de los términos científicos sean vistos como misteriosos incluso por parte de otros biólogos. Hay veces en que la insistencia en introducir cada discusión teórica con algún tipo de referencia externa culta, como sucede con la arquitectura de las catedrales o la exégesis de Nietzsche que da comienzo a la sección sobre las restricciones y exaptaciones históricas, acaba por resultar irritante. Hay incluso despistes, como cuando al rey Lear se le atribuye ceguera además de locura. Y un cierto y característico egotismo autorreferencial recorre una buena parte del libro: es excusable, supongo, en alguien que es realmente más inteligente y más erudito que la mayoría de sus colegas, pero aun así supone una nota discordante. De lo que no hay duda es de que se trata de una profunda e importante contribución a la teoría evolutiva, que se sitúa muy por encima del humo de la batalla de las guerras darwinianas. Pero si los argumentos de Gould quieren convertirse en bazas eficaces contra sus adversarios, lo que se habría necesitado es una versión más breve y accesible. Lástima que la muerte le impidiera a Gould acometer esta tarea.

Traducción de Luis Gago.