

**REAL ACADEMIA DE CIENCIAS  
EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES**

**BREVE HISTÓRICO DEL CONCEPTO DE  
MACROEVOLUCIÓN: UNA PERSPECTIVA  
PALEOBIOLOGICA**

**DISCURSO LEÍDO EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN  
COMO ACADÉMICO DE NÚMERO POR EL  
EXCMO. SR. D. JOSÉ LUIS SANZ GARCÍA**

**Y CONTESTACIÓN DE LA  
EXCMA. SRA. D.<sup>a</sup> ANA CRESPO DE LAS CASAS  
EL DÍA 22 DE FEBRERO DE 2017**



**MADRID  
Domicilio de la Academia  
Valverde, 22**

# ÍNDICE

<b>BREVE HISTÓRICO DEL CONCEPTO DE MACROEVOLUCIÓN: UNA PERSPECTIVA PALEOBIOLOGICA.....</b>	<b>9</b>
<b>CAPÍTULO 1.....</b>	<b>12</b>
1.1 Introducción.....	12
<b>CAPÍTULO 2.....</b>	<b>14</b>
2.1 Modelos y procesos en evolución biológica.....	14
<b>CAPÍTULO 3. Breve histórico del concepto de macroevolución..</b>	<b>20</b>
3.1 Introducción al concepto de macroevolución.....	20
3.2 Origen del término macroevolución.....	20
3.3 La “síntesis germánica”: Goldschmidt y Schindewolf.....	24
3.3.1 Introducción.....	24
3.3.2 Goldschmidt y los “hopeful monsters”.....	25
3.3.3 Otto Heinrich Schindewolf (1896-1971) y la paleontología....	32
3.4 El “endurecimiento de la síntesis moderna” (“The Hardening of Modern Synthesis”).....	47
3.4.1 Introducción.....	47
3.4.2 El poliedro de Galton.....	52
3.4.3 Simpson y la evolución cuántica.....	52
3.5 La “revolución paleobiológica” (“The Paleobiological Revolution”).....	56
3.5.1 Introducción.....	56
<b>CAPÍTULO 4.....</b>	<b>63</b>
4.1 “La paleontología en la mesa alta” (“Paleontology at the High Table”): Conclusión.....	63
<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>67</b>

<b>CONTESTACIÓN DE LA EXMA.</b>	
SRA. D <sup>a</sup> ANA CRESPO DE LAS CASAS.....	79
<b>RELACIÓN PERSONAL.....</b>	79
<b>SÍNTESIS PROFESIONAL.....</b>	80
<b>PRINCIPALES LOGROS CIENTÍFICOS.....</b>	81
<b>COMENTARIOS EN TORNO AL DISCURSO.....</b>	87
<b>FILOGENIA CLADÍSTICA:</b>	
PALEONTOLOGICA Y NEONTOLOGICA.....	88
<b>EL ADVENIMIENTO DEL ADN</b>	
COMO FUENTE DE DATOS PARA LA FILOGENIA.....	92
<b>LOS LÍMITES EN FILOGENIA:</b>	
FILOGENIA SIN ADN O FILOGENIA SIN FÓSILES.....	93

**DISCURSO DE INGRESO  
DEL  
EXCMO. SR. D. JOSÉ LUIS SANZ GARCÍA**

# BREVE HISTÓRICO DEL CONCEPTO DE MACROEVOLUCIÓN: UNA PERSPECTIVA PALEOBIOLOGICA

*Excelentísimo Sr. Presidente,  
Excelentísimos miembros de la Academia,  
Señoras y señores,*

En primer lugar, quisiera expresar mi agradecimiento a los miembros de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales por haberme propuesto para ocupar la plaza correspondiente a la medalla número 17 de académicos numerarios. Este agradecimiento está especialmente dirigido a Ana Crespo, Antonio Cendrero y Miguel Delibes, que tuvieron a bien realizar una propuesta para mi nombramiento.

Siempre me he sentido atraído por la Real Academia de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Las razones son diversas y fácilmente explicables: la Academia representa la institución de referencia para muchos investigadores jóvenes que han soñado con dedicarse a la ciencia desde edades tempranas. Pero además, la Academia contiene, al menos en mi caso, otra razón de peso: mis dos maestros principales son de la RAC. Me estoy refiriendo a Bermudo Meléndez y Emiliano Aguirre.

Recuerdo perfectamente el primer día que estuve en esta Real Academia, el 18 de enero de 1978. No, no tengo una memoria excepcional ni un diario personal. La fecha procede de los propios registros de la RAC. Se trata del día de toma de posesión de Bermudo Meléndez, y yo estaba en aquél salón escuchándole con gran atención. El título de su conferencia era “Métodos y resultados de la investigación Paleontológica”, un moderno compendio de los conceptos y herramientas disponibles en la época para el estudio del registro fósil y la información derivada esperable. Mi relación con el Profesor Meléndez (“Don B” para la gente de mi época) comenzó en sus famosas clases vespertinas de paleontología en la Facultad de Geología de la Universidad Complutense. Eran interesantes y divertidas, e incluso dejaba de ir al cine para oír a Don B. Gracias a él hice mis primeros intentos tanto en la investigación española financiada de primer nivel, como en la divulgación paleontológica. Fue IP del primer proyecto realizado en España sobre vertebrados mesozoicos, a comienzos de los años 1980, en el que yo

me “estrené” como investigador, y me ofreció colaborar en su “Tratado de Paleontología” a finales de los 70.

En aquella época yo ya había comenzado a realizar una tesis doctoral en reptiles triásicos dirigida por el Profesor Emiliano Aguirre, uno de los más brillantes paleontólogos españoles, que llevó a la paleontología evolutiva española a la modernidad. Conocí a Emiliano en su legendaria asignatura “Anatomía comparada de vertebrados”, que podía ser cursada tanto por geólogos como biólogos. Emiliano es el mejor docente que he conocido... lúcido y cautivador, probablemente derivado de su profundo conocimiento de la paleontología y del mundo de los fósiles. Tenías que ser un marciano para estar en el entorno de su magisterio y no desear firmemente participar en sus proyectos de investigación. Porque otros de los fascinantes valores del Profesor Aguirre, que contribuyen a lo que podría llamarse su “resplandor paleontológico personal”, son su entusiasmo y dedicación por el estudio del registro fósil. Su conocida frase “Aquí hay tesis” responde a su admiración e interés por el estudio de esas piedras que actualmente representan a la materia viva de hace millones de años. Por último, quisiera resaltar otro de los múltiples aspectos fascinantes que concurren en Emiliano, que generan un científico singular. Me refiero a la enorme confianza en sus discípulos, correspondida con la total confianza que sus estudiantes teníamos, y tenemos, en él como persona y como científico. Y quisiera recordar dos anécdotas para ilustrar esta mutua relación de confianza entre maestro y discípulo. En determinada ocasión, los alumnos de la mencionada asignatura “Anatomía comparada de vertebrados” le esperábamos para comenzar una clase. Por fin recibimos una comunicación telefónica en la que Emiliano sugería que fuéramos comenzando la clase sin él, que venía enseguida. En otra ocasión me presentó a Francis Clark Howell, “padre” de la moderna paleoantropología, como especialista en dinosaurios, un licenciado recién salido de la facultad. Y no soy un caso aislado. Personalmente debo confesar que me sorprendió, y estoy convencido que sirvió de acicate para un renovado empeño en el estudio de los reptiles mesozoicos. Si Emiliano dice que soy especialista en dinosaurios ¡no voy a defraudarle!

Quisiera añadir otras personas que han influido con intensidad en mi vida profesional y personal. Entre ellas José Bonaparte, con el que aprendí más de dinosaurios tomando cafés que lo que había estudiado por mi cuenta. Miquel de Renzi me descubrió todo un mundo alternativo en la paleontología y la biología evolutiva en general, en gran parte fuera de los cauces de la ciencia oficial. Nieves López, compañera y amiga entrañable, que me enseñó a pensar como un paleontólogo.

La RAC ha tenido a bien concederme la medalla número 17, y quisiera plantear algunas reflexiones sobre tres de los académicos que la portaron. He conocido personalmente a mis dos últimos predecesores “de la 17”. Quisiera recordar a Clemente Sáenz, con el que salí de la mano en alguna ocasión a la caza del fósil en la Sierra de Cabrejas. Recuerdo especialmente un artículo de este ingeniero-geólogo soriano en la revista “Celtiberia”. Fue mi guía esencial para el reconocimiento de fósiles, facies y edades en el Cretácico del Pico Frentes, en la tenebrosa pero queridísima Soria de los años 1960. Y también recordar a Manuel Alía, mi profesor de geodinámica interna durante mis estudios de licenciatura, una gran oportunidad para aprender realmente lo que significa la geología de campo.

El tercer portador de la medalla número 17 fue Santiago Ramón y Cajal. Llevar colgado al cuello la misma medalla que portaba un gigante de la ciencia no me resulta perfectamente fácil y genera una mezcla poco habitual de intimidación y despropósito. Por supuesto, también me produce un sentimiento de honor cuya significación es difícilmente explicable, de manera que ni lo voy a intentar.

En su discurso de ingreso en la RAC, titulado “Fundamentos racionales y condiciones técnicas de la investigación biológica”, Cajal analiza de forma brillante los conceptos, métodos y herramientas de la investigación en biología. Quisiera reproducir un párrafo que dice así: “Imaginada la hipótesis, es menester someterla a la sanción de la experiencia, para lo cual escogeremos experimentos u observaciones precisas, completas y concluyentes... Si la hipótesis no conforma con los hechos, hay que rechazarla sin piedad, e imaginar otra aplicación exenta de reproche. Durante el proceso de la verificación, pondremos la misma diligencia en buscar los hechos contrarios a nuestra hipótesis que los que pueden confirmarla. Evitemos encariñamientos excesivos con las propias ideas, que deben hallar en nosotros, no un abogado, sino un fiscal. El tumor, aunque propio, debe ser extirpado” (Cajal, 1897).

Estos párrafos confirman que Cajal está en la vanguardia de la epistemología de la época y, según mi punto de vista, su propuesta sigue en esencia plenamente vigente. El próximo apartado va a tratar de desarrollar un resumen del decurso histórico del concepto de macroevolución básicamente desde un punto de vista paleobiológico. Veremos que uno de los principios que marcan históricamente el comienzo de la paleobiología es la aceptación de un principio epistémico de demarcación semejante al que apuntaba Cajal en 1897.

# CAPÍTULO 1

## 1.1 Introducción

Cualquier persona del siglo XXI, debidamente informada, sabe que la naturaleza actual es muy diferente a la de épocas pretéritas. Las plantas, los animales, los seres vivos en general, han cambiado a lo largo de la historia de la materia viva. Pero el conocimiento humano no adquirió plena conciencia de este fenómeno hasta el siglo XVIII, gracias a brillantes naturalistas como Georges Louis Leclerc, Conde de Buffon (1707-1788). Para llegar a este concepto de “cambio orgánico” en la historia de la vida se necesitaba una interpretación adecuada de los restos fósiles y su contexto, es decir, las rocas que los contienen. Estos conocimientos se alcanzaron en el siglo XVII gracias a la investigación de naturalistas como Niels Stensen (Nicolás Steno) (1638-1686) (Fig. 1). Este científico, beato de la Iglesia Católica, estaba dotado de una gran capacidad de observación y análisis. Demostró de forma irrefutable que los fósiles proceden de animales pretéritos, y que los estratos que los contienen tienen una propiedad de gran importancia. Su orden de depósito está relacionado con su antigüedad. Los más recientes se superponen a los más antiguos. La identificación de los fósiles y su posición relativa en el tiempo permitieron finalmente llegar a la idea del cambio orgánico. De manera que cabe el honor a la paleontología y a la geología de ser las ciencias que informaron a la humanidad de que los seres vivos habían cambiado a lo largo de su historia, un concepto culturalmente importante.

A partir del siglo XVIII diversos naturalistas comenzaron a investigar las circunstancias que explican el cambio orgánico. De este modo, se desarrollaron ideas catastrofistas, como las propuestas por Jean Léopold Nicolás Frédéric Cuvier (1769-1832), que veía la historia de la naturaleza como una sucesión de catástrofes ambientales y aparición de nuevas plantas y animales. Frente a esta propuesta otros científicos, como Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, Chevalier de Lamarck (1744-1829), sugerían que los seres vivos se transformaban unos en otros. En 1859 el famoso naturalista británico Charles Robert Darwin (1809-1882) publicó “El origen de las especies”. A partir de este momento nace la biología evolutiva, que constituye nuestra interpretación actual del fenómeno del cambio orgánico. La evolución biológica se define como el cambio en las propiedades de los grupos de organismos a lo largo del curso de generaciones (Futuyma, 2005).

Se admite normalmente que la biología evolutiva, nacida a partir de “El origen de las especies” ha atravesado tres períodos principales (Mayr, 1982,



**Fig. 1.** El naturalista Niels Stensen (Nicolás Steno (1638-1686), considerado habitualmente como uno de los fundadores de la estratigrafía y la paleontología.

1988; Reif et al., 2000; Kutschera and Niklas, 2004). El primero es el darwinismo del propio Darwin, basado en la propuesta de la selección natural y la aceptación de la herencia lamarckiana. A este respecto, Darwin sugirió la hipótesis de la pangénesis, que el autor británico consideraba como provisional. Esta propuesta incluye el concepto de gémulas (“gemmules”), partículas protoplasmáticas transmitidas desde los padres a la descendencia.

cia (Olby, 2013). Esta hipótesis es comparable a la transmisión de caracteres adquiridos de las ideas de Lamarck (Geison, 1969; Rice, 2007). El segundo periodo, el neodarwinismo inicial, se caracteriza por el rechazo a la propuesta de Lamarck. El tercer periodo se conoce como teoría de síntesis o neodarwinismo sintético. Se gestó inicialmente entre 1937 y 1950, y se caracteriza por la incorporación de conceptos, métodos e información procedente de disciplinas diversas, especialmente la genética, la sistemática y la paleontología. Tanto el neodarwinismo primitivo, como la teoría sintética, son paradigmas modificados, o extendidos, del darwinismo inicial. En la actualidad existen biólogos evolucionistas que creen que el neodarwinismo sintético es aun plenamente vigente y puede resolverse dentro de él cualquier fenómeno evolutivo conocido. Otros biólogos evolucionistas creemos que la teoría sintética tiene que ser ampliada en un nuevo paradigma, como ocurrió con ella misma y con el neodarwinismo inicial. Desde luego no se trata de desacreditar, ni mucho menos, eliminar la teoría sintética. Estamos hablando de un cuarto periodo en la historia del evolucionismo que extiende sus bases conceptuales y metodológicas para completar y actualizar el paradigma anterior. Algunos autores han llamado ya a esta propuesta síntesis extendida o síntesis expandida (“extended or expanded synthesis”) (Carroll, S.B., 2008; de Ricqlès and Padian, 2009; Pigliucci, 2009; Depew and Weber, 2013, Laland et al, 2014). Uno de los objetivos principales de este texto es familiarizar al lector con los argumentos que sostienen al nuevo paradigma. La dinámica macroevolutiva constituye la clave para la extensión de la teoría sintética. En los próximos capítulos vamos a rastrear el origen histórico del concepto de macroevolución, así como sus principales contenidos en conceptos y herramientas de estudio, especialmente aquellos relacionados con el ámbito paleobiológico. Disciplinas importantes, dentro de la dinámica macroevolutiva, son la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo), la sistemática, la geología y la paleontología (Carroll, R.L., 2000). Pero antes de plantearnos qué significa el concepto de macroevolución, y cuáles son sus contenidos, tenemos que definir dos aspectos básicos de los estudios evolutivos: modelos y procesos.

## CAPÍTULO 2

### 2.1 Modelos y procesos en evolución biológica

La materia viva ha cambiado históricamente mediante una serie de mecanismos que generan y mantienen orden en la naturaleza a través de pautas o patrones determinados. Ambos fenómenos son objeto de estudio

de la biología evolutiva (Eldredge and Cracraft, 1980; Chapeau et al., 1988). En la terminología española se suelen denominar procesos (“processes” en inglés) a los mecanismos evolutivos y modelos o patrones a las pautas (“patterns”).

Es evidente que la detección, descripción y representación de los modelos debe realizarse sin ningún tipo de apriorismo respecto de los mecanismos asociados. La caracterización del modelo permite el estudio de los procesos implicados en dicha pauta. La teoría sintética se ha caracterizado habitualmente por un “reparto de tareas” en lo que respecta a los modelos y procesos. El estudio de las pautas se adscribía a las disciplinas llamadas “descriptivas” (sistematica, paleontología, anatomía comparada). Otras áreas de conocimiento de la biología evolutiva, como por ejemplo la genética de poblaciones o la ecología evolutiva, se consideraban “explicativas”, desde el momento que sus objetivos estaban encaminados al estudio de los procesos que generan el cambio en la historia de la vida (Arthur, 2000; Nuño de la Rosa and Etxeberria, 2012). Como vamos a ver en capítulos posteriores, el estado actual del paradigma evolutivo obliga a replantearse este reparto de tareas.

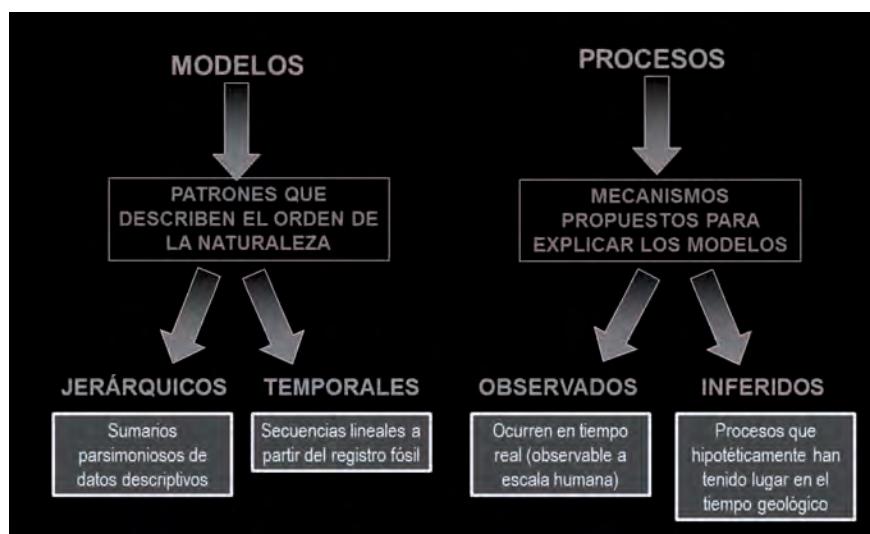
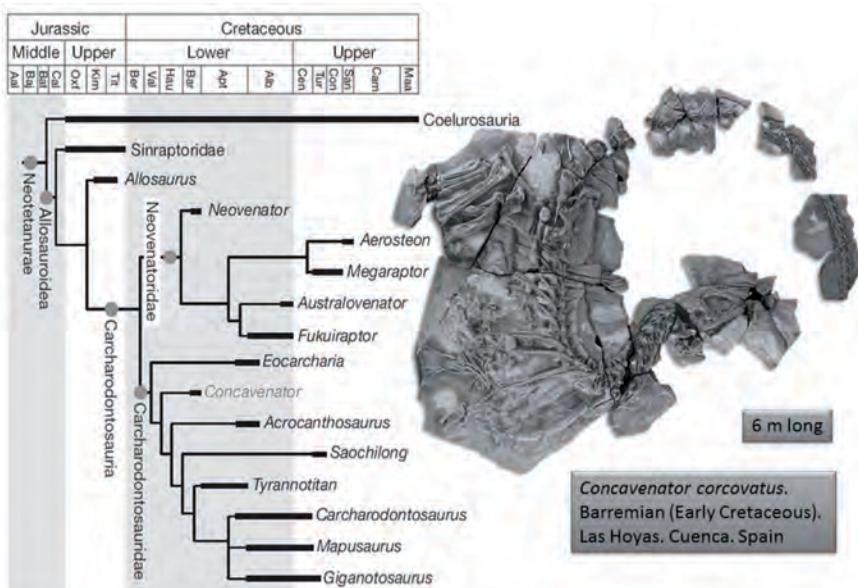


Fig. 2. Esquema simplificado de los modelos y procesos en evolución biológica.

Desde un punto de vista conceptual tanto los modelos como los procesos pueden dividirse en dos categorías principales. Modelos jerárquicos o temporales (típicamente macroevolutivos) y procesos observados o inferidos (Grande and Rieppel, 1994; Rieppel and Grande, 1994; Nuño de la

Rosa and Etxeberria, 2012) (Fig.2). Los modelos jerárquicos son sumarios parsimoniosos de datos descriptivos, como, por ejemplo, cladogramas basados en caracteres morfológicos o moleculares. El criterio de parsimonia puede ser sustituido, obviamente, por otros algoritmos, como la inferencia bayesiana o la máxima verosimilitud. El adjetivo jerárquico se refiere a la topología de las hipótesis de relaciones de parentesco en la sistemática filogenética, definida básicamente mediante una estructura dicotómica (grupos hermanos).

Los modelos temporales son secuencias lineales de datos que pueden tener un origen paleontológico o molecular. En el primer caso son representaciones, procedentes del registro fósil, de organismos del pasado remoto, que pueden ser observados y mapeados en estratos o niveles sucesivos. Esta característica les otorga una cronología relativa, aunque también pueden ser datados de forma absoluta. Los modelos temporales también pueden ser secuencias lineales de datos moleculares. Esta definición implica que también presentan relación con los modelos temporales paleontológicos, en cuanto que los relojes moleculares se calibran mediante datos estratigráficos de organismos con restos presentes en el registro fósil. Ambos tipos de modelos, jerárquicos y temporales, pueden asociarse en un híbrido llamado cladograma calibrado. Este modelo se caracteriza por una adición del registro temporal conocido para cada uno de los taxones terminales que componen los grupos interno y externo (Fig.3). La calibración temporal se establece mediante una datación mínima y otra máxima (Benton and Donoghue, 2007; Sanz, 2009). La mínima se obtiene considerando la edad más antigua entre los miembros de un clado determinado, formado por los dos linajes hermanos que componen dicho nodo. La delimitación máxima se evalúa a través de las edades máximas de los dos grupos hermanos y la edad de una formación fosilífera adecuada subyacente en la que no aparezca reflejado el clado en cuestión. La datación máxima es, por lo tanto, menos fiable que la mínima. En los últimos años, los criterios de calibración para datar árboles filogenéticos se han refinado. Algunos autores (Parham et al., 2012) proponen un rígido protocolo que asegure la mayor fiabilidad posible. Este protocolo incluye la utilización de un ejemplar de referencia que aporta una edad y localidad concretas. Además, se sugiere la adición de una diagnosis basada en una combinación de sinapomorfías para el mencionado espécimen. Por último, se debería aportar información detallada de la coordinación entre datos morfológicos y moleculares y la edad absoluta obtenida (Parham et al., 2012). Basándose en este protocolo se ha propuesto recientemente una revisión de la calibración de nodos principales dentro de la filogenia de los metazoos (Benton et al., 2015).



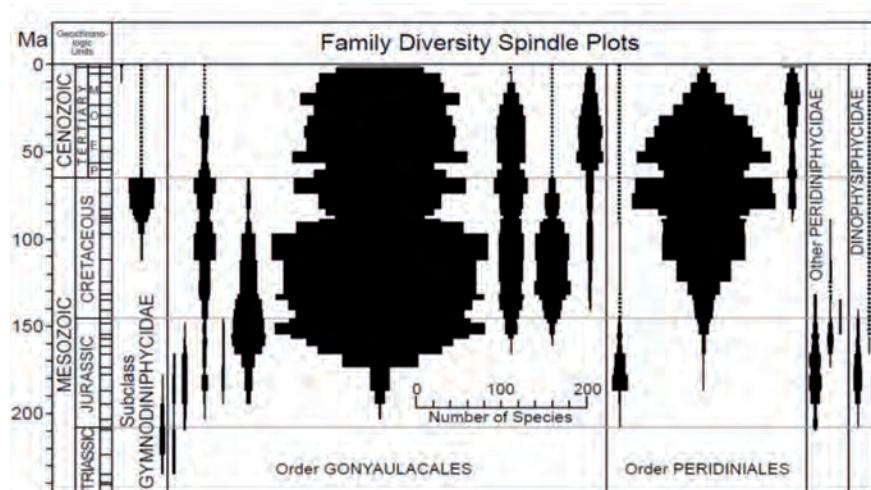
**Fig. 3.** Cladograma calibrado, un modelo mixto jerárquico/temporal, basado en la hipótesis filogenética del dinosaurio terópodo *Concavenator corcovatus* (tomado de Ortega, F.; Escaso, F. and Sanz, J. L. (2010). A bizarre, humped Carcharodontosauria (Theropoda) from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature*, 467: 203-206). A la derecha, fósil de *C. corcovatus* procedente del Cretácico Inferior (Barremiense) de Las Hoyas, Cuenca, España. Holotipo del Museo de Paleontología de Castilla-La Mancha en Cuenca.

El factor cronológico es el componente más diagnóstico de los modelos temporales. Dentro de la dimensión temporal estos patrones pueden representar información diversa, como la variación de la biodiversidad histórica o determinadas tendencias evolutivas. Durante los años 1990 se estableció una controversia sobre la validez de los patrones de biodiversidad en el caso de que la muestra de datos contuviese taxones parafiléticos, lo que parecía introducir resultados erróneos en la construcción del modelo. Diversos análisis han refutado esta posibilidad (Sepkoski and Kendrick, 1993; Robeck et al., 2000).

Desde mediados del siglo pasado, se han utilizado un tipo determinado de modelos que se conoce como diagrama de uso (“spindle diagram”) (Lyman, 2009). La anchura (dimensión horizontal) del huso representa la riqueza taxonómica (normalmente de manera aproximada) de un taxón de rango elevado. La dimensión vertical representa el tiempo. Estos diagramas de huso son tan intuitivos que a veces se han utilizado, sin ninguna expli-

cación, en publicaciones populares. Incluso llegaron a generar un híbrido mediante la adición de un modelo filogenético. Estos modelos mixtos se conocen como romerogramas (“romerograms”), en honor al paleontólogo norteamericano Alfred S. Romer (1894-1973). Los romerogramas fueron abandonados con la llegada de la sistemática filogenética.

A comienzos de los años 1970 los diagramas de huso se transformaron en los llamados diagramas de clados (Raup et al., 1973; Sepkoski, 2005; Lyman, 2009). Estos modelos refinan su estimación de la riqueza registrada en cada uno de los niveles temporales considerados, presentando usualmente una escala gráfica de referencia (Fig. 4). Los diagramas de clados pueden ser de utilidad para el análisis de la dinámica de los taxones subordinados en cada clado, así como en el estudio de competencia y reemplazamiento de determinados linajes evolutivos (Braga y Rivas, 2002). En los últimos años los modelos de biodiversidad histórica han sido mejorados gracias a un esfuerzo cooperativo. Se trata del portal de base de datos paleobiológicos “The Paleobiology Database” ([www.paleobiodb.org](http://www.paleobiodb.org)), que reúne información taxonómica sobre animales y plantas de nuestro pasado remoto, aportada por paleontólogos de todo el mundo. Finalmente recordemos que, además



**Fig. 4.** Modelos de biodiversidad histórica conocidos como diagramas de clados. La escala horizontal refiere el número de especies en un momento determinado, en este caso de diversos linajes de dinoflagelados (tomado de Fensome, R. A., MacRae, R. A., and Williams, G. L. (1996). Dinoflagellate evolution and diversity through time. *Scientific Review 1994 & '95 of the Bedford Institute of Oceanography, Gulf Fisheries Centre, Halifax Fisheries Research Laboratory, St. Andrews Biological Station: 45-50*).

de los modelos temporales relativos a la biodiversidad histórica, ya se han comentado aquellos relativos a determinados cambios históricos de determinadas medidas de tendencia central (“central tendencies”). Estos patrones temporales comenzaron a utilizarse en la primera mitad del siglo XX (Trueman, 1922; Simpson, 1937).

Recordemos que llamamos procesos a los mecanismos que configuran los modelos. Dichos procesos pueden ser, como ya se ha comentado, observables o inferidos. Los primeros son aquellos que pueden ser comprobados a la escala de una vida humana. Se denominan inferidos a los mecanismos evolutivos cuya existencia se hipotetiza en el transcurso del tiempo geológico (Grande and Rieppel, 1994). Como ejemplo de los procesos observables podemos citar los fenómenos de crecimiento y desarrollo, la variación temporal en las frecuencias fenotípicas y/o genotípicas en una población determinada, o los fenómenos de descendencia de determinados individuos con respecto a sus progenitores. Los procesos rápidos de cambios fenotípicos son uno de los aspectos más conocidos y populares de toda la biología evolutiva. A veces pueden encontrarse en un epígrafe que suele denominarse la evolución en acción, clara referencia a su carácter observable. El ejemplo paradigmático de la evolución en acción es la mariposa geométrica del abedul, *Biston betularia*. La forma *typica* de este lepidóptero, a comienzos del siglo XIX, era blanca, con manchas negras. Con la revolución industrial, la corteza de los abedules sobre los que se posaba esta mariposa se ennegreció, al desaparecer la cubierta de líquenes y depositarse grandes cantidades de hollín. Las poblaciones de *B. betularia* pasaron, en unas décadas, a estar compuestas mayoritariamente por una forma melánica, que se ocultaba mejor de la presión depredadora de determinadas aves insectívoras. En la actualidad, con una relativamente baja polución que ha generado de nuevo cortezas blanquecinas, la forma *typica* vuelve a ser predominante (Zamora, 2002; Rudge, 2005; Cook et al., 2012). Otro ejemplo de selección natural en acción se conoce en el pez de aguas continentales *Poecilia reticulata*, conocido como “guppy”. Las hembras de estos peces sudamericanos prefieren a los machos más coloridos. Pero estos individuos también soportan una mayor tasa de depredación, al ser más fácilmente localizables. El biólogo John A. Endler introdujo peces depredadores adicionales en determinadas regiones con guppys machos coloridos, con lo que la selección natural generó de forma relativamente rápida poblaciones con machos de patrones de coloración menos vistosa (Endler, 1980).

Por otro lado, los procesos inferidos implican una imposibilidad de observación directa a escala de la vida humana. Se pueden citar entre ellos los fenómenos anagenéticos y cladogenéticos, las radiaciones adaptativas

o la selección de especies. En los últimos años se han estudiado intensamente los procesos de extinción en masa. En este momento sólo vamos a recordar uno de los ejemplos clásicos de procesos inferidos, los llamados pinzones de Darwin, uno de los casos mejor conocidos de radiación adaptativa reciente. Catorce de las especies de pinzones de las Islas Galápagos, que se admiten en la actualidad, proceden de un ancestro común que vivió hace alrededor de un millón de años, según datación basada en ADN mitocondrial. El tamaño y morfología del pico, así como las pautas de comportamiento trófico, son características claves para entender la radiación, basada en diferentes adaptaciones para los diversos recursos alimenticios (Lamichhaney et al., 2015).

De todo lo expuesto se puede deducir que existe una estrecha relación epistémica entre modelos (“explanandum”) y procesos (“explanans”) (Nuño de la Rosa and Etxeberria, 2012).

## **CAPÍTULO 3. Breve histórico del concepto de macroevolución**

### **3.1 Introducción al concepto de macroevolución**

Es evidente que una gran mayoría de especialistas en los diversos ámbitos de la biología evolutiva entenderían el concepto de macroevolución de manera parecida: grandes cambios morfológicos en el tiempo, tendencias evolutivas, extinciones en masa, etc. Lamentablemente la enumeración de estos fenómenos es habitualmente lo único que se cita como concepto de macroevolución, incluso en algunos textos académicos. Esta ambigüedad tiene que ser superada mediante una definición más concreta del concepto de macroevolución. Sanz (2006) propone a la macroevolución como el conjunto de modelos y procesos verificables a partir de los fenómenos de especiación.

### **3.2 Origen del término macroevolución**

Los conceptos de microevolución y macroevolución proceden del entomólogo Yuri A. Filipchenko (1882-1930) (Fig.5), habitualmente considerado como uno de los principales fundadores de la genética rusa. Ambos términos - micro y macroevolución - aparecen por primera vez en su monografía “Variabilität und Variation”, editada en Berlín en 1927. De manera que Filipchenko propone la existencia de dos niveles independientes de evolución. Por un lado, la producida dentro de una especie, gobernada por la selección natural de caracteres cuya herencia puede ser comprendida

en términos genéticos (microevolución). Por el otro, la macroevolución cuyo motor sería puramente internalista, fuera de la selección natural (Alexandrov, 1994).

En el mismo año de la aparición de la mencionada monografía de Filipchenko, su amigo y discípulo Theodosius G. Dobzhansky (1900-1975) emigró desde Rusia a los Estados Unidos. Diez años más tarde, Dobzhansky publicó uno de los textos fundadores de la teoría de síntesis o neodarwinismo



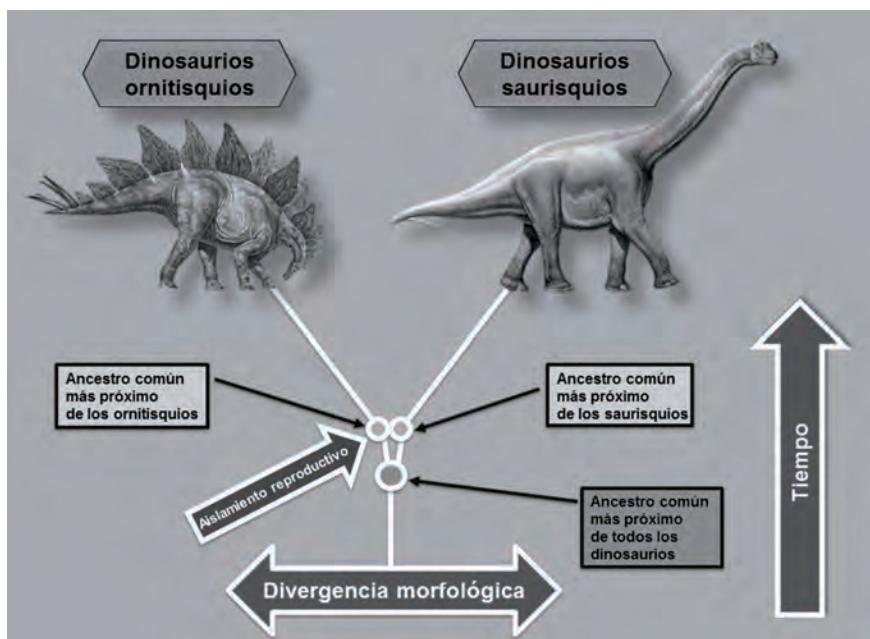
**Fig. 5.** El entomólogo ruso Yuri A. Filipchenko (1882-1930), que propuso los términos micro y macroevolución en 1927 (foto tomada de <http://arran.ru/>).

sintético: “Genetics and the origin of species”. Esta monografía supone el nacimiento de la genética evolutiva, que estimuló la investigación de zoólogos, botánicos, paleontólogos y biólogos experimentales en un contexto concreto: el entendimiento del cambio evolutivo como la variación genética de las poblaciones en el tiempo.

Dobzhansky había debatido con su mentor, Filipchenko, la significación de los términos micro y macroevolución (Burian, 1994). En su mencionada monografía de 1937 “Genetics and the origin of species” el genetista ruso-americano se resiste a aceptar la propuesta de Filipchenko, negando la diferencia de mecanismos entre micro y macroevolución. La equivalencia entre los procesos micro y macroevolutivos es, desde finales de los años 1930, una de las divisas más características de la síntesis neodarwinista. Los paleontólogos de la naciente síntesis también estaban de acuerdo. En su notable texto “Tempo and mode in evolution” (1944) George G. Simpson (1902-1984) admitía que los patrones macroevolutivos descritos por los paleontólogos en el registro fósil podían ser explicados mediante mecanismos microevolutivos. De manera que la teoría sintética admitía perfectamente los conceptos de micro y macroevolución, pero sólo en lo referente a los modelos, no a los procesos. Veamos una publicación de Dobzhansky (1958) para explicar con mayor detalle esta propuesta conceptual. El famoso evolucionista describe los cambios genéticos observados en las poblaciones naturales de *Drosophila pseudooscura* en California entre 1940 y 1957. A continuación admite que estos cambios evolutivos son pequeños comparados con los que condujeron a la aparición de los modernos caballos desde *Eohippus*, o al mismo hombre a partir de un ancestro semejante a un austrolopítico. “Sin embargo, microevolución y macroevolución son partes de un mismo continuo, y los estudios de la primera ayudan a comprender la segunda”. “Este argumento no pretende dar a entender que podemos prescindir de los estudios macroevolutivos. La evidencia de la paleontología, aunque no completamente clara y congruente, está a favor de que la macroevolución está compuesta por acontecimientos microevolutivos”. Estas frases de Dobzhansky (1958) dejan claros dos aspectos de su pensamiento evolutivo. Por un lado, su adhesión incondicional a la ecuación macroevolución = microevolución + tiempo. Y por otra parte, su condescendencia hacia los resultados obtenidos del estudio del registro fósil. Como veremos más tarde, esta postura de determinados biólogos experimentales hacia la paleontología ha tenido cierta importancia histórica y epistémica.

En definitiva, según los neodarwinistas clásicos, no es necesario añadir “nada especial” para explicar los fenómenos macroevolutivos fuera del con-

texto microevolutivo. Las posturas fuera de esta propuesta se consideran interpretaciones erróneas de la forma en la que aparecen los taxones de rango elevado. Consideremos, por ejemplo, la evolución temprana de los dinosaurios, un linaje compuesto basalmente por dos clados, saurisquios y ornitisquios (Fig. 6). Ambos grupos tienen, obviamente, un ancestro común próximo que no lo es de ningún otro organismo vivo (es decir, los dinosaurios son un grupo monofilético). Por otro lado, saurisquios y ornitisquios también tuvieron, cada cual, un antecesor común cercano. Cada uno de estos ancestros probablemente difería poco morfológicamente entre sí, y su vez, con el ancestro de todos los dinosaurios. Pero una vez que el saurisquio y el ornitisquio ancestral hubieran completado su aislamiento reproductivo comenzarían a aparecer más y más diferencias. Es decir, la tasa de divergencia morfológica se incrementaría notablemente. La escuela neodarwinista propugna que los mecanismos descritos en este ejemplo pueden aplicarse a cualquier zona del árbol de la vida, explicando los modelos macroevolutivos exclusivamente desde la perspectiva microevolutiva. Las preguntas que se nos plantean a continuación básicamente son dos. ¿Es así de relativamente sencillo? ¿No pueden existir otros procesos añadidos que sean exclusivamente macroevolutivos?



**Fig. 6.** Modelo macroevolutivo de la divergencia filogenética entre los dos linajes principales de dinosaurios, según una explicación microevolutiva (véase texto). Reconstrucciones de *Stegosaurus* (izquierda) y *Camarasaurus* de Raúl Martín.

### **3.3 La “síntesis germánica”: Goldschmidt y Schindewolf**

#### ***3.3.1 Introducción***

Las primeras respuestas afirmativas a esta última cuestión del apartado anterior aparecen en perspectivas evolucionistas antidarwinistas contemporáneas al desarrollo inicial de la síntesis moderna. Uno de los ejemplos más evidentes es la llamada síntesis alemana (“German Synthesis”). Antes de comentar esta denominación es necesario establecer una distinción importante, puesto que el mismo nombre ha sido utilizado con dos contenidos muy diferentes. Uno de ellos se refiere a los autores neodarwinistas alemanes que generaron relevantes contribuciones a la teoría sintética, como el zoólogo Bernhard Rensch (1947-1972) (Mayr, 1988; Reif et al., 2000). La otra escuela de pensamiento evolutivo con el mismo nombre, que comentaremos a continuación, constituye una alternativa a la síntesis neodarwinista. Para tratar de evitar cualquier confusión se propone denominarla en castellano síntesis germana. El nombre en inglés ha sido sugerido por Princehouse (2009) y sus propuestas han sido recientemente analizadas por Weber (2013) y McGowran (2013). Tanto Princehouse como Weber sugieren que los esfuerzos actuales de la síntesis evolutiva para conseguir su expansión jerárquica y su extensión para la incorporación de la biología del desarrollo podrían haberse realizado con anterioridad si la síntesis germana no hubiera sido “borrada del mapa” por los neodarwinistas. McGowran propone una descripción de contenidos de la síntesis germana, que fue generada, al igual que la síntesis neodarwinista, entre las décadas de 1930 y 1950. Sus conceptos básicos son dos: una aproximación antigradualista al tempo o ritmo del cambio orgánico (saltacionismo) y un modelo cíclico para la evolución de cualquier linaje de organismos vivos (tipostrofismo). La síntesis germana tuvo una especial importancia en las ideas de determinados grupos de biólogos evolucionistas contrarios a algunos postulados del neodarwinismo oficial, desde los años 1970. Este “movimiento de resistencia” incluye especialmente a paleobiólogos, como Stephen J. Gould, Niles Eldredge o Elisabeth Vrba. “El extremismo que se percibía en la síntesis germana (...por el neodarwinismo oficial...) proporcionó un telón de fondo contra el que podía trabajar esta nueva generación de jóvenes paleontólogos teóricos. Era posible aventurarse fuera de los confines de la síntesis moderna endurecida (“hardened”), viéndose a sí mismos como moderados en comparación con la síntesis germánica” (Princehouse, 2009). Los dos autores principales de la síntesis germana son el zoólogo y genetista Richard B. Goldschmidt (1878-1958) y el paleontólogo Otto X. Schindewolf (1896-1971).

### **3.3.2 Goldschmidt y los “hopeful monsters”**

Richard B. Goldschmidt no tuvo mucha suerte ni con el poder político ni con la ortodoxia científica de su época. Gould (1977a) comenta, en un artículo dedicado al genetista germano-norteamericano, los dos minutos de odio dirigidos a Emmanuel Goldstein por “Big Brother”, el famoso tirano de la novela de Orwell “1984”. Gould compara este pasaje novelesco con la información que les llegaba a los estudiantes universitarios norteamericanos a mediados de los años 1960. Goldschmidt era considerado como un investigador “extraviado”, que defendía conceptos científicos incorrectos que debían ser atacados y denunciados públicamente. Más tarde volveremos sobre este punto, ahora veamos determinados aspectos de la biografía de Goldschmidt para comprobar que su relación con el poder político tampoco fue muy afortunada. Regresando de Japón a Alemania, durante la Primera Guerra Mundial, fue internado en un campo norteamericano de civiles extranjeros enemigos (Richmond, 2015). Regresó a Alemania en 1919, pero la llegada al poder de Hitler (Goldschmidt, lo mismo que su personaje comparable de ficción Goldstein, era judío) le obligó a huir a los Estados Unidos. En 1935 se estableció en la Universidad de California, en Berkeley, donde desarrolló el resto de su carrera científica (Stern, 1967). ¿Y de qué naturaleza eran las propuestas de Goldschmidt, que alteraron tan profundamente a los autores de la síntesis neodarwinista?

Las hipótesis de Goldschmidt se enfrentan a una de las tradiciones intelectuales más constantes del darwinismo y del neodarwinismo: el tempo o ritmo del cambio evolutivo es gradual. Es decir, las transiciones morfológicas en los fenómenos de especiación se producen siempre mediante la aparición de numerosas formas intermedias entre la especie ancestral y la descendiente. Darwin (1872) opinaba que apenas existían dudas para pensar que muchas especies habían evolucionado de una manera extremadamente gradual (“extremely gradual manner”). “...a través del proceso de la selección gradual, de cambios infinitesimales, han evolucionado un sinfín de las más bellas y maravillosas formas” (Darwin, 1909, *fide Ruse, 2013*). El gradualismo darwinista ha sido mantenido y reforzado por los neodarwinistas sintéticos (Simpson, 1944; Gould, 2002; Futuyma, 2015). El modelo gradualista constituye, en definitiva, una de las divisas más importantes del paradigma neodarwinista. Goldschmidt, juntamente con otros autores de su época, defendía no sólo la aproximación gradualista sino además, el modelo opuesto, es decir, el saltacionismo.

En 1933 Goldschmidt acuñó el término “hopeful monsters” (“monstruos prometedores”) para referirse a determinados mutantes monstruosos

que podrían tener un papel considerable en el proceso evolutivo. “Una monstruosidad que aparezca en un único paso genético podría permitir la ocupación de un nuevo nicho ambiental y así producir un nuevo tipo en un solo paso. Un gato manés, con una cola corta hereditaria, o un ratón o rata comparables, es sólo un monstruo. Pero un mutante de *Archaeopteryx*, produciendo la misma monstruosidad, era un hopeful monster debido a la aparición de un abanico de plumas timoneras, que constituyó un gran avance en la mecánica de vuelo. Un pez en el que aparece una mutación que supone una deformación craneal que sitúa a los dos ojos en el mismo lado, es un monstruo. El mismo mutante, con una compresión mayor, que vive en el fondo del mar, es un hopeful monster, ya que permitió a la especie adquirir una forma de vida en los fondos oceánicos arenosos, tal y como ejemplifican los lenguados y formas afines” (Goldschmidt, 1940).

Goldschmidt estaba convencido de que los fenómenos de especiación eran producidos por los hopeful monsters, aunque también creía que la materia viva evoluciona además mediante lentos cambios graduales (Dietrich, 2003; Theissen, 2006). Para explicar los mecanismos saltacionales que generaban las nuevas especies el genetista germano-norteamericano propuso dos hipótesis: mutaciones sistémicas y macromutaciones de desarrollo (Goldschmidt, 1940; Gould, 1977a, 1980a). La primera hipótesis rechazaba el concepto clásico de gen y es fundamentalmente lo que le generó su mala fama entre los neodarwinistas. No obstante su segunda hipótesis estaba basada en “genes controladores”, que cambiaban las primeras etapas del desarrollo, causando efectos fenotípicos adultos de importancia. Este tipo de mutaciones son muy semejantes a las que en la actualidad considera la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo) (Theissen, 2010). De hecho, Ronshaugen et al. (2002) citan a Goldschmidt (1940) después de la frase: “las mutaciones en genes (Hox) homeóticos han sido citadas desde hace tiempo como causas potenciales de la evolución morfológica”. Ronshaugen et al. (2002) sugieren que la ganancia/pérdida de funciones de activación/represión en proteínas Hox es un mecanismo probable de diversificación morfológica en la evolución animal. En su estudio sobre el patrón apendicular de la transición macroevolutiva crustáceos/insectos concluyen que estos mecanismos en el desarrollo influyen en la morfología “permitiendo cambios microevolutivos hacia hopeful monsters con alteraciones macroevolutivas en la forma corporal”.

Como ya se ha comentado, la reacción en contra de la hipótesis hopeful monsters fue inmediata entre los autores neodarwinistas, y se mantiene en la actualidad. De manera que la literatura contra esta hipótesis es abundante. Vamos a proponer dos referencias generales significativas para,

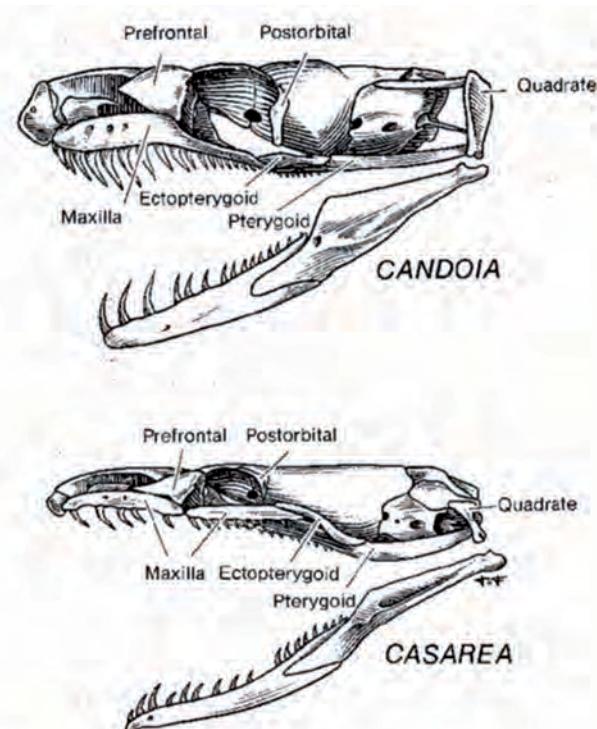
a continuación, pasar a exponer diversos ejemplos de posibles hopeful monsters en la literatura reciente. Además en el siguiente apartado, dedicado a Schindewolf, se describirán refutaciones recientes, por parte de la investigación paleontológica, sobre dos ejemplos de posibles hopeful monsters sugeridos por Goldschmidt (*Archaeopteryx* y los lenguados).

Dobzhansky et al. proponen en 1977: “Goldschmidt... sugería que de vez en cuando surgían monstruosidades, a través de mutaciones, con un efecto fenotípico muy grande. A veces estos “monstruos” podían estar bien adaptados y así surgir de forma súbita un nuevo tipo de organismo... El número de hopeful monsters que tendría que surgir para poder producir la aparición de tipos nuevos viables es astronómico. No hay pruebas de la existencia de tales hordas de monstruos, vivos o fósiles, ni tampoco se conoce ningún mecanismo capaz de producirlos en las cantidades adecuadas”. Por su parte, Fontdevilla y Serra, en 2013, escriben: “Richard Goldschmidt... afirma rotundamente que los cambios evolutivos que determinan el origen de los planes corporales se basan en macromutaciones sobre las que actúa la selección natural. Goldschmidt llama hopeful monsters a estos organismos... Estos monstruos existen... Pero actualmente la gran mayoría de los evolucionistas está de acuerdo en que son organismos con una aptitud tan baja que en condiciones naturales la selección los eliminaría inmediatamente”. Es interesante plantear una conclusión comparativa entre estos dos textos, separados por 36 años de investigación en biología evolutiva: estos monstruos existen, y conocemos su mecanismo generador, aunque no parece que sean viables en condiciones naturales. Más adelante veremos ejemplos del mundo botánico que sugieren una refutación a esa inviabilidad en condiciones naturales.

En la actualidad parecen existir evidencias empíricas razonables de ejemplos de hopeful monsters en diversos linajes de seres vivos. De esta forma, López-Rodas et al. (2006) advierten de los cambios adaptativos producidos en cianobacterias y microalgas por la acción de contaminantes como herbicidas, antibióticos o metales pesados. Su conclusión principal es que “...mutantes pre-selectivos espontáneos (hopeful monsters) son suficientes para asegurar la adaptación de poblaciones muy grandes de microalgas a cambios ambientales catastróficos” (aunque advierten que estos mutantes resistentes tienen propiedades fotosintéticas y de crecimiento limitadas, afectando a parámetros ecológicos como la producción primaria y la biomasa). Algunos de los casos más patentes que pueden ser referidos como hopeful monsters pertenecen al mundo de las plantas. En 2002 Bateman and DiMichele señalan dos casos de posibles (“putative”) hopeful monsters actuales en la subtribu de orquídeas Orchidinae. Hofer and Noel

Ellis (2014) sugieren que las leguminosas incluyen diversos ejemplos de hopeful monsters. Uno de los casos más estudiados en el mundo botánico es la crucífera *Capsella bursa-pastoris* (bolsa de pastor). Esta especie tiene un mutante llamado “Spe” (“Stammenoid petals”) con poblaciones naturales que se han mantenido durante años. Hintz et al. (2006) proponen que este mutante es un hopeful monster. Spe representa un caso de especiación simpátrica en *status nascendi* (Theissen, 2010). Otros autores reconocen la importancia del hallazgo de mutantes homeóticos en la naturaleza, como es el caso de Spe (Nutt et al., 2006; Jabbour et al., 2015).

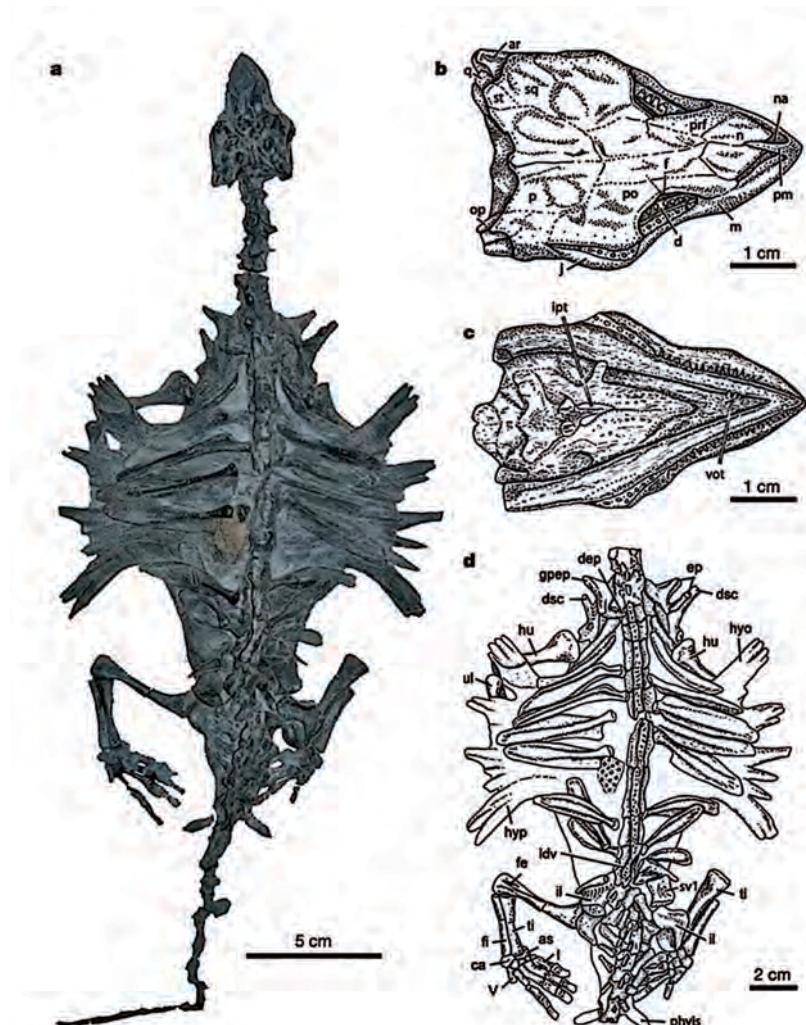
Una de las primeras sugerencias de existencia de hopeful monsters en el mundo animal fue manifestada por Frazetta (1970). Las dos únicas especies de las serpientes bolyerinas presentan una articulación intramaxilar



**Fig. 7.** Arriba, cráneo de boa del género *Candoia*. Este ofidio presenta un maxilar único, un carácter plesiomórfico. Abajo, cráneo del boido bolyerino *Casarea*, con una articulación intramaxilar apomórfica, única en el clado Amniota. Este ejemplo de la aparición de un maxilar bipartido es considerado por algunos autores como un caso de evolución saltacionista (ilustración tomada de Frazetta, T. H. 1970. From hopeful monsters to bolyerine snakes? *American Naturalist* 104:55–72).

que constituye una autapomorfía en el clado amniotas (Fig. 7). No parece razonable pensar que la aparición de un maxilar bipartido proceda de mecanismos gradualistas, sino más bien saltacionistas. De manera que algunos investigadores opinan que las serpientes bolyerinas son hopeful monsters procedentes de un boido ancestral (Frazzetta, 1970; Stanley, 1979; Prothero, 2004). Pero no hace falta referirse a especies tan exóticas como los boylerinos para encontrar un posible hopeful monster entre los reptiles.

El clado Testudines o quelonios también ha sido relacionado con este fenómeno (Rieppel, 2001; Theissen, 2009). Es bien sabido que las tortugas tienen un dermatoesqueleto único, compuesto por una zona dorsal (espaldar) y otra ventral (peto). Además, la relación estructural del esqueleto axial y ambas cinturas con el dermatoesqueleto es también singular. “La aparición de la anatomía adulta, altamente derivada, de las tortugas es un ejemplo de primer orden de un acontecimiento macroevolutivo producido por cambios en el desarrollo embrionario temprano. La desviación ontogenética temprana puede causar patrones de cambio morfológico que no son compatibles con escenarios de transformación gradual” (Rieppel, 2001). Considerando el estado actual de nuestros conocimientos paleontológicos sobre la historia evolutiva de las tortugas parecería evidente un salto morfológico importante entre la condición ancestral y derivada en el dermatoesqueleto de los quelonios. No obstante, hace pocos años se encontró en el Triásico chino una tortuga ancestral que fue denominada *Odontochelys* (tortuga con dientes). Este género, de hace unos 220 millones de años, presenta un peto completamente desarrollado, mientras el espaldar está solo formado por la serie de placas neurales (Fig. 8). Según sus autores *Odontochelys* muestra que en la secuencia de transformación de caracteres morfológicos en los quelonios el peto apareció antes que el espaldar (Li et al, 2008). Esta hipótesis ha sido cuestionada por Reisz and Head (2008) quienes postulan que el espaldar reducido de *Odontochelys* no es primitivo sino derivado. Es decir, constituye una reversión asociada quizás a los hábitos acuáticos de esta tortuga triásica. En definitiva el plan corporal de las tortugas podría seguir siendo un candidato para un fenómeno saltacional a través de un hopeful monster, pero el registro fósil no permite, por el momento, contrastar esta hipótesis. Los mecanismos de la genética del desarrollo del plan corporal de las tortugas tampoco permiten, hasta ahora, contrastar la hipótesis saltacional (Ohya et al, 2005; Nagashima et al, 2007). Por último, otros ejemplos de metazoos que han sido postulados como descendientes de hopeful monsters son los cirrípedos (Géant et al, 2006) y la especie de crinoideo cirtocrínido *Holopus rangii* (Grimmer and Holland, 1990).



**Fig. 8.** *Odontochelys semitestacea*, una tortuga ancestral de Triásico Superior del suroeste de China. a) Esqueleto en vista dorsal. b) Cráneo en vista dorsal. c) Cráneo en vista ventral. d) Esqueleto corporal en vista ventral (tomado de Li C, Wu X-C, Rieppel O, Wang L-T, Zhao L-J (2008) An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature* 456:497–501).

Un corolario metodológico que, aunque evidente, merece la pena recordar. La contrastación de hipótesis saltacionistas a través de hopeful monsters tiene dos áreas principales de actuación. Primero, la evidencia empírica proporcionada por los estudios sobre el desarrollo del organismo en cuestión. Otra herramienta quizás menos directa, pero más general, es el

registro fósil, cada vez más completo y capaz de proporcionar una evidencia temporal de transformaciones morfológicas de gran detalle (véase más adelante la refutación paleontológica de dos de los ejemplos de supuestos hopeful monsters más citados por Goldschmidt).

Las secuencias de transformación de caracteres morfológicos en un modelo jerárquico (hipótesis filogenética) nos permite la contrastación de hipótesis saltacionistas. Esta herramienta es aplicable también, por supuesto, a los seres vivos actuales. En paleontología la herramienta puede ser refinada mediante una síntesis de un modelo jerárquico y otro temporal (cladograma calibrado). Por otra parte, no es posible contrastar hipótesis específicas de hopeful monsters en el registro fósil, solo si el modelo es saltacional o no. En cualquier caso, la evidencia proporcionada por el registro fósil es perfectamente adecuada para la posible refutación de una hipótesis que implique cambios profundos en el plan corporal de un linaje de organismos vivos vía hopeful monsters.

En definitiva, nuestra evidencia empírica actual sobre los hopeful monsters no es muy abundante, lo que podría llevar a pensar que estos fenómenos evolutivos son proporcionalmente escasos, pero reales. La aceptación de la hipótesis saltacionista a través de los hopeful monsters no implica, por supuesto, el rechazo del gradualismo y las micromutaciones, y nunca ha sido así. De hecho, como es sabido, Goldschmidt dedica la mitad de las páginas de su denostado texto de 1940 a la microevolución. Es muy evidente que no se puede ignorar la importancia de las mutaciones menores y que es necesario postular una biología evolutiva en la que se admitan también las macromutaciones tal y como fueron sugeridas por Goldschmidt (Chouard, 2010). El genetista alemán G. Theissen añade: “Sugiero que, lejos de ser escenarios mutamente exclusivos, se requiere tanto evolución gradual como saltacional para explicar la complejidad y diversidad de la vida sobre la Tierra. Desde mi punto de vista, los cambios graduales representan el modo usual de evolución, pero es improbable que sean capaces de explicar todas las innovaciones evolutivas y cambios en los planes corporales. Los cambios saltacionales que implican a los hopeful monsters son probablemente acontecimientos muy excepcionales, pero de gran importancia debido a su capacidad potencial de establecer profundas novedades, a veces resultantes en radiaciones adaptativas...” (Theissen, 2009).

Una penúltima reflexión sobre la figura de Richard Benedict Goldschmidt, su carácter de investigador pionero en lo que son los antecedentes de la moderna evo-devo: “Básicamente, Goldschmidt (1940) se dio cuenta de que las mutaciones pueden tener diferentes efectos fenotípicos o

morfológicos dependiendo de la parte de maquinaria de desarrollo que afecten... Su reconocimiento de que las mutaciones reguladoras pueden tener efectos a gran escala se ha demostrado como una observación muy perspicaz" (Laurichler and Maienschein, 2013). Existe un cierto consenso entre determinados autores de que los resultados de la investigación de Goldschmidt representan uno de los primeros esfuerzos serios para la integración de la genética, el desarrollo y la evolución (Dietrich, 2000; Levinton, 2001; Gould, 2002; Davis et al, 2009).

### **3.3.3 Otto Heinrich Schindewolf (1896-1971) y la paleontología**

Todas las ciencias necesitan hipótesis bien contrastadas, mediante fuentes de evidencia empírica independientes. Esta circunstancia genera la necesidad de asociación, cada vez mayor, de disciplinas científicas que investigan los mismos fenómenos con diferentes fuentes de información (proyectos pluridisciplinares). La biología evolutiva es un buen ejemplo, y dentro de ella, la teoría sintética. La síntesis germana es otro ejemplo posible, pero naturalmente a escala más reducida. Goldschmidt insistió en que sus propuestas saltacionistas, procedentes de sus estudios en genética, tenían un refrendo verificable en el registro fósil: "... (Schindewolf) muestra, a partir de ejemplos de materiales fósiles, que los principales avances evolutivos deben haberse producido en grandes pasos discretos... (Schindewolf) muestra que los numerosos eslabones perdidos en el registro fósil son buscados en vano, porque nunca han existido... Así vemos que los resultados de la paleontología –véase Schindewolf para referencias a otros autores que han llegado a conclusiones semejantes- reivindican la tesis que aquí se ha desarrollado" (Goldschmidt, 1940).

Existe un consenso general en que Otto H. Schindewolf (Fig. 9) es el paleontólogo de mayor influencia en la Alemania de su época y uno de los más importantes investigadores del registro fósil en la primera mitad del siglo XX (Westermann, 1971; Gould, 1993; Levitt and Meister, 2006). Después de la Segunda Guerra Mundial, Schindewolf fue durante un corto periodo de tiempo profesor en la Universidad Humboldt (Berlín). En 1948 se hizo cargo de la cátedra de geología y paleontología de la Universidad de Tübingen, que mantuvo hasta su retiro en 1964. Schindewolf, y otros autores de su época, son evolucionistas que representan una posición alternativa al darwinismo en determinados aspectos del estudio de la historia de la vida. Por ejemplo, en los procedimientos de ordenación de los seres vivos. El paleontólogo alemán, con posiciones típicas de la tipología/morfología idealista, proponía que la sistemática es independiente de la teoría de la descendencia



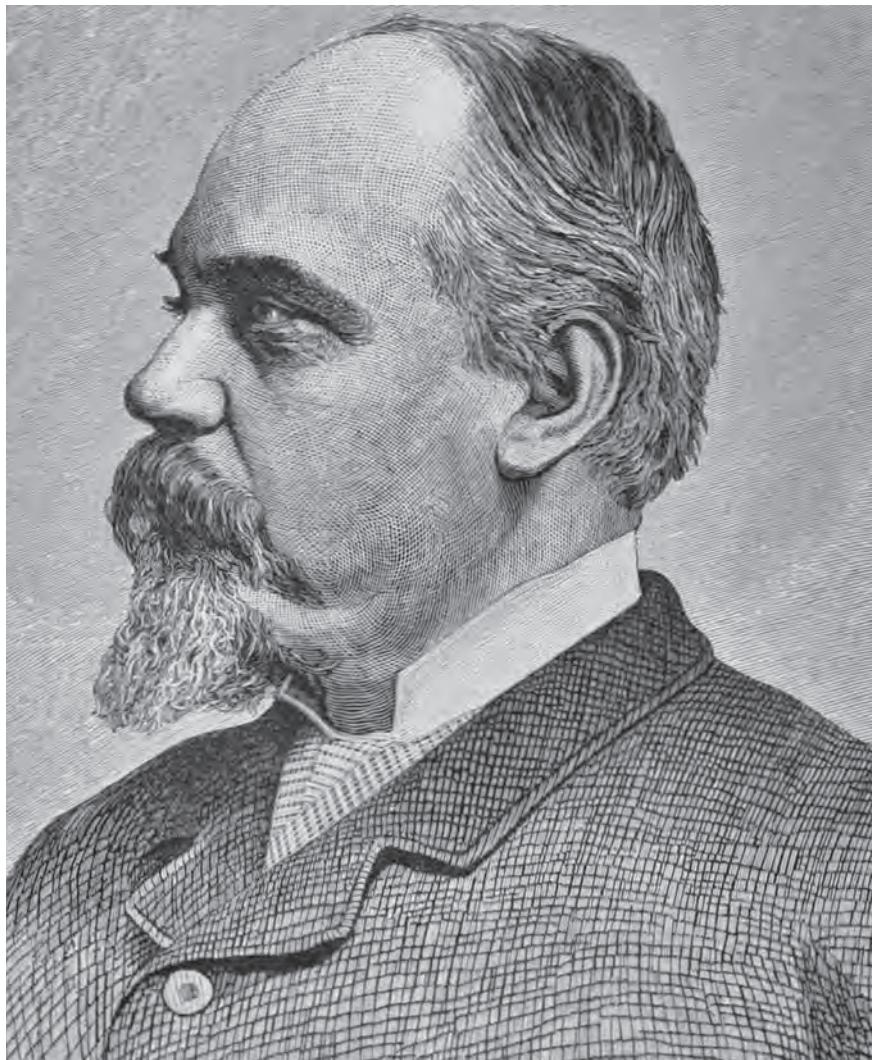
**Fig. 9.** El paleontólogo alemán Otto Heinrich Schindewolf (1896-1971) (ilustración tomada de [http://www.leo-bw.de/web/guest/detail/-/Detail/details/PERSON/wlbbll\\_personen/118755099/Schindewolf+Otto+Heinrich](http://www.leo-bw.de/web/guest/detail/-/Detail/details/PERSON/wlbbll_personen/118755099/Schindewolf+Otto+Heinrich)).

y la filogenia (Wilmann, 2003). El primer objetivo de la sistemática, según Schindewolf, es clasificar hechos morfológicos, no producir hipótesis filogenéticas (Schindewolf, 1962; Levit and Meister, 2006). En definitiva, Schindewolf es un representante de lo que actualmente denominamos análisis fenético, un concepto/herramienta de gran utilidad para estudios en

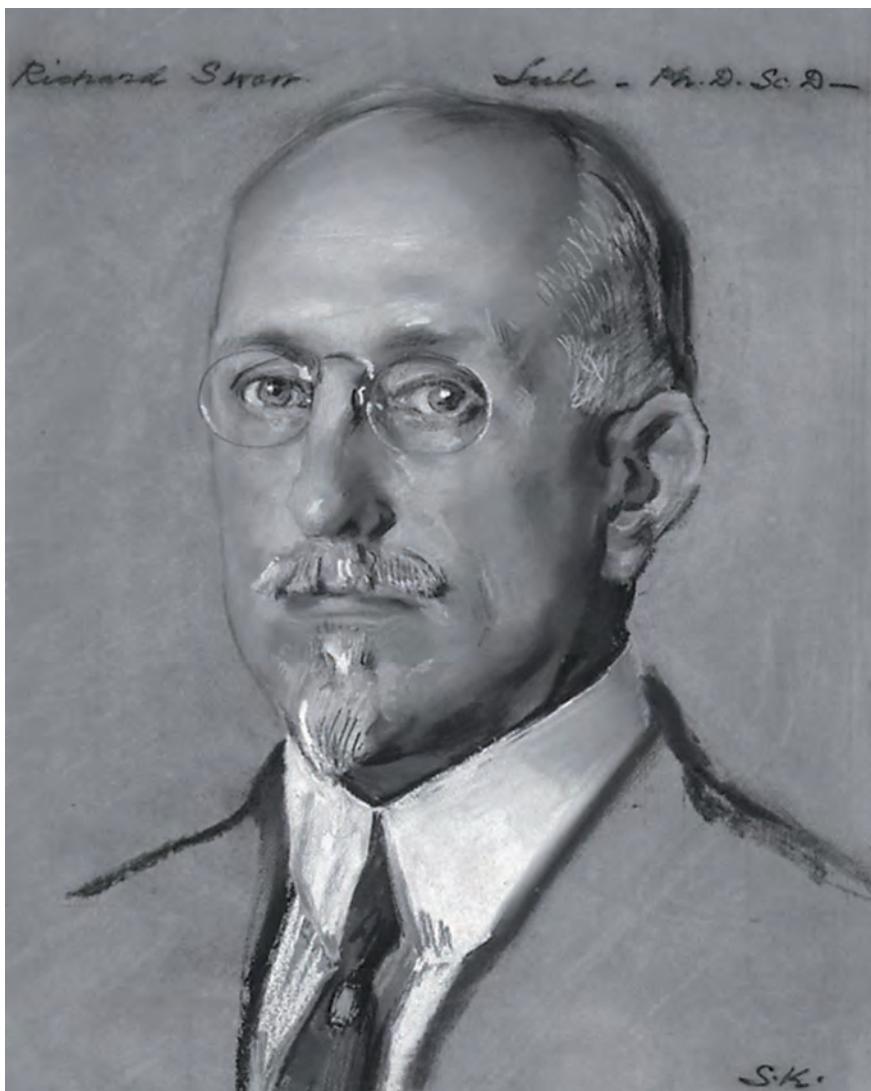
morfología teórica o comparada, pero inadmisible como método de clasificación. De esta forma, no es de extrañar el choque frontal de las propuestas de Schindewolf con la clasificación filogenética neodarwinista. Pero las diferencias entre ambas posturas no se limitan a los modelos jerárquicos sino también, y muy especialmente, a la modelización y procesos del tiempo o ritmo del cambio orgánico. El modelo saltacionista de Schindewolf, como ya se ha comentado, está muy cerca del de Goldschmidt. En realidad la propuesta de Schindewolf combina procesos ortogenéticos con modelos saltacionistas y cílicos (Reif, 1986; Levit et al, 2008). Esta combinación, que en la actualidad nos puede parecer cuestionable, era relativamente común entre los paleontólogos de las décadas en torno a 1900. A continuación vamos a desarrollar los antecedentes del pensamiento de Schindewolf, sus propuestas, y finalmente la significación que tiene el gran paleontólogo alemán en la moderna paleontología evolutiva y la macroevolución.

Los paleontólogos norteamericanos Edward Drinker Cope (1840-1897) y Alpheus Hyatt (1838-1902) (Fig. 10) son dos de los principales fundadores de la denominada Escuela Americana de neolamarckismo (Gould, 1977b, 2002; Bowler, 1983). Una de las propuestas esenciales de esta escuela de pensamiento es su visión del desarrollo evolutivo en correspondencia con las etapas de crecimiento de un organismo individual. El modelo es explicado mediante una interpretación ontogenética, en la que la evolución de un linaje determinado sigue un camino prefigurado, programado internamente. La selección natural tiene una importancia secundaria (Rasser, 2013). El mecanismo implica un uso/desuso de determinados órganos y es de tipo embriológico o epigenético. En 1987 Hyatt formaliza su modelo que habitualmente se conoce como teoría de la edad vieja (“Old Age Theory”) o bien senescencia racial (“Racial Senescence”) según la cual existe una tendencia intrínseca dentro de los linajes evolutivos a desarrollar una organización más compleja antes de degenerar hacia una fase senil que precede a la extinción (Shanahan, 2011). La secuencia de nuevos estadios que se añaden en el desarrollo evolutivo de un linaje durante el curso de su filogenia se produce de forma paralela a la secuencia de estadios de una ontogenia individual (Gould, 1977b). Así, Hyatt propone que la historia de los grupos de organismos vivos tiene tres períodos: una aparición en la que surgen nuevas estructuras o características que se añaden a la organización primitiva, aumentando su complejidad; un segundo periodo de expansión en el que aparecen nuevas formas y especies; por último, una tercera fase regresiva de reducción y pérdida de estructuras surgidas en el primer periodo. Hyatt insiste en que no se trata de una descripción “teórica” (“ideal picture”), sino de la evidencia empírica observada en el registro

fósil (Hyatt, 1897). El paleontólogo norteamericano utiliza como evidencia del registro fósil de los moluscos, especialmente los cefalópodos. Considera que los llamados ammonites “heteromorfos” son representantes típicos de su propuesta de senescencia racial. Por otra parte, el resto de ammonoideos cretácicos de arrollamiento normal también sufren regresiones en la complejidad de las suturas, que se asemejan a las de sus ancestros jurásicos (Hyatt, 1884).



**Fig. 10.** El paleontólogo norteamericano Alpheus Hyatt (1838-1902) (ilustración tomada de [https://pl.wikipedia.org/wiki/Alpheus\\_Hyatt#/media/File:PSM\\_V28\\_D154\\_Alpheus\\_Hyatt.jpg](https://pl.wikipedia.org/wiki/Alpheus_Hyatt#/media/File:PSM_V28_D154_Alpheus_Hyatt.jpg)).

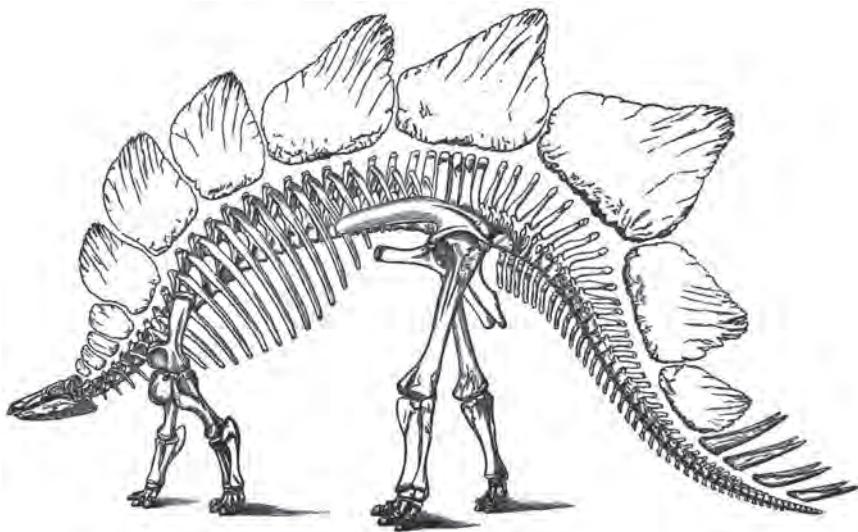


**Fig. 11.** El paleontólogo norteamericano Richard Swann Lull (1867-1957), que denominó a determinados apéndices céfálicos y corporales de algunos dinosaurios como “caracteres filogeronticos” (tomado de [https://en.wikipedia.org/wiki/Richard\\_Swann\\_Lull#/media/File:Richard\\_Swann\\_Lull\\_by\\_William\\_Sergeant\\_Kendall.jpeg](https://en.wikipedia.org/wiki/Richard_Swann_Lull#/media/File:Richard_Swann_Lull_by_William_Sergeant_Kendall.jpeg)).

En su manual “Organic Evolution” (1917) el paleontólogo norteamericano Richard Swann Lull (1867-1957) (Fig. 11) analiza diversos linajes de animales del pasado que presentan evidencias de senescencia racial a través de caracteres filogeronticos (“Phylogenetic Characters”). Estos rasgos son

típicamente tres: aumento relativo de tamaño, aparición de espinas y otras proyecciones dermatoesqueléticas (“Spinescence”) y degeneración física (pérdida de determinadas estructuras ancestrales, como los dientes). Su ejemplo preferido son los dinosaurios. Después de referirse a casos como el del braquiópodo *Productus giganteus* o el cefalópodo *Architeuthis*, Lull comenta el tamaño de *Brontosaurus* o *Brachiosaurus*, y que ambos gigantes vivieron justo antes de la extinción del “suborden” Sauropoda en el Jurásico Superior. Un siglo más tarde sabemos que los saurópodos (incluidos los gigantes) se extinguieron al final del Cretácico. Se conocen incluso restos del género *Alamosaurus* (descubierto en Nuevo México pocos años después de la fecha de aparición del libro de Lull que estamos comentando) hallados pocos metros por debajo del límite Maastrichtiense-Paleógeno (Lehmann and Coulson, 2002). Otro de los ejemplos preferidos de Swann Lull es *Stegosaurus*, que “...presenta caracteres filogerónicos en, al menos, dos sentidos; un rápido incremento de tamaño en relación con otras formas emparentadas y un sorprendente y desmesurado desarrollo de las placas y espinas que realzan el carácter extraño de las más grotesca de las bestias” (Swann Lull, 1917) (Fig. 12). Los rasgos filogerónicos son considerados como estructuras responsables, al menos parcialmente, del incremento en el riesgo de extinción para los linajes portadores de tales caracteres. En la dinosauriología actual no se consideran de carácter inadaptativo el gigantismo o estructuras tales como proyecciones cefálicas u osteodermos proyectados. La interpretación de los dinosaurios bajo el prisma de la teoría de la senescencia racial es, de hecho, una de las características más relevantes que definen el paradigma paleobiológico dinosauriano previo al actual, refutado desde los años 1970 (Sanz, 2007; 2009b). El paradigma actual conocido como el renacimiento de los dinosaurios (“Dinosaur Renaissance”) comenzó con la propuesta de la hipótesis de monofilia para el taxón Dinosauria (Bakker and Galton, 1974). El mismo año John H. Ostrom (1928-2005) retomó la antigua propuesta de T. H. Huxley (1825-1895) sobre el origen aviano de los dinosaurios, que constituye uno de los elementos esenciales del paradigma dinosauriano vigente (Ostrom, 1974). La denominación del nuevo paradigma, y otra de sus principales hipótesis, la singular termorregulación de los dinosaurios, procede de Bakker (1975).

Las propuestas de Hyatt y Swann Lull pueden ser entendidas como precedentes del llamado “Tipostrofismo”, una teoría macroevolutiva propuesta, de forma independiente, por Karl Beurlen (1901-1985) y Otto H. Schindewolf, a partir del estudio del registro fósil de ammonites y corales. El manifiesto tipostrofista fue publicado por Beurlen en 1932: “Es una regla general que el camino evolutivo dentro de un taxón determinado



**Fig. 12.** Hipótesis de reconstrucción esquelética del dinosaurio tireóforo *Stegosaurus*, realizada por el paleontólogo norteamericano Othniel Charles Marsh (1831-1899) en 1891 (tomado de [https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/c6/Stego-marsh-1896-US\\_geological\\_survey.png](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/c6/Stego-marsh-1896-US_geological_survey.png)).

-independiente de si trata de alto o bajo rango- es cíclico. La evolución comienza con una primera fase de amplios fenómenos saltacionales y creación explosiva de formas. Sigue un periodo de continuidad ortogenética, que es direccional, que tiene un propósito y no produce nuevos tipos de formas. Finalmente, una fase de degeneración y desintegración de formas conduce a la extinción” (fide Reif, 1993). De manera que uno de los rasgos más definitorios del modelo macroevolutivo tipoostrofista es la ciclicidad. Schindewolf reconoce la propuesta de Beurlen y define también tres periodos para los que propone una denominación específica. Primero una fase de tipogénesis, considerada como un breve periodo de desarrollo de formas diferentes. Así, aparecen rápidamente incluso de manera explosiva, un número determinado de nuevas organizaciones estructurales o tipos en grandes pasos de “transformación”. La fase siguiente, o tipoestasis, supone una elaboración y diversificación progresivas que no afecta el diseño básico estructural del primer periodo. Esta fase es mucho más larga que la anterior, y también que la tercera, llamada tipolisis o disolución de tipos, con la que se cierra cada ciclo evolutivo. Se caracteriza por numerosas evidencias de degeneración y decadencia. Dos aspectos visibles de esta fase son la aparición de fenómenos de superespecialización y gigantismo. Todas estas características son indicadoras de que se acerca la extinción del linaje



**Fig. 13.** *Archaeopteryx lithographica*, del Jurásico Superior de Solnhofen (Bavaria, Alemania). Ejemplar depositado en el *Museum für Naturkunde*, Berlín.

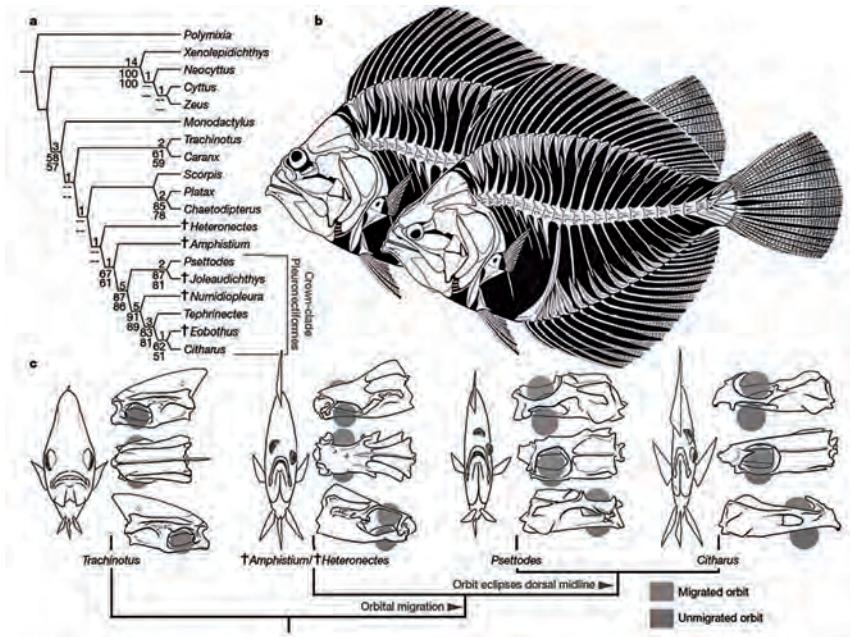
(Schindewolf, 1950, traducción al inglés de 1993). Otra característica propia del tipostrofismo es la ortogénesis. Así como el modelo cílico es común a las propuestas de Beurlen y Schindewolf, no así los procesos propuestos por cada uno de estos dos autores. Ambos, por supuesto, de tipo ortogenético, internalista, pero muy diferentes. Beurlen es un vitalista, alguien que cree



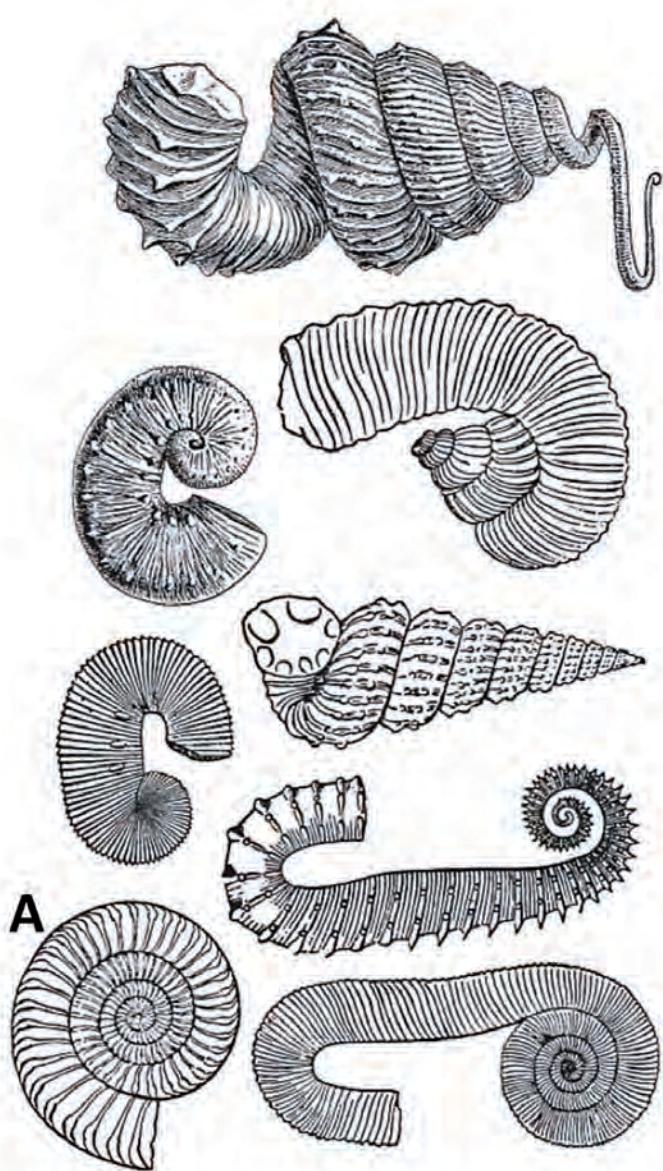
**Fig. 14.** *Iberomesornis romerali*, del Cretácico Inferior de Las Hoyas (Cuenca, España). Holotipo del Museo de Paleontología de Castilla-La Mancha en Cuenca.

básicamente en una separación infranqueable entre las ciencias de la materia animada y la inanimada. Beurlen, y otros autores, son un claro exponente de lo que se ha denominado la biología aria, que rechaza, por ejemplo, la aproximación darwinista por materialista, mecanicista, reduccionista y externalista (Rieppel, 2012). Schindewolf tampoco era obviamente un externalista, pero rechazaba el “misticismo” de Beurlen. El paleontólogo alemán propone que: “...no es el punto final conceptual, sino el punto concreto de partida el que determina y produce la orientación de la evolución. Tal punto de vista puede ser basado en mecanismos causales reales, sin relación con ningún tipo de principios místicos. La explicación se basa en el hecho de que el conjunto de rudimentos en los primeros representantes de cada linaje determinan ampliamente la evolución posterior, y que los siguientes pasos diferenciales implican un progresivo estrechamiento del potencial creativo evolutivo” (Schindewolf, 1950, traducción al inglés de 1993). Es decir, en términos actuales, diríamos que Schindewolf proponía que la historia evolutiva de un linaje tiene restricciones (“constraints”) producidas en las primeras etapas de desarrollo de los ancestros.

El tercer rasgo definitorio de la teoría tipostrófica es el saltacionismo. Schindewolf creía que la teoría sintética no había resuelto del problema del origen evolutivo de los planes corporales (“Baupläne”) discretos de los taxones de rango elevado. El paleontólogo alemán enfatiza que los puentes adaptativos entre dichos planes corporales no pueden ser imaginados y, sin embargo, dichos planes tienen una gran estabilidad evolutiva (Reif, 1993). Schindewolf propone que los clados mayores se originaron por saltos simples, como podría deducirse de la ley de Von Baer: cuanto más fundamentales son las diferencias entre dos taxones, antes se establecieron en la ontogenia (Schoch, 2010). De manera que los taxones de rango elevado tienen que haber aparecido mediante un cambio saltacional en los procesos de desarrollo temprano. Schindewolf escribió que la primera ave apareció de un huevo de reptil, refiriéndose a la manifiesta discontinuidad estructural entre *Archaeopteryx* (Fig.13) y sus descendientes actuales, el grupo corona de las aves (Neornithes). Una diferencia muy evidente entre el ave jurásica y las actuales es el carácter plesiomórfico de la serie caudal de *Archaeopteryx*, frente a la condición derivada de la misma estructura en neornitas, consistente en unas pocas vértebras caudales libres y un pequeño pigostilo. Pero el registro



**Fig. 15.** El estudio del registro fósil indica que los profundos cambios macroevolutivos que aparecen en los cráneos de lenguados y formas afines (Pleuronectiformes) han sido de naturaleza gradual (tomado de Friedman,M (2008). The evolutionary origin of flatfish asymmetry. *Nature* 454: 209–212).

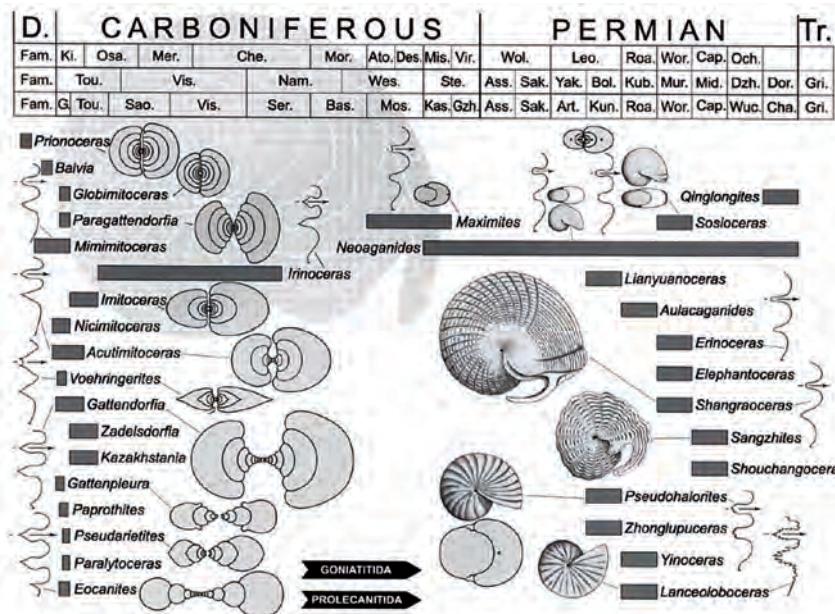


**Fig. 16.** Esquemas de diversos morfotipos de ammonoideos mesozoicos. A partir de ancestros planiespirales (como el del caso A) se ha desarrollado históricamente una elevada disparidad de morfotipos no planiespirales, u otros parámetros no comunes de arrollamiento, que tradicionalmente se han denominado “heteromorfos” (tomado de McGowran, B. (2013) Organic Evolution in Deep Time: Charles Darwin and the Fossil Record. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 137:2, 102-148).

fósil refuta la interpretación de *Archaeopteryx* como un hopeful monster. La primera evidencia en este sentido fue hallada en el Cretácico Inferior español. Se trata del género *Iberomesornis*, que posee una zona caudal que puede ser considerada estructuralmente como “transicional” entre la de *Archaeopteryx* y la de las aves actuales (Fig. 14), con implicaciones en nuestro conocimiento del desarrollo del vuelo aviano moderno (Sanz et al, 1988; Sanz et al, 2002). *Archaeopteryx* también fue un ejemplo de hopeful monster repetidamente citado por Goldschmidt, así como los peces planos (lenguados y formas afines, Pleuronectiformes) (Goldschmidt, 1933, 1940). El registro fósil también refuta la hipótesis de hopeful monsters para estos peces demersales (Friedman, 2008; Zimmer, 2008) (Fig. 15).

Ya se ha comentado que tanto Beurlen como Schindewolf basaron la teoría macroevolutiva tipostrófica en el estudio del registro fósil de ammonites y corales. Al igual que Hyatt, Schindewolf detalla un ejemplo de tipolisis en los ammonoideos heteromorfos triásicos y cretácicos (Fig.16). Incluso interpreta mediante la aproximación tipostrófica la historia evolutiva de “anfibios” y “reptiles” basada en un romerograma del propio Romer (1947). Diversos ammonitólogos han refutado, desde la segunda mitad del siglo XX, la interpretación tipostrofista del registro de los ammonideos. Wiedmann (1969) rechaza el concepto de tipolisis en el desarrollo de los ammonites heteromorfos, defendiendo el éxito evolutivo de estos cefalópodos, que no pueden ser considerados como degenerados. Más recientemente otro ammonitólogo alemán (Korn, 2003) admite que algunas configuraciones de modelos temporales en ciertos linajes de ammonoideos pueden sugerir un desarrollo evolutivo en tres fases. No obstante, Korn concluye que en términos de la evolución de los ammonoideos paleozoicos, no existe base para la defensa de la teoría tipostrófica (Fig.17). El modelo saltacionista está alterado por nuestra falta de conocimiento de formas intermedias y la ortogénesis solo puede ser postulada si se rechazan las posibles hipótesis funcionales de determinados caracteres morfológicos. De manera que autores como Wiedmann o Korn se han manifestado claramente en contra del tipostrofismo. Sin embargo, en los últimos años, otro paleontólogo alemán, Adolf “Dolf” Seilacher (1925-2014) ha postulado hipótesis que, con las salvedades oportunas, pueden ser consideradas como inspiradas en el tipostrofismo, aunque dentro del paradigma neodarwinista.

Adolf Seilacher es uno de los paleontólogos más brillantes del siglo XX. Es sobre todo conocido por su propuesta integradora, para el análisis de la forma orgánica conocida como “morfología construccional” (“Konstruktionsmorphologie”) y sus aportaciones en la parataxonomía e interpretación de las huellas fósiles (paleoicnología) (Briggs, 2014; De Renzi y



**Fig. 17.** Evolución de los ammonoideos prionocerátidos. Si se observa de modo superficial, se pueden reconocer los tres estadios tipostróficos: tipogénesis (diversificación rápida del grupo inmediatamente después del límite Devónico-Carbonífero), tipoestasis (evolución lenta del grupo durante el Carbonífero), y tipolisis (evolución rápida con formas extrañas en el Pérmico y siguiente extinción de todo el grupo). Sin embargo, este modelo solo es válido si se excluyen otros ammonoideos carboníferos y pérmicos (órdenes Goniatitida, Prolecanitida, y Ceratitida). (Pie de figura y figura tomados de Korn, D. (2003). Typostrophism in Palaeozoic ammonoids? *Paläontologische Zeitschrift*, 77: 445-470).

Márquez-Aliaga, 2014). Seilacher sugiere que el concepto de tipolisis puede ser mantenido como modelo macroevolutivo, pero sustituyendo los procesos ontogenéticos por otros ambientalistas, la selección natural. Seilacher argumenta la existencia de periodos que denomina edades doradas (“golden ages”) que preceden a todas las extinciones en masa de los tiempos fanerozoicos (Seilacher, 1998; 2013a; 2013b; Seilacher and Gishlick, 2014). Estas edades se caracterizan por la aparición de una enorme diversidad de formas que se “desvían” de sus planes corporales básicos. El caso de los ammonoideos heteromorfos es de nuevo citado como un ejemplo característico, aunque Seilacher denomina heteromorfo a cualquier organismo vivo que diverja en alto grado de sus características plesiomórficas. Pero donde Schindewolf ve decadencia y senectud, Seilacher interpreta especialización extrema. Las etapas, o pasos evolutivos efectuados

por un clado determinado, deben ser interpretadas como un aumento de aptitud (“Fitness”). Por lo tanto, incluso las morfologías más extremas deben ser interpretadas como bien adaptadas a una forma de vida determinada dentro de un ambiente dado. Las divergencias morfológicas a partir de un bauplan deben indicar un nicho especializado, la desviación extrema (heteromorfos) ha de ser interpretada como alta especialización, y son las formas que se extinguen con mayor rapidez y facilidad en un fenómeno de crisis biótica masiva. De modo que la especialización tiende a aumentar la vulnerabilidad. Son formas tan íntimamente relacionadas con un nicho particular que cualquier cambio ambiental puede afectar a su capacidad de sobrevivir. En un acontecimiento catastrófico global (impacto meteorítico, grandes erupciones volcánicas, cambios eustáticos, etc.) los heteromorfos serán los más afectados, mientras que otros linajes con forma de vida menos especializada podrán afrontar la crisis biótica con más garantías. En definitiva, la especialización puede aumentar la vulnerabilidad por las reducciones en los tamaños de nicho, que pueden suponer “talones de Aquiles” (“Achilles’ Heels”) fatales para hacer frente a una determinada perturbación ambiental (Seilacher, 2013a).

Las edades doradas ocurren en períodos de relativa estabilidad ambiental y Seilacher sugiere que cada crisis de extinción masiva ha sido precedida por un largo periodo de efecto invernadero. Estos períodos permiten a la optimización darwiniana (selección natural) sobreponer los límites construccionales de cada plan corporal. “La interacción entre la diversificación darwiniana y la contra-evolución producida por las extinciones resulta en historias de clado en cascada, que se parecen a ciclos de vida individuales sin ningún soporte teleonómico” (Seilacher, 2013b). Con esta frase el paleontólogo alemán plantea claramente su adhesión al modelo de tipolisis de Schindewolf pero no a sus explicaciones teleonómicas (Fig.18).

Otros autores, como Vogel y Rieppel, han sugerido que existen relaciones conceptuales entre la teoría tipoestrófica de Schindewolf y la del equilibrio intermitente (“punctuated equilibrium”, Eldredge and Gould, 1972; Gould and Eldredge, 1977). De hecho, parece que la segunda fase tipoestrófista (tipoestasis) sugiere un patrón comparable al periodo de estasis del modelo del equilibrio intermitente. Para Reif estas posibles relaciones son solo superficiales (véase Korn, 2003). Por su parte, Gould no cree que la teoría tipoestrófica ofrezca muchas soluciones para nuestra investigación en mecanismos (procesos), aunque afirma que describe un patrón común que tendremos que explorar en otros escenarios causales (Gould, 1993).



**Fig. 18.** El paleontólogo alemán Adolf “Dolf” Seilacher (1925-2014), quien afirmaba que los ammonoideos eran para la paleontología lo que las moscas del vinagre para la genética, por su gran diversidad, disparidad y abundancia en el registro fósil (foto de Anthony Martin en Suiza, 2003, tomada de [http://fossilsandinvertebrates.blogspot.com.es/2016\\_04\\_01\\_archive.html](http://fossilsandinvertebrates.blogspot.com.es/2016_04_01_archive.html)).

### **3.4 El “endurecimiento de la síntesis moderna” (“The Hardening of Modern Synthesis”)**

#### **3.4.1 Introducción**

Como hemos visto, la influencia conceptual y metodológica de la síntesis germana ha sido mínima en el desarrollo histórico de la biología evolutiva. Probablemente solo es relativamente destacable el caso de Alemania, a través de la figura central de Schindewolf. El neodarwinismo sintético se impuso finalmente como único paradigma ortodoxo en el estudio de la historia de la vida, partiendo de una trama conceptual más pluralista y versátil que la predominante desde finales de los años 1940. En este sentido de pluralidad, uno de los científicos más citados es Julian Sorell Huxley (1887-1975), autor de “Evolución: la síntesis moderna” (“Evolution: the Modern Synthesis”, 1942). En este influyente texto Huxley destaca el carácter pluri-disciplinar de la biología evolutiva, apelando al concurso de numerosas disciplinas científicas, como la genética, ecología, paleontología, embriología, sistemática, biogeografía o la geología, entre otras. De hecho, Witteveen (2011) afirma que “...a diferencia de otros autores de la síntesis, Huxley era muy cauteloso para la propuesta de declaraciones radicales sobre la base de moscas de la fruta en un laboratorio de Nueva York o aves en el sudoeste del Pacífico”.

Según Gould (1983a, 2002) esta postura pluralista de algunos de los llamados “arquitectos” de la síntesis moderna, e incluso del propio Darwin, dio paso a posiciones más “atrincheradas” a las que denomina el endurecimiento de la síntesis moderna (“The Hardening of the Modern Synthesis”). Este endurecimiento de los neodarwinistas sintéticos se produjo a finales de los años 1940. Se trata de un fenómeno histórico referido por numerosos autores (Delisle, 2011; Witteveen, 2011; Deepw and Webber, 2013; Pérez Sheldon, 2014; Bokma, 2015). El cambio de planteamiento consistió en pasar de actitudes iniciales con cierto pluralismo a proponer que la selección natural era virtualmente el único proceso que produce el cambio orgánico. Incluso un concepto como la deriva genética (“Genetic Drift”) de Sewall Wright llegó a considerarse un mero proceso auxiliar de la selección natural, una especie de recurso secundario dirigido a la exploración de nuevos picos adaptativos. En definitiva, el fenómeno del endurecimiento de la síntesis moderna comienza mediante el consenso para explicar cualquier fenómeno evolutivo, a cualquier nivel, mediante un único punto de vista, el de la genética. La identificación del agente responsable de los cambios en las frecuencias génicas era una cuestión debatida: podría ser la selección natu-

ral, la deriva genética o alguna otra forma de restricción (Witteveen, 2011). Pero a partir de finales de la década de 1940 el neodarwinismo sintético se hizo esencialmente adaptacionista. Respetados manuales de sus principales autores, como Dobzhansky, Simpson o Wright, expresaron posiciones adaptacionistas en sus últimas ediciones. Las razones de este fenómeno no parecen claras. Gould argumenta que no existía un aumento de evidencia empírica suficiente como para profundizar la “trinchera” adaptacionista. El paleontólogo norteamericano opina que se trata de una especie de inercia cultural asociada a ciertos “estilos nacionales”, que procede del siglo XVIII y, a través de Darwin, llega al siglo XX (Gould, 1983a).

El concepto neodarwinista de adaptación, en el sentido del término en los años 1960-70, fue formalizado por George C. Williams (1926-2010) (Larson, 2016). En su expresión más simple puede definirse como una estructura o patrón de comportamiento que aparece mediante la selección natural, con una función biológica determinada (Williams, 1966). Williams es el responsable de un principio reduccionista que sugiere que los fenómenos adaptativos deberían ser considerados en el nivel de complejidad biológica más bajo capaz de explicar los datos, es decir, los genes. A partir de esta propuesta surge una de las ideas más populares y radicales de la teoría de síntesis: el gen egoísta (“The Selfish Gene”), R. Dawkins (1976), que Gould (1994) denominó hiperdarwinismo (“Hyperdarwinism”).

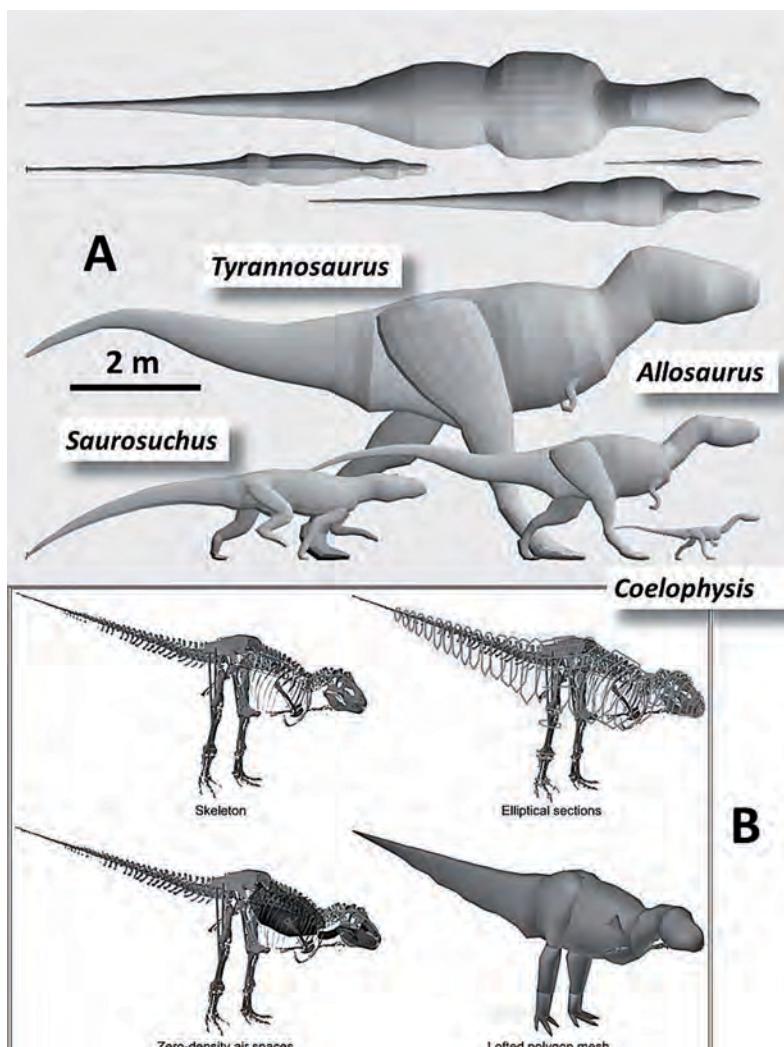
El radicalismo adaptacionista, fuertemente cuestionado por una famosa publicación de Gould y Lewontin (1979) fue denominado por estos autores programa adaptacionista (“Adaptacionist Program”). Las características de los organismos vivos actuales eran frecuentemente consideradas como adaptativas a priori, usando el argumento de que la población se habría extinguido sin esa capacidad funcional. La selección natural actúa sobre las generaciones sucesivas para eliminar las desviaciones estructurales de la morfología óptima. De esta forma el programa adaptacionista se basa en un conjunto de conceptos pertenecientes al idealismo científico. La forma de los organismos vivos era arbitrariamente dividida en caracteres, sin hipótesis robustas de homología y filogenia (Gould and Lewontin, 1979; Larson, 2016). Una comparación divertida de esta narrativa adaptacionista (“Adaptive Storytelling”) son las enjutas (“Spandrels”) de la catedral de San Marcos, en Venecia. Este elemento arquitectónico es un subproducto derivado de un determinado diseño arquitectónico. Muchos rasgos morfológicos o etológicos pueden ser simplemente “spandrels”, es decir, características adquiridas fuera de los procesos de selección natural. Dicho de otra forma, estas características son subproductos de los procesos adaptativos. Una declaración importante: la negación del programa adaptacionista no

supone, naturalmente, la formulación de las más mínima duda sobre la realidad de la selección natural y los modelos y procesos adaptativos. Solo se cuestiona la universalidad de interpretaciones adaptativas en el análisis de la forma de los organismos vivos. Un valioso manual español de zoología evolutiva define a la ciencia que investiga los metazoos como el estudio de las causas históricas y actuales que explican la diversidad y organización de los animales y sus estructuras adaptativas (Díaz y Santos, 1998). Ni siquiera una pequeña alusión a la más mínima sospecha de que puedan existir estructuras orgánicas fuera de las explicaciones adaptativas.

Gould y Lewontin también llaman al programa adaptacionista paradigma panglossiano (“Panglossian Paradigm”). El término está basado en un personaje de la sátira de Voltaire “Candide” (1759). El Dr. Pangloss está convencido de que “las cosas no pueden ir de otra manera que de la forma en que se producen... Todo se hace por el mejor de los fines. Nuestras narices fueron hechas para llevar anteojos, y de esta forma, tenemos anteojos. Las piernas están hechas para los calzones, y claramente llevamos calzones” (Gould and Lewontin, 1979; Bokma, 2015). Uno de los casos más conocidos de panglossianismo es la sorprendente reducción en el tamaño relativo de las extremidades anteriores del dinosaurio terópodo cretácico *Tyrannosaurus rex*. Gould y Lewontin (1979) anotan el texto de la cartela que proporcionaba información sobre este dinosaurio en el “Museum of Science” en Boston: “... cómo usaba *Tyrannosaurus* sus patas diminutas anteriores es un misterio, eran demasiado pequeñas e incluso como para alcanzar su boca. Debe haberlas usado para poder levantarse de una posición de descanso”. Gould y Lewontin no dudan de que un *Tyrannosaurus* macho podría haber utilizado sus manos de dos dígitos para alguna función, incluso la de excitar a las hembras. Si se tratara de estructuras de neoformación sería razonable investigar alguna función. Pero, en realidad, se trata del producto reducido de homólogos de función convencional en ancestros, como por ejemplo *Allosaurus*. De manera que no consideran necesario una explicación adaptativa explícita de la reducción apendicular. Se trata probablemente de una correlación en el desarrollo de campos alométricos por el relativo incremento en el tamaño de la cabeza y las extremidades posteriores. Esta hipótesis no adaptativa puede ser contrastada por métodos alométricos convencionales y “... nos parece más interesante y fructífera que especulaciones no contrastables basadas en una función secundaria en el mejor de los mundos posibles” (Gould and Lewontin, 1979).

Como hemos visto, las hipótesis funcionalistas clásicas para las extremidades anteriores de *T. rex* han sido la posibilidad de levantarse a partir

de una posición de descanso (Newman, 1970), o incluso la de ayuda a la cópula (Osborne and Brown, 1906). En las últimas décadas algunos dinosauriólogos han seguido discutiendo sobre los bracitos de los tiranosaurios. La propuesta funcionalista actual más difundida es que las extremidades servirían para sujetar a las presas. Esta hipótesis está basada en un análisis detallado de la artrología y miología de la extremidad anterior del gran terópodo del Cretácico Superior (Carpenter and Smith, 2001). Carpenter y Smith proponen que sus observaciones indican que las extremidades anteriores de *Tyrannosaurus* no se pueden considerar como un órgano vestigial, ya que debían tener una función evidente para evitar la huida de las presas. No obstante, no es lo mismo vestigial que sin utilidad. Un órgano puede ser vestigial y tener alguna función como, por ejemplo, entre muchos otros casos, las alas de los avestruces (Rice, 2007). De hecho, como ya apuntan Gould y Lewontin (1979), una de las cuestiones más significativas de esta problemática es la necesidad de discernir entre función y origen. Las extremidades anteriores de los tiranosaurios pudieron ser utilizadas para funciones diversas, pero parece improbable que su pequeño tamaño relativo y reducción del número de dígitos estuvieran asociados a una presión de selección determinada. *Tyrannosaurus* tiene un cráneo peramórfico, probablemente relacionado con los procesos de incremento de tamaño de las extremidades posteriores. Las reducidas extremidades anteriores están, por tanto, probablemente relacionadas con procesos pedomórficos (Long and McNamara, 1997; McNamara and Long, 2012). Por otra parte, los dinosaurios terópodos de gran tamaño debían tener determinadas restricciones en su dinámica locomotora. Las tendencias filogenéticas de incremento de tamaño muestran un modelo que minimiza el aumento de la inercia de rotación en las especies mayores. Se expresa en una concentración diferencial de masa corporal sobre las caderas y el tronco (Henderson and Snively, 2004) (Fig.19A). Unas extremidades anteriores relativamente grandes incrementarían, probablemente, la inercia de rotación del dinosaurio. Henderson y Snively proponen que el mismo análisis realizado en arcosaurios carnívoros cuadrúpedos indica cambios en las proporciones corporales muy cercanos a las que predice un modelo isométrico. Recientemente se ha realizado un escaneado de diversos ejemplares de *T. rex* montados en diferentes museos, que ha proporcionado una reconstrucción de los volúmenes del animal en vida (Fig.19B). Los resultados confirman algunas de las conclusiones de Henderson and Snively: el tórax se hace mayor y más pesado durante la ontogenia de *T. rex*. Además, las extremidades anteriores de los adultos se reducen claramente con respecto a las dimensiones de los juveniles (Hutchinson et al., 2011).



**Fig. 19.** A: Vistas lateral y dorsal de la modelización de los volúmenes corporales en diferentes arcosaurios carnívoros (modificado de Henderson, D. M. and Snively, E. (2004). *Tyrannosaurus* en pointe: allometry minimized rotational inertia of large carnivorous dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271 (3): S57–S60). B: Resultados del escaneado de un esqueleto de *Tyrannosaurus*: arriba, a la izquierda, reconstrucción esquelética virtual; a la derecha el esqueleto con los trazados elípticos que definen los límites de la forma externa. Abajo, a la izquierda, espacios aéreos que representan a la faringe, senos, pulmones y sacos aéreos; a la derecha, reconstrucción corporal para la estimación de la masa (tomado de Hutchinson, J. R., Bates, K. T., Molnar, J., Allen, V., and Makovicky, P. J. (2011). A Computational Analysis of Limb and Body Dimensions in *Tyrannosaurus rex* with Implications for Locomotion, Ontogeny, and Growth. *PLoS ONE*, 6(10), e26037).

### **3.4.2 El poliedro de Galton**

Como hemos visto, la crítica de Gould y Lewontin al adaptacionismo radical está basada en la necesidad de que la biología evolutiva adopte puntos de vista relacionados con las restricciones impuestas por los factores filogenéticos, del programa de desarrollo y de la arquitectura general de los organismos vivos. Es decir, patrones internalistas (“internalists”) como complemento necesario para la formulación de hipótesis alternativas a las externalistas (“externalists”), ambientalistas (“environmentalists”) o adaptacionistas (“adaptationists”) asociadas a la tradición darwinista (Gould, 2002). Estos procesos se reúnen en el factor evolutivo que Gould (1977c) llama motor (“motor”) o modo (“mode”) del cambio histórico de los organismos vivos. Otro factor importante del cambio orgánico ha sido ya comentado en este texto. Gould (1977c) lo denomina ritmo del cambio (“tempo of change”) y plantea básicamente la dicotomía clásica entre saltacionistas y gradualistas. La combinación internalismo/saltacionismo fue modelizada en la segunda mitad del siglo XIX por Francis Galton (1822-1911), famoso erudito primo de Darwin. El modelo fue denominado poliedro de Galton (“Galton’s polyhedron”) por Gould and Lewontin (1979) (Fig.20). Imaginemos una bola de billar frente a un poliedro de n caras. Una bola esférica perfecta representa la variación darwiniana isotrópica. La trayectoria de la bola depende del taco de billar, que representa la selección natural, y de las características de la superficie de la mesa (ambiente local). El tapete de la mesa puede tener depresiones, pliegues determinados o zonas más desgastadas que otras, que representan direcciones favorecidas por el ambiente externo. El taco proporciona la propulsión y la bola rueda sin ningún control interno (ambientalismo). En el caso del poliedro el taco no establece la dirección del movimiento, o al menos solo puede empujar de forma efectiva en un número limitado de trayectorias establecidas por la configuración de sus caras. Solo determinadas vías internas de cambio (restricciones) son posibles (internalismo), incluso aunque siempre sea la selección natural la que inicie el proceso de movimiento del poliedro. Sus caras representan, además, el carácter discontinuo del proceso (saltacionismo) frente a la continuidad de la bola de billar (gradualismo) (Gould, 2002).

### **3.4.3 Simpson y la evolución cuántica**

Algunos autores opinan que el papel de la paleontología en la síntesis moderna, durante los años 1940-50, fue simplemente el de asegurarse que el registro fósil no contradecía las conclusiones de la genética de poblaciones

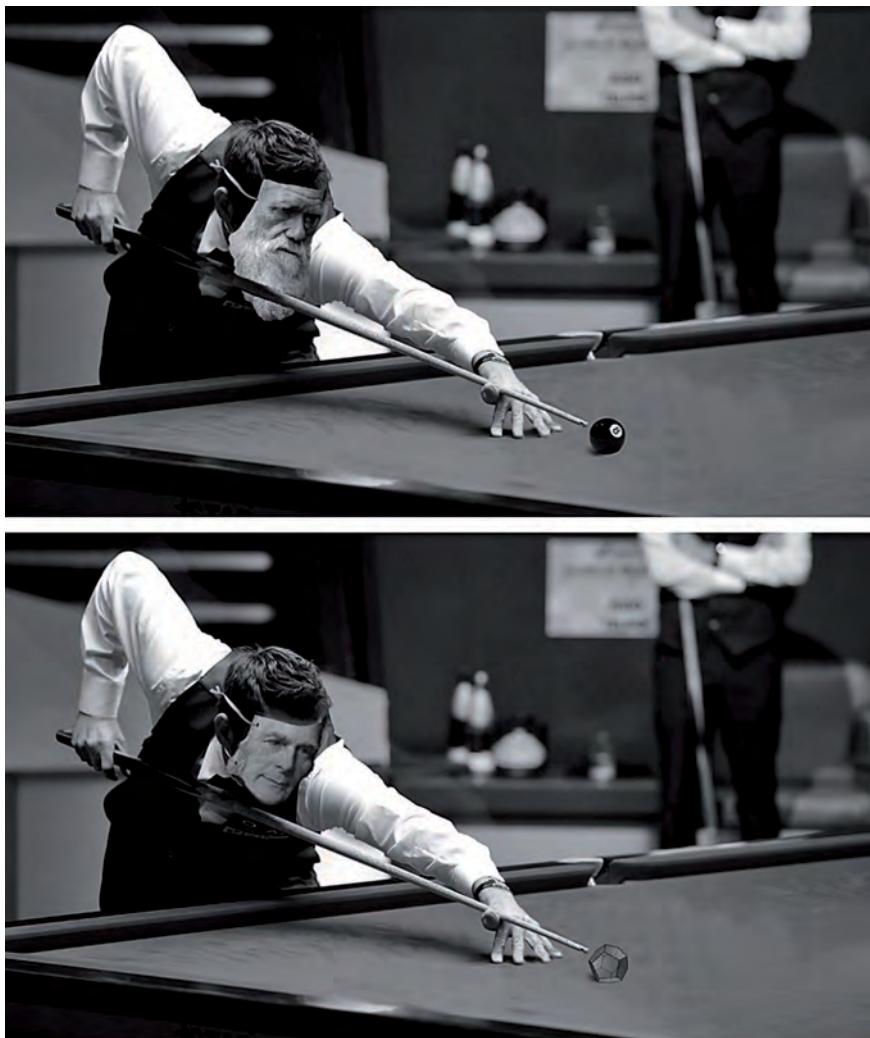


Fig. 20. Metáfora del poliedro de Galton. Arriba, la combinación gradualista-externalista. Abajo, la saltacionista-internalista. Fotomontaje de Paloma Banderas.

(Delisle, 2011). Su papel esencial habría sido la refutación del saltacionismo desde la evidencia empírica paleontológica (Wuketits, 2015). Ambas opiniones, y otras semejantes, parecen demasiado simplistas e indudablemente injustas para la gran labor realizada por George Gaylord Simpson (Fig. 21). Por supuesto, el paleontólogo de vertebrados norteamericano es normalmente reconocido como uno de los forjadores de la síntesis moderna. Admitiendo esta premisa, vamos a comentar la propuesta de que Simpson también puede ser considerado, al menos en



**Fig. 21.** El paleontólogo norteamericano George Gaylord Simpson (1902-1984), uno de los mayores renovadores conceptuales del estudio del registro fósil (foto tomada de <http://www.ibamendes.com/2010/05/darwin-esporte-clube-rs.html>).

ciertos aspectos, como un precursor de la revolución paleobiológica que se desarrolló durante los años 1960-70.

Una de las ideas simpsonianas recurrentes es la íntima relación entre tiempo/registro fósil y las características especiales que confiere este binomio a la investigación de la historia de la vida. “La evidencia histórica pertenece a dos tipos principales, que son menos diferentes de lo que

pudiera pensarse a primera vista. En uno de los casos podemos observar el resultado de la historia en un tiempo determinado e inferir los eventos y procesos que han producido ese resultado. En el otro caso, observamos estadios sucesivos y seguimos el curso del cambio a través del tiempo. El método comparativo, basado esencialmente en la evidencia de un único punto en el tiempo, se aplica perfectamente tanto en el presente como en el pasado.” (Simpson, 1960). El famoso lema simpsoniano “¡confía en el registro fósil!” (“trust the fossil record!”) ha sido fuente de inspiración para los paleontólogos durante décadas. De esta forma Simpson se enfrentaba a uno de los sambenitos que el estudio del registro fósil ha arrastrado desde los tiempos de Lyell/Darwin: su supuesta falta de fiabilidad. La paleontología ha aprendido a controlar las lagunas (que son reales, claro) del registro de la vida estudiando la naturaleza de los fósiles y los procesos tafonómicos. Por otra parte, el incremento en el hallazgo y estudio de documentos procedentes de organismos vivos presentes en la litosfera ha aumentado de forma espectacular. No se puede imaginar lo que será el tamaño del registro fósil conocido a un siglo o dos de distancia y lo que significará en el aumento de precisión en el conocimiento de la historia de la vida.

Los avances actuales en el conocimiento del registro fósil, más el desarrollo de conceptos y herramientas macroevolutivos en general, han permitido mejoras notables en nuestra información sobre la evolución de la materia viva. No solo en su parte descriptiva (modelos) sino también en sus aspectos explicativos (procesos). La aproximación paleontológica a los dos factores evolutivos pautas/mecanismos fue desarrollada por Simpson. Tradicionalmente se consideraba que la paleontología puede documentar la contingente historia de la vida pero no puede actuar como un dominio de las novedades de la teoría evolutiva. G. G. Simpson trató de combatir este punto de vista que considera el estudio del registro fósil como teóricamente inerte, con un brillante argumento, en su obra clásica “Tiempo y modo en evolución” (“Tempo and Mode in Evolution”, 1944). Los dos temas del título de su ensayo se incluyen en un único dominio paleontológico, ya que los modos (procesos y causas) pueden ser inferidos del estudio cuantitativo de los tempos o ritmos (modelos) (Gould, 1994).

De manera que la propuesta de Simpson es utilizar únicamente evidencia empírica del registro fósil para inferir procesos en los modelos, y de esta forma desarrollar el estudio de los mecanismos evolutivos exclusivamente desde la macroevolución. Uno de los ejemplos más conocidos de este planteamiento es la propuesta de Simpson para la clasificación básica de los procesos evolutivos en tres categorías (Simpson, 1944; Gould, 1994; Caín, 2009). La primera es la especiación (“speciation”), o diferenciación gradual

de un grupo de n especies, que no forma parte de forma significativa de las tendencias evolutivas u otros fenómenos a gran escala. Por otro lado la evolución filética (“Phyletic evolution”) es la categoría responsable de la evolución direccional y las tendencias evolutivas, y estaría relacionada con una gran mayoría de los modelos y procesos verificables en paleontología. Por último, Simpson denominó evolución cuántica (“quantum evolution”) a las transiciones evolutivas de mayor escala, surgidas cuando una pequeña población aislada, con un flujo genético interrumpido, fija una combinación génica inusual. Es decir, la evolución cuántica simpsoniana es una verificación de la deriva genética de Sewall G. Wright (1889-1988) sobre el registro fósil. Por tanto, la evolución cuántica permitiría la conquista de un nuevo pico adaptativo (mediante selección natural) a través de una fase inicial inadaptativa (deriva genética).

La hipótesis de la evolución cuántica, que había sido considerada por Simpson como una de sus aportaciones más relevantes, fue perdiendo credibilidad en el pensamiento científico de su autor durante los años sucesivos a su publicación inicial (1944). Nueve años después, en su nuevo libro “The Major Features of Evolution” (1953) Simpson sugiere que la función precisa de la deriva genética en la evolución cuántica es especulativa y que probablemente su papel para la transición a una nueva zona adaptativa sería bajo, y más en los taxones de rango elevado. En “The Major Features of Evolution” Simpson considera a su libro de 1944 (“Tiempo y modo en evolución”) como apresurado y especulativo (Simpson, 1953; Caín, 2009).

### **3.5 La “revolución paleobiológica” (“The Paleobiological Revolution”)**

#### **3.5.1 Introducción**

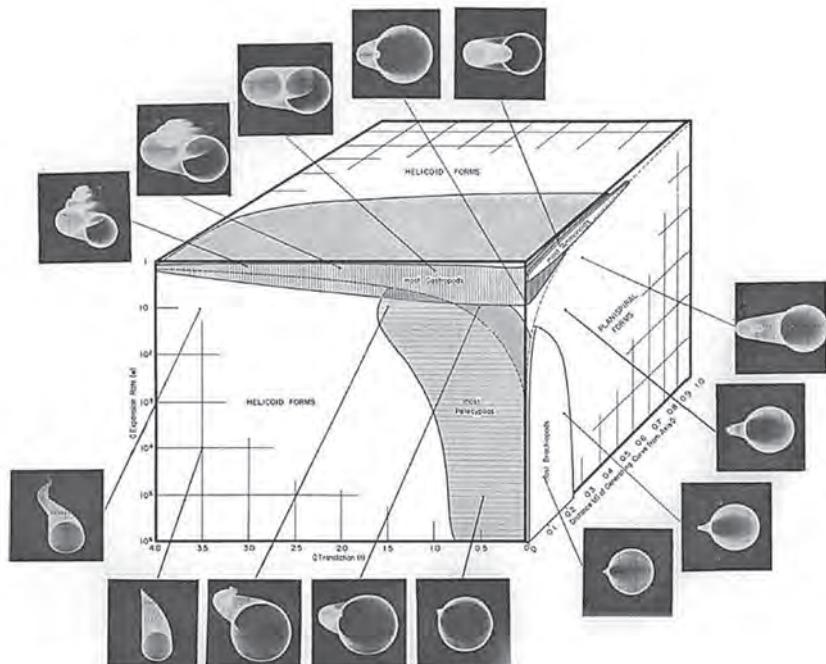
Durante la década de 1950 la preponderancia de la síntesis neodarwinista era absoluta. El zoólogo y morfólogo David B. Wake comenta: “En el momento de la celebración del centenario del libro más famoso de Darwin (1859)... solo un autor planteó objeciones importantes a la síntesis evolutiva dominante. E. C. Olson (1960) argumentó que sus explicaciones eran incompletas. Recuerdo aquellos días en los que era un estudiante de posgrado que quería convertirse en un biólogo evolucionista. Cuando leí el libro de Mayr (1963) sobre la formación de especies animales tuve la deprimente sensación de que ya se había hecho todo” (Wake, 2002). En aquella época el paleontólogo Everett C. Olson (1910-1993) refiere un grupo silente de biólogos evolucionistas (especialmente paleontólogos y



**Fig. 22.** El paleontólogo norteamericano David M. Raup (1933-2015), experto en extinciones en masa y “padre” de la moderna morfología teórica (foto tomada de <https://twitter.com/morphofun/status/674706009626021888>).

morfólogos) en desacuerdo con algunos de los argumentos neodarwinistas. Olson reivindica la información morfológica y el registro fósil como parte importante de la actividad investigadora en evolución, reconociendo que las conclusiones de diversos paleontólogos (como Patterson, 1949; Westoll, 1944, 1949; Schaeffer, 1952) muestran “... que los conceptos de la genética y la selección (natural) pueden ser aplicados con eficacia a un amplio

rango de fenómenos observables en el registro fósil” (Olson, 1960). No obstante, el paleontólogo norteamericano duda que existan explicaciones satisfactorias, dentro del neodarwinismo, para evidencias paleontológicas tales como los fenómenos de paralelismo en estructuras principales, los de extinción de diferentes tipos o la persistencia o tendencias evolutivas de rasgos menores que no parecen responder a fenómenos adaptativos. Finalmente, Olson reivindica la capacidad de la paleontología para sugerir explicaciones alternativas (Olson, 1960).



**Fig. 23.** El “clásico” morfoespacio “raupiano”, que modeliza el esqueleto externo de determinados linajes de lofotrocozoos, como moluscos y braquíópodos, que crecen siguiendo una espiral logarítmica (tomado de Raup, D.M. (1966). Geometric analysis of shell coiling: General problems. *Journal of Paleontology*, 40: 1178–1190).

De manera que parece que las relaciones entre morfólogos y paleontólogos con los biólogos experimentales no pasaban por su mejor momento en las décadas de 1940 y 1950. De hecho, el propio Simpson explica jocosamente cómo se veían los unos a los otros. Según pensaban los paleontólogos los genetistas son personas que se encierran en una habitación, bajan las cortinas, se entretienen mirando pequeñas moscas encerradas en botellas

de leche y piensan que están estudiando la naturaleza. Por su parte, los genetistas veían a un paleontólogo como una persona que trata de estudiar los principios del motor de combustión interna observando el zumbido de los coches desde la esquina de una calle (Simpson, 1944). Este estado de tensión entre biólogos experimentales y morfólogos/paleontólogos mejoró en los años venideros. Dos de los artífices principales del acercamiento entre ambos colectivos fueron los paleontólogos Bernhard Kummel (1919-1980) y Norman D. Newell (1919-2004) (Sepkoski, 2009; Princehouse, 2016). B. Kummel animó a sus estudiantes a comunicarse con los neontólogos. Uno de los casos más evidentes es el de David Raup (1933-2015) (Fig. 22), que colaboró con E. Mayr y realizó una tesis en la que se estudiaban formas actuales y fósiles de equinoideos (Princehouse, 2016). Una de las aportaciones más conocidas de Raup es la propuesta de un morfoespacio para el esqueleto de moluscos y braquiópodos basado en la variación de cuatro variables matemáticas sencillas (Raup, 1962; 1966). El morfoespacio “raupiano” ha sido una fuente de inspiración para estudios posteriores dentro de la morfología teórica (Gerber, 2016) (Fig. 23). La historia evolutiva de estos dos grandes linajes de lofotrocozoos arriba mencionados está en parte determinada por las restricciones arquitectónicas de la construcción de su esqueleto.

Stephen Jay Gould (1941-2002) estaba fascinado por los dinosaurios y también por el análisis de la forma de los organismos vivos tal y como habían sido estudiados por el naturalista británico D'Arcy Wentworth Thompson (1860-1948). El director académico de Gould, N. Newell, realizó diversos estudios de bases de datos y establecimiento de patrones macroevolutivos en el registro fósil y en la significación de los fenómenos de extinción (Rigby, 2006; Sepkoski, 2009). Newell introdujo a Gould en los estudios realizados por Schindewolf y de su estudiante Dolf Seilacher, quien estaba desarrollando una de las herramientas macroevolutivas más importantes de los últimos tiempos, la morfología construccional (“Konstruktionsmorphologie”), más adelante aumentada en la morfodinámica (“Morphodynamics”) (Seilacher, 1970; Seilacher and Gishlick, 2014). Una de las características más importantes de la morfología construccional es la adición de las restricciones morfogenéticas a las explicaciones tradicionales neodarwinistas (adaptación y filogenia) para interpretar la forma orgánica (Seilacher, 1973).

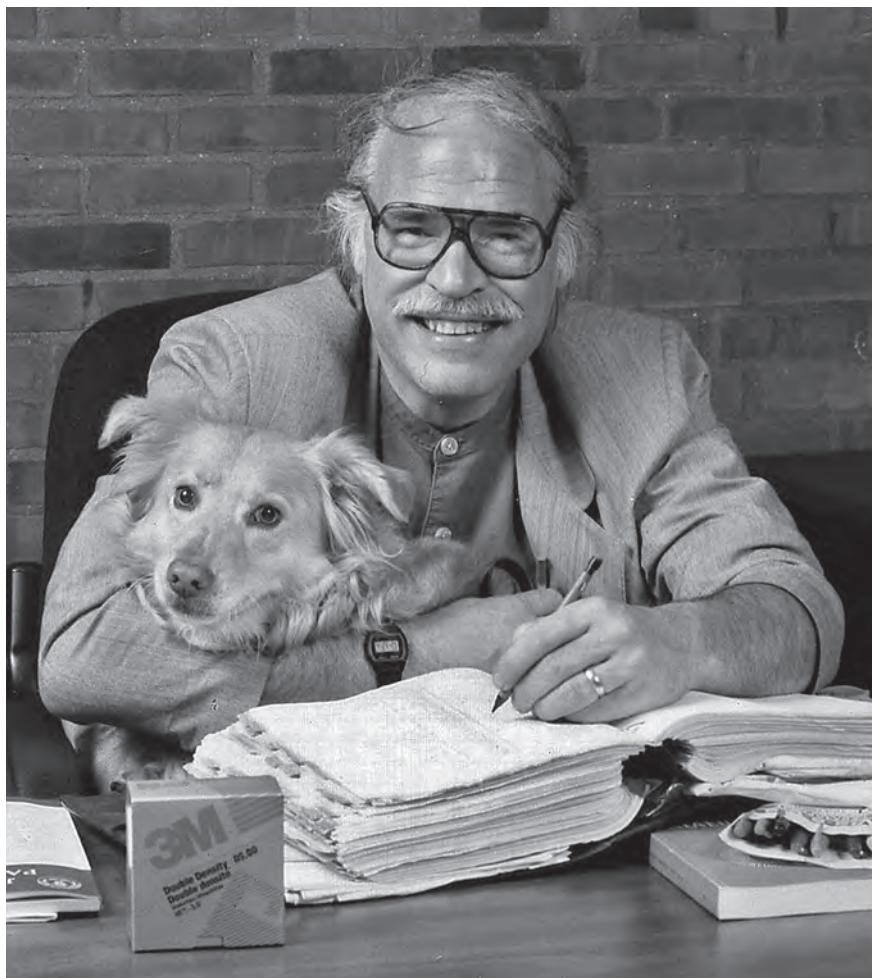
Uno de los mayores “escándalos evolutivos” de los años 1970 se produjo cuando Gould y otro estudiante de Newell, Niles Eldredge, propusieron su hipótesis que denominaron del equilibrio intermitente (“Punctuated Equilibrium”) (Eldredge and Gould, 1972; Gould and Eldredge, 1977).

Vista desde la perspectiva actual, esta gran controversia científica de hace 40 años parece poco justificada. La propuesta de Eldredge y Gould se fundamenta en dos momentos de duración muy desigual: un largo periodo de estasis morfológica en la secuencia histórica de las poblaciones sucesivas de una especie determinada y un rápido fenómeno cladogenético, que produce una nueva especie. El “momento” de especiación coincide con la hipótesis de especiación alopátrica propuesta por Ernst Mayr (Mayr, 1954; 1963). La única diferencia con el equilibrio intermitente parece de escasa importancia, en el sentido de que Eldredge y Gould enfatizan más que Mayr el periodo de estasis. El morfoespacio raupiano, la morfología construccional y el equilibrio intermitente fueron solo tres de los acontecimientos que se produjeron en paleontología durante las décadas de 1960 y 1970. Forman parte de lo que algunos historiadores de la ciencia denominan la revolución paleobiológica (“The Paleobiological Revolution”) (Sepkoski, 2009; 2012; Turner, 2014; Princehouse, 2016), un fenómeno inicialmente norteamericano (aunque con el concurso de paleontólogos como Adolf Seilacher o Elisabeth S. Vrba). Como luego veremos, la característica principal de la revolución paleobiológica fue el compromiso con una parte de la ciencia paleontológica, aquella estrechamente asociada al conocimiento actual de los seres vivos. Es decir, la paleobiología es el área histórica de los estudios biológicos. Este posicionamiento provocó una cierta controversia entre algunos paleontólogos de los años 1940-1960, cerrada en la actualidad. Reconocidos investigadores, como James M. Weller (1899-1976) aseguraban que la paleontología de invertebrados estaba mucho más relacionada con la geología que con la biología, y las dos disciplinas son mutuamente interdependientes, mientras la paleontología y la biología pueden avanzar de modo independiente (Sepkoski, 2009). Este posicionamiento fue criticado por N. Newell y Edwin H. Colbert (1905-2001), uno de los fundadores de la dinosauriología contemporánea. Ambos autores opinan que la paleontología de invertebrados en Norteamérica había carecido históricamente de una visión evolutiva y que el punto de vista que sostiene que la paleontología es una rama geológica fue propiciado por la falta de educación biológica de los propios paleontólogos. Finalmente proponen una división de la paleontología en dos ramas: estratigrafía y paleobiología (Newell and Colbert, 1948).

Significativamente fue un grupo de paleontólogos de invertebrados los que forjaron la revolución paleobiológica. Ya se han comentado los casos de Raup, Gould, Eldredge y Seilacher. Otro de los investigadores más representativos de este fenómeno de la historia de la paleontología es Thomas J. M. Schopf (1939-1984), quien trató de acercar conceptos,

métodos e información entre la paleontología y la biología. Se trataba de dotar a la ciencia de los fósiles de una visión menos anecdótica, menos influida por las rutinas descriptivas. Para ello era necesario pasar de una disciplina eminentemente empírica a otra que aportase contenidos teóricos a la biología evolutiva derivados del estudio del registro fósil. Una ciencia basada en la experimentación, construcción de hipótesis y generación de herramientas de refutación rigurosas (Gould, 1984). Por supuesto, las ideas de Schopf eran compartidas por otros “fundadores” de la revolución paleobiológica. En el invierno de 1972 Schopf invitó a Gould, Raup y Dan Simberloff a una reunión en los Laboratorios de Biología Marina (“Marine Biological Laboratories”, MBL) en Woods Hole, Massachusetts. El doctorando de Gould Jack Sepkoski (1948-1999) (Fig. 24) se añadió finalmente al “brainstorming”. La intención del grupo era revisar la diversidad de clados del registro fósil e intentar la aplicación de principios de la genética de poblaciones en este objetivo (Princehouse, 2016). Una idea parece muy clara en el grupo MBL: el registro fósil conocido en ese momento no había sido utilizado nunca para dar una visión general, macroevolutiva de la historia de la vida. De modo que los innumerables datos disponibles que se tenían sobre la aparición/extinción de un elevado número de linajes de invertebrados marinos tendrían forzosamente que “contar algo interesante” sobre los modelos y procesos generales de radiación y extinción. Una primera aproximación consistió en explorar una hipótesis nula en la que todos los factores de la historia de la vida se hubieran producido al azar. El modelo, llamado MBL, confiere a cada línea evolutiva idéntica probabilidad de persistencia, cladogénesis y extinción, ninguna tiene ventaja sobre otra. La selección natural no está representada en el modelo. La evolución filogenética se modela mediante un proceso Monte Carlo, que comienza mediante una sola línea evolutiva y un número al azar de “semillas”. En cada unidad de tiempo cada unidad genera un número al azar que determina el destino de las líneas evolutivas con tres posibilidades: extinción, persistencia con cladogénesis para formar una línea evolutiva hermana o persistencia sin cladogénesis. Una rutina taxonómica subdivide la “filogenia” resultante en clados. Cada clado está representado por un diagrama de uso (véase el apartado de “Modelos y procesos en evolución biológica”) cuya anchura es proporcional al número de líneas evolutivas durante un determinado intervalo de tiempo (Raup et al, 1973; Huss, 2009). Este modelo causó sorpresa en muchos paleontólogos y, por supuesto, también discusión. Podía simular patrones como radiaciones adaptativas, reemplazamiento competitivo y eventos simultáneos de extinción. El corolario era evidente: incluso en un sistema al azar pueden aparecer patrones que los paleontólogos estaban acostumbrados a interpretar como

debidos a la selección natural mediante adaptaciones darwinistas. Poco tiempo después Raup y Gould publicaron un MBL ampliado que incorpora cambio morfológico en cada intervalo de tiempo, produciendo taxones coherentes con la morfología, tendencias morfológicas, tasas evolutivas diversas y evolución correlacionada de caracteres (recordemos que en ausencia de selección natural representada en el modelo) (Raup and Gould, 1974).



**Fig. 24.** El paleontólogo norteamericano Jack Sepkoski (1948-1999), pilar fundamental de los comienzos del estudio informatizado de gran cantidad de datos del registro fósil para la obtención de modelos macroevolutivos. Obsérvense en la foto las referencias explícitas a la enorme base de datos manejada y a los procedimientos informáticos (foto tomada de <http://www-news.uchicago.edu/releases/99/990504.sepkoski.shtml>).

El objetivo último de los autores del MBL no era solo construir modelos teóricos, sino compararlos con datos empíricos (Princehouse, 2016). A pesar de contener determinados problemas metodológicos, el modelo MBL cambió en muchos aspectos la práctica paleontológica, constituyendo una herramienta heurística para la realización de experimentos mentales en evolución y el reconocimiento de patrones no reproducibles mediante un modelo filogenético estocástico (Huss, 2009). De esta forma la paleobiología introduce en los estudios de macroevolución determinadas explicaciones estocásticas comparables a las del ámbito microevolutivo, como la mutación o la deriva genética (Millstein, 2000). De hecho, las explicaciones estocásticas, junto con las deterministas, forman parte de la investigación paleobiológica actual. “El pensamiento estocástico en biología evolutiva y paleobiología ha reforzado el uso de una noción estadística de azar, pero la idea de azar en los estudios evolutivos va más allá de la estadística. Una dualidad surge del uso de un sentido estadístico, por un lado, y otro sentido más estrictamente evolutivo, por el otro. El primero implica la combinación de un muestreo indiscriminado e impredecibilidad debida a causas múltiples; el segundo codifica la independencia de la adaptación y dirección impuestas por la selección natural” (Eble, 1999).

## CAPÍTULO 4

### 4.1 “La paleontología en la mesa alta” (“Paleontology at the High Table”): Conclusión

Como hemos visto, se puede concluir que los paleontólogos de la revolución paleobiológica estaban más interesados en el estudio de los organismos vivos de los que proceden los fósiles que en los modelos temporales representados por la tradición bioestratigráfica clásica. Esta deriva en los intereses de investigación de algunos paleontólogos implicó la aparición de un área de investigación conocida en nuestros días como paleobiología. Esta ciencia está dividida en una serie de subdisciplinas que proporcionan información, producida por el estudio del registro fósil, a la biología evolutiva y a la ecología (Labandeira, 2009), y por supuesto, utiliza la información y métodos de las disciplinas neontológicas. Los paleontólogos de la revolución paleobiológica tenían muy claro que la nueva rama de la paleontología debía renovarse desde un punto de vista epistémico, conceptual, y metodológico. De esta forma aparece una paleontología cuantitativa que permite situarse a la ciencia del estudio de los fósiles en el dominio de las ciencias nomotéticas (Raup and Gould, 1974; Gould, 1980b; Sepkoski, 2005; 2012). Es decir, se

trataba de pasar de una ciencia idiográfica, cuyo propósito es reconstruir secuencias de determinados acontecimientos, a otra nomotética, que trata de proponer leyes y regularidades. En definitiva, hacer de la paleontología una disciplina con mayor contenido teórico y heurístico. Algunos filósofos de la biología, como Michael Ruse, se preguntan si la revolución paleobiológica supuso un cambio de paradigma en el sentido de Kuhn (1962): “Tenemos un nuevo paradigma en paleobiología?. En algunos aspectos sí... en otros no. No existe una nueva teoría general, aunque hay teorías nuevas... persiste el darwinismo, aunque algunos aspectos sean más darwinistas que otros... aunque preguntarse por paradigmas no es probablemente la cuestión principal. Ha aparecido un gran progreso científico, algo a lo que de forma correcta se le ha llamado revolucionario” (Ruse, 2009). Derek D. Turner propone que la revolución paleobiológica ha planteado una nueva forma de producir ciencia histórica que desafía su clasificación como idiográfica o nomotética: “Mi argumento se basa en que una de las mayores aportaciones de la revolución paleobiológica ha sido el refinado de la inferencia modelo/proceso, como método de extraer conclusiones del estudio del registro fósil. Esta inferencia se incluye claramente en cualquiera de las dos categorías, idiográfica o nomotética” (Turner, 2014). “Si nos fijamos en el caso del estudio de las extinciones en masa podemos tratar de formular preguntas cuyas respuestas se pueden aplicar en términos generales. Por ejemplo: cuando el planeta pierde el 75% de su biodiversidad, ¿cuánto tardan los ecosistemas en recuperarla? ¿Cuáles son las características de los grupos que aparecen en primer lugar? Si es cierta la hipótesis de que los linajes animales de mayor tamaño tienen un mayor riesgo de extinción, ¿por qué es así? Pero por otra parte, también tenemos buenas razones para pensar que los diferentes eventos de extinción en la historia de la Tierra tienen diferentes causas y la investigación de un evento en concreto tiene decididamente aspectos idiográficos. Necesitamos ciencia idiográfica para discriminar los factores de extinción entre la crisis permotriásica y la finicretácica” (Turner, 2014).

La aportación de la paleontología a la teoría evolutiva fue escasa durante décadas, un periodo que Gould (1983b) denomina “irrelevante”, por la dominancia de la aproximación idiográfica en la ciencia de los fósiles. Como hemos visto, las cosas empiezan a cambiar en 1944, con la aparición de “Tempo and Mode in Evolution”, texto en el que Simpson empieza a buscar aproximaciones nomotéticas en el binomio modelos/procesos. También se ha referido un último periodo en la historia de la paleontología que se establece con la aparición de la revolución paleobiológica y su proclamación como ciencia nomotética. De esta forma, las publicaciones de los investigadores de la revolución paleobiológica comenzaron a interesar a otros evolu-

cionistas fuera del ámbito del estudio del registro fósil. La “bienvenida” oficial a la paleontología por parte de las disciplinas evolutivas experimentales tiene una fecha “oficial” en 1984. En este año el genetista británico John Maynard Smith (1920-2004) lamenta la ausencia de contribuciones paleontológicas a la biología evolutiva desde hace tiempo. Reconoce que una nueva generación de paleontólogos (entre los que destaca a Gould) (Fig. 25) está cambiando las cosas y añade: “... Los paleontólogos han estado durante demasiado tiempo ausentes de la mesa alta, bienvenidos de nuevo” (Maynard Smith, 1984; Sepkoski, 2013; Sepkoski and Ruse, 2009; Turner, 2014). La credibilidad y prestigio de la paleobiología se vieron reforzados a comienzos de los años 1990, con la aparición de ciencias evolutivas relativamente recientes, como evo-devo y la genómica. Ambas proporcionan una base neontológica para fenómenos como el rápido cambio morfológico o los de paralelismo entre linajes evolutivos, áreas de investigación hasta entonces casi únicamente tratadas por la paleobiología.

La biología evolutiva se encuentra actualmente en un momento de debate sobre la necesidad o no de ampliar la teoría sintética con otras disciplinas,



**Fig. 25.** El paleontólogo norteamericano Stephen Jay Gould (1941-2002) vigilado por el estegosaurio de los jardines del Museo Nacional de Historia Natural de París. Gould es uno de los paleontólogos más influyentes de las últimas décadas, gran divulgador y parte fundamental de la moderna paleobiología (foto tomada de <http://www.stephenjaygould.org/biography.html>).

como las referidas en el párrafo anterior, que pueden estudiar e interpretar determinados fenómenos en un marco conceptual y fenomenológico que excede las posibilidades del neodarwinismo sintético. Esta restricción es negada por una buena parte de investigadores actuales, que concluyen que los genes siguen siendo los componentes más predictivos y de mayor validación empírica de toda la biología evolutiva, y consideran que las restricciones de los procesos de desarrollo, por ejemplo, no tienen una evidencia empírica suficientemente contrastada como para colocarlos en un lugar preeminente de los modelos y procesos evolutivos (Laland et al, 2014). A este respecto Douglas Futuyma sugiere: “Mi conclusión es que aunque varias extensiones propuestas (para la teoría sintética) y otras ideas poco ortodoxas tienen algún mérito, las observaciones que pretenden explicar se pueden interpretar mayoritariamente en el marco de la teoría sintética” (Futuyma, 2015). Frente a estas posiciones, digamos clásicas, otros investigadores opinan que determinados fenómenos evolutivos deben ser interpretados fuera del campo estricto de los genes y la teoría adaptativa. Este neodarwinismo sintético aumentado se ha denominado síntesis extendida o expandida (“extended or expanded synthesis”) (Carroll, 2008; de Ricqlès and Padian, 2009; Pigliucci, 2009; Depew and Weber, 2013; Laland et al, 2014).

En definitiva, tendremos que esperar algún tiempo para ver cómo se va resolviendo el debate entre “clásicos” y “renovadores”, aunque desde diversos puntos de vista, parece evidente la necesidad de una nueva síntesis. Conceptual y metodológicamente esta síntesis extendida contaría básicamente con adiciones de dos tipos. Por un lado, la suma de disciplinas novedosas, como evo-devo, o incluso un conjunto más amplio, eco-evo-devo, añadiendo fenómenos tan relevantes como los relativos a la plasticidad del fenotipo, la construcción de nicho o los procesos epigenéticos. Además, la síntesis extendida (o ampliada) debería, por supuesto, incluir otras disciplinas ya presentes en la teoría sintética, como la sistemática y la paleontología, afectadas por notables renovaciones en las últimas décadas (recordemos unos pocos ejemplos como el equilibrio intermitente, la selección de especies o los complejos fenómenos de las extinciones en masa). En suma, todas estas disciplinas componen el dominio de la macroevolución, concebida como el conjunto de modelos y procesos relacionados con la aparición, radiación y extinción de especies y taxones supraespecíficos en el tiempo (Sanz, 2006). Por supuesto, determinados aspectos de eco-evo-devo o de la variabilidad fenotípica comprobada en el registro fósil, por ejemplo, tienen también una parte activa en la microevolución. La suma de microevolución + macroevolución constituye, como es evidente, la biología evolutiva.

## REFERENCIAS

- Alexandrov, D. A. (1994). Filipchenko and Dobzhansky: Issues in Evolutionary Genetics in the 1920s. In: M.B. Adams, ed., *The Evolution of Theodosius Dobzhansky*. Princeton: Princeton University Press. pp. 49-62.
- Arthur, W. (2000). The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms. *Evolution & Development*, 2(1): 49-57.
- Bakker, R. T. and Galton, P. M. (1974). Dinosaur Monophyly and a New Class of Vertebrates. *Nature*, 248: 168-172.
- Bateman, R. M. and DiMichele, W. A. (2002). Generating and filtering major phenotypic novelties: neoGoldschmidtian saltation revisited. In: Q.C.B. Cronk, R.M. Bateman and J.A. Hawkins, eds. *Developmental genetics and plant evolution*. London: Taylor & Francis, pp. 109-159.
- Benton, M. J. and Donoghue, P. C. J. (2007): Paleontological Evidence to Date the Tree of Life. *Molecular Biology and Evolution*, 24(1): 26-53.
- Benton, M. J., Donoghue, P. C. J., Asher, R. J., Friedman, M., Near, T. J., and Vinther, J. (2015). Constraints on the timescale of animal evolutionary history. *Palaeontologia Electronica*, 18.1.1FC, pp. 1-106.
- Bokma, F. (2015). Evolution as a Largely Autonomous Process. In: E. Serrelli and N. Gontier, eds., *Macroevolution. Explanation, Interpretation and Evidence*, Springer, pp 87-112.
- Braga, J. C. y Rivas, P. (2002). Macroevolución. En: M. Soler, ed., *Evolución: la base de la biología*. Proyecto Sur de Ediciones, S.L., pp. 323-354.
- Briggs, D. E. G. (2014). Adolf Seilacher (1925–2014) Palaeontologist who pioneered analysis of trace fossils. *Nature*, 509 (7501): 428.
- Bowler, P. J. (1983). *The eclipse of Darwinism: Anti-Darwinian evolution theories in the decades around 1900*. Baltimore: Johns Hopkins Press.
- Burian, R. M. (1994). Dobzhansky on Evolutionary Dynamics: Some Questions about His Russian Background. In: M.B. Adams, ed., *The Evolution of Theodosius Dobzhansky*. Princeton: Princeton University Press, pp. 129-140.
- Cain, J. (2009) Tempo and Mode in Evolution (George Gaylord Simpson).In: M. Ruse and J. Travis, eds., *Evolution : the first four billion years*. Harvard University Press. Cambridge, pp. 883-884.
- Carpenter, K. and Smith, M. (2001). Forelimb Osteology and Biomechanics of *Tyrannosaurus rex*. In: D. Tanke and K. Carpenter, eds., *Mesozoic vertebrate life*. Bloomington: Indiana University Press, pp. 90-116.
- Carroll, R. L. (2000). Towards a new evolutionary synthesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(1): 27-32.
- Carroll, S. B. (2008). Evo-Devo and expanding the evolutionary synthesis: A genetic theory of morphological evolution. *Cell*, 134: 25-36.

- Chapleau, F., Johansen, P. H. and Williamson, M. (1988). The Distinction between Pattern and Process in Evolutionary Biology: The Use and Abuse of the Term 'Strategy'. *Oikos*, 53(1): 136-138.
- Chouard, T. (2010). Evolution: Revenge of the hopeful monster. *Nature*, 463: 864-867.
- Cook, L. M., Grant, B. S., Saccheri, I. J. and Mallet, J. (2012). Selective bird predation on the peppered moth: the last experiment of Michael Majerus. *Biology Letters*, 8 (4): 609–612.
- Davis, G. K., Dietrich, M. R. and Jacobs, D. K. (2009) Homeotic Mutants and the Assimilation of Developmental Genetics Into the Evolutionary Synthesis, 1915–1952. In: J.Cain and M.Ruse, eds., *Descended from Darwin Insights into the History of Evolutionary Studies, 1900–1970*. Transactions of the American Philosophical Society, 99(1): 133-154.
- Darwin, C. R. (1872). *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 6th ed. London: John Murray.
- Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford University Press.
- Depew, D. J. and Weber, B. H. (2013). Challenging Darwinism: Expanding, Extending, Replacing. In: M. Ruse, ed., *The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought*. Cambridge University Press, pp. 405-411.
- Delisle, R.G. (2011). What was really synthesized during the evolutionary synthesis? A historiographic proposal. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 42(1): 50-59.
- De Renzi, M. y Márquez-Aliaga, A. (2014). Adolf Seilacher, in memoriam – la pasión por desentrañar el mensaje contenido en los fósiles. En: R. Royo-Torres, F.J. Verdú, y L. Alcalá, coord., *XXX Jornadas de Paleontología de la Sociedad Española de Paleontología. ¡Fundamental!* 24: 61-64.
- de Ricqlès, A., and Padian, K. (2009). Quelques apports à la théorie de l'Evolution, de la "Synthèse orthodoxe" à la "Super synthèse Evo-devo" 1970-2009 : un point de vue / Some contributions to evolutionary theory, from the « orthodox » Synthesis to the « Evo-devo Super synthesis » 1970-2009 : a point of view. *Comptes Rendus PalEvol* 8: 341-364.
- Díaz, J. A. y Santos, T. (1998). *Zoología. Aproximación evolutiva a la diversidad y organización de los animales*. Editorial Síntesis, Madrid.
- Dietrich, M. R. (2000). From hopeful monsters to homeotic effects: Richard Goldschmidt's integration of development, evolution and genetics. *American Zoologist*, 40: 738-747.
- Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.
- Dobzhansky, T. (1958). Evolution at Work. *Science*, 127:1091-1098.

- Dobzhansky, Th., Ayala F.J., Stebbins G.L. and Valentine J.W. (1977). *Evolution*. W.H. Freeman, San Francisco.
- Eble, G. J. (1999). On the Dual Nature of Chance in Evolutionary Biology and Paleobiology. *Paleobiology*, 25: 75-87.
- Eldredge, N. and Cracraft, J. (1980). *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. New York. Columbia University Press.
- Eldredge, N. and Gould S. J. (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: T.J.M. Schopf, ed., *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman Cooper, pp. 82-115.
- Endler, J. A. (1980). Natural selection on color patterns in Poecilia reticulata. *Evolution*, 34: 76-91.
- Frazzetta, T. H. (1970). From hopeful monsters to bolyerine snakes? *American Naturalist*, 104: 55-72.
- Friedman, M. (2008). The evolutionary origin of flatfish asymmetry. *Nature*, 454: 209-212.
- Fontdevila. A. y Serra. L. (2013). *La evolución biológica. Una reconstrucción darwinista*. SESBE. Ed. Síntesis, Madrid.
- Futuyma, D. J. (2005). *Evolution*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass.
- Futuyma, D. J. (2015). Can Modern Evolutionary Theory Explain Macroevolution? In: E. Serrelli and N. Gontier, eds., *Macroevolution Explanation, Interpretation and Evidence*. Springer, pp. 29-86.
- Géant, E., Mouchel-Vielh, E., Coutanceau, J-P., Ozouf-Costaz, C. and Deutsch J.S. (2006). Are Cirripedia hopeful monsters? Cytogenetic approach and evidence for a Hox gene cluster in the cirripede crustacean Sacculina carcin. *Development Genes and Evolution*, 216: 443-449.
- Geison, G. L. (1969). Darwin and Heredity: the Evolution of His Hypothesis of Pangenesis. *Journal of the History of Medicine and Allied Sciences*, 24(4): 375-411.
- Gerber, S. (2016). The geometry of morphospaces: lessons from the classic Raup shell coiling model. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. May 6. doi: 10.1111/brv.12276.
- Goldschmidt, R. (1933). Some aspects of evolution. *Science*, 78: 539-547.
- Goldschmidt, R. (1940). *The Material Basis of Evolution*. New Haven CT: Yale University Press.
- Gould, S. J. (1977a). The Return of Hopeful Monsters. *Natural History* 86: 22-30.
- Gould, S. J. (1977b). *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Gould, S. J. (1977c). Eternal metaphors of palaeontology. In: A. Hallam, ed., *Patterns of evolution as illustrated by the fossil record*. Elsevier. Amsterdam. pp.1-26.
- Gould, S. J. (1980a). Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology*, 6: 119-130.

- Gould, S. J. (1980b). The promise of paleobiology as a nomothetic, evolutionary discipline. *Paleobiology*, 6: 96-118.
- Gould, S. J. (1983a). The hardening of the modern synthesis. In: M. Grene, ed., *Dimensions of Darwinism*. Cambridge University Press: Cambridge, pp 71-93.
- Gould, S. J. (1983b). Irrelevance, submission, and partnership: the changing role of paleontology in Darwin's three centennials, and a modest proposal for macroevolution. In: D. S. Bendall, ed., *Evolution from Molecules to Men*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 347-366.
- Gould, S. J. (1984). The life and work of T. J. M. Schopf (1939-1984). *Paleobiology*, 10: 280-285.
- Gould, S. J. (1993). Foreword. In: O. H. Schindewolf, *Basic questions in paleontology. Geologic time, organic Evolution and biological systematics*. Chicago: University of Chicago Press, pp. ix-xiv.
- Gould, S. J. (1994). Tempo and mode in the macroevolutionary reconstruction on Darwinism. *PNAS USA*, 91(15): 6764-71.
- Gould, S. J. (2002) The Structure of Evolutionary Theory, Cambridge MA: Belknap Press of Harvard University Press.
- Gould, S. J. and Eldredge, N. (1977). Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3 (2): 115-151.
- Gould, S. J. and Lewontin, R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 205: 581-98.
- Grande, L. and Rieppel, O. (1994). *Interpreting the Hierarchy of Nature. From Systematic Patterns to Evolutionary Process Theories. Introduction to pattern and process perspectives*. Academic Press, pp. 1-6.
- Grimmer JC, Holland ND (1990). The structure of a sessile, stalkless crinoid (*Holopus rangii*). *Acta Zoologica*, 71: 61-67
- Henderson, D. M. and Snively, E. (2004). *Tyrannosaurus* en pointe: allometry minimized rotational inertia of large carnivorous dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271 (3): S57-S60.
- Hintz, M., Bartholmes, C., Nutt, P., Ziermann, J., Hameister, S., Neuffer, B. and Theissen, G. (2006). Catching a 'hopeful monster': shepherd's purse (*Capsella bursa-pastoris*) as a model system to study the evolution of flower development. *Journal of Experimental Botany*, 57: 3531-3542.
- Hofer, J. M. and Noel Ellis, T.H. (2014). Developmental specialisations in the legume family. *Current Opinion in Plant Biology*, 17:153-158.
- Huss, J. (2009). The Shape of Evolution: The MBL Model and Clade Shape. In M. Ruse and D. Sepkoski, eds., *The Paleobiological Revolution*. Chicago: University of Chicago Press, pp. 326-345.
- Hutchinson, J. R., Bates, K. T., Molnar, J., Allen, V., and Makovicky, P. J. (2011). A Computational Analysis of Limb and Body Dimensions in *Tyrannosaurus rex* with Implications for Locomotion, Ontogeny, and Growth. *PLoS ONE*, 6(10), e26037.

- Huxley J. S. (1942). *Evolution: the modern synthesis*. Allen and Unwin, London.
- Hyatt, A. (1884). The Evolution of the Cephalopoda II. *Science*, 3(53): 145–149.
- Hyatt, A. (1897). Cycle in the Life of the Individual (Ontogeny) and in the Evolution of Its Own Group (Phylogeny). *Science*, 5(109): 161–171.
- Jabbour, F., Nadot, S., Espinosa, F. and Damerval, C. (2015). Ranunculacean flower terata: Records, a classification, and some clues about floral developmental genetics and evolution. *Flora*, 217: 64–74.
- Korn, D. (2003). Typostrophism in Palaeozoic ammonoids? *Paläontologische Zeitschrift*, 77: 445–470.
- Kuhn, T. S. (1962). *The Structure of Scientific Revolutions*. Chicago: University of Chicago Press.
- Kutschera, U. and Niklas, K. J. (2004). The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. *Naturwissenschaften*, 91:255–276.
- Labandeira, C. C. (2009). The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleobiology. *Evolution*, 63(3):599–602.
- Laland, K., Uller, T., Feldman, M., Sterelny, K., Müller, G. B., Moczek, A., Jablonka, E., Odling-Smeel, J., Wray, G. A., Hoekstra, H. E., Futuyma, D. J., Lenski, R. E., Mackay, T. F., Schlüter, D. and Strassmann, J. E. (2014). Does evolutionary theory need a rethink? *Nature*, 514(7521): 161-4.
- Lamichhaney, S., Berglund J., Sällman Almén, M., Maqbool, K., Grabherr, M., Martinez-Barrio, A., Promerová, M., Rubin, C-J., Wang, C., Zamani, N., Grant, B. R., Grant, P. R., Webster, M. T. and Andersson, L. (2015). Evolution of Darwin's finches and their beaks revealed by genome sequencing. *Nature*, 518: 371–375.
- Larson, A. (2016). Adaptation, History of. In: Kliman, M. R. ed., *Encyclopedia of Evolutionary Biology*. Elsevier Inc., pp1-8.
- Laubichler, M. D. and Maienschein, J. (2013). Developmental Evolution. In: M. Ruse, *The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought*. Cambridge University Press, pp 375–382.
- Lehman, T. M. and Coulson, A. B. (2002). A juvenile specimen of the sauropod *Alamosaurus sanjuanensis* from the Upper Cretaceous of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Palaeontology*, 76(1): 156–172.
- Levinton, J. S. (2001). *Genetics, paleontology, and macroevolution*. Cambridge University Press.
- Levit, G. S., & Meister, K. (2006). The history of essentialism vs. Ernst Mayr's "Essentialism Story": A case study of German idealistic morphology. *Theory in Biosciences*, 124(3-4): 281–307.
- Levit, G. S., Meister, K. and Hoßfeld, U. (2008). Alternative evolutionary theories: A historical survey. *Journal of Bioeconomics*, 10: 71–96.
- Levit , G. S. and Hoßfeld, U. (2013). A bridge-builder: Wolf-Ernst Reif and the Darwinisation of German paleontology. *Historical Biology*, 25 (2): 297–306.

- Li, C., Wu, X-C., Rieppel, O., Wang, L-T. and Zhao, L-J. (2008). An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature*, 456:497–501.
- Long, J. A. and McNamara, K. J. (1997). Heterochrony. In: P. J. Currie, and K. Padian, K.,eds., *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, pp 311-317.
- López-Rodas, V., Maneiro, E. and Costas, E. (2006). Adaptation of cyanobacteria and microalgae to extreme environmental changes derived from anthropogenic pollution. *Limnetica*, 25(1-2): 403-410.
- Lyman, R. L. (2009). Graphing Evolutionary Pattern and Process: A History of Techniques in Archaeology and Paleobiology. *Journal of Human Evolution*, 56:192-204.
- Maynard Smith, J. (1984). Palaeontology at the high table. *Nature*, 309: 401–402.
- Mayr, E. (1954). Change of genetic environment and evolution. In: J. Huxley, A. C. Hardy and E. B. Ford., eds., *Evolution as a Process*. London: Allen and Unwin, pp. 157-180.
- Mayr, E. (1963). *Animal species and evolution*. Belknap-Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Mayr, E. (1988). *Toward a new philosophy of biology: observations of an evolutionist*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- McGowran, B. (2013). Organic Evolution in Deep Time: Charles Darwin and the Fossil Record. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 137(2):102-148.
- McNamara, K.J. and Long, J.A. (2012). The role of heterochrony in dinosaur evolution. In: M. BrettSurman, T.R. Holtz, and J.O. Farlow, eds., *The complete dinosaur*. Bloomington, Indiana University Press, pp 779–802.
- Millstein, R. L. (2000). Chance and Macroevolution. *Philosophy of Science*, 67: 603-624.
- Nagashima, H., Kuraku, S., Uchida, K., Ohya, Y. K., Narita, Y. and Kuratani, S. (2007). On the carapacial ridge in turtle embryos: its developmental origin and the chelonian body plan. *Development*,134: 2219-2226.
- Newell, N. D. and Colbert, E. H. (1948). Paleontologist; Biologist or Geologist. *Journal of Paleontology*, 22 (2): 264-267.
- Newman, BH (1970). Stance and gait in the flesh-eating *Tyrannosaurus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2 (2): 119-123.
- Nuño de la Rosa, L. and Etxeberria, A. (2012). Pattern and Process in Evo-Devo: Descriptions and Explanations. In: H.W. de Regt et al., eds., *EPSA Philosophy of Science: Amsterdam 2009. The European Philosophy of Science Association Proceedings 1*.Springer Science+Business Media, pp. 263-274.
- Nutt, P., Ziermann, J., Hintz, M., Neuffer, B. and Theissen, G. (2006). *Capsella* as a model system to study the evolutionary relevance of floral homeotic mutants. *Plant Systematics and Evolution*, 259:217–235.

- Ohya, Y. K., Kuraku, S., Kuratani, S. (2005). Hox code in embryos of Chinese soft-shelled turtle *Pelodiscus sinensis* correlates with the evolutionary innovation in the turtle. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 304B: 107-118.
- Olby, R. (2013). Darwin and Heredity. In: M.Ruse, ed., *The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought*. Cambridge University Press, pp. 116-123.
- Olson, E. C. (1960). Morphology, paleontology, and evolution. In: S. Tax, ed., *Evolution after Darwin. Vol. 1. The evolution of life*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 523-545.
- Osborn, H. F. and Brown, B. (1906). *Tyrannosaurus*, Upper Cretaceous carnivorous dinosaur. *Bulletin of the AMNH (New York City: American Museum of Natural History)*, 22 (16): 281-296.
- Ostrom, J. (1974). *Archaeopteryx* and the Origin of Flight. *The Quarterly Review of Biology*, 49 (1): 27-47.
- Parham, J. F., Donoghue, P. C. J., Bell, C. J., Calway, T. D., Head, J. J., Holroyd, P. A., Inoue, J. G., Irmis, R. B., Joyce, W. G., Ksepka, D. T., Patané, J. S. L., Smith, N. D., Tarver, J. E., Van Tuinen, M., Yang, Z., Angielczyk, K. D., Greenwood, J., Hipsley, C. A., Jacobs, L., Makovicky, P. J., Müller, J., Smith, K. T., Theodor, J. M., Warnock, R. C. M. and Benton, M. J. (2012). Best practices for justifying fossil calibrations. *Systematic Biology*, 61:346-359.
- Patterson, B. (1949). Rates of Evolution in Taeniodonts. In: G. L. Jepsen, G.G. Simpson and E. Mayr, eds., *Genetics, Paleontology and Evolution*. Princeton: Princeton University Press, pp. 243-78.
- Perez Sheldon, M. (2014). Claiming Darwin: Stephen Jay Gould in contests over evolutionary orthodoxy and public perception, 1977-2002. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 45: 139-147.
- Pigliucci, M. (2009) An Extended Synthesis for Evolutionary Biology. *The Year in Evolutionary Biology 2009: Annals of the New York Academy of Sciences*, 1168: 218-228.
- Princehouse, P. (2009). Punctuated equilibrium and speciation: what does it mean to be a Darwinian? In: D Sepkoski and M Ruse, eds., *The Paleobiological Revolution*. University of Chicago Press, pp. 149-175.
- Princehouse, P. (2016). The Paleobiological Revolution. In: R. M. Kliman, ed., *Encyclopedia of Evolutionary Biology*. Academic Press, pp. 198-205.
- Prothero, D. (2004). *Bringing Fossils To Life: An Introduction To Paleobiology*. McGraw-Hill.
- Rasser M. W. (2013). Darwin's dilemma: the Steinheim snails' point of view. *Zoosystematics & Evolution*, 89: 13-20.
- Raup, D. M. (1962). Computer as aid in describing form in gastropod shells. *Science*, 138:150-152.

- Raup, D. M. (1966). Geometric analysis of shell coiling: general problems. *Journal of Paleontology*, 40(5): 1178-1190.
- Raup, D. M. and Gould, S. J. (1974). Stochastic simulation and evolution of morphology-towards a nomothetic paleontology. *Systematic Zoology*, 23(3): 305-22.
- Raup, D. M., Gould, S. J., Schopf, T. J. M., and Simberloff, D. S. (1973). Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity. *The Journal of Geology*, 81, 525-542.
- Reif, W.-E. (1986). The search for a macroevolutionary theory in German palaeontology. *Journal of the History of Biology*, 19, 79-130.
- Reif, W.-E. (1993). Afterword. In: O. Schindewolf and W.-E. Reif, eds., *Basic questions in palaeontology*. Chicago: University Press, pp. 435-453.
- Reif, W.-E., Junker, T. and Hossfeld, U. (2000). The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis. *Theory in Bioscience*, 119: 41-91.
- Reisz, R. R. and Head J. J. (2008). Turtle origins out to sea. *Nature*, 456:450-451.
- Rice, S. A. (2007). *Encyclopedia of Evolution*. Facts On File. New York.
- Richmond, M. L. (2015). A scientist during wartime: Richard Goldschmidt's internment in the U.S.A. during the First World War. *Endeavor*, 39(1): 52-62.
- Rieppel, O. (2001). Turtles as hopeful monsters. *Bioessays*, 23:987-991.
- Rieppel, O. (2012). Karl Beurlen (1901-1985), Nature mysticism, and Aryan Paleontology. *Journal of the History of Biology*, 45: 253-299.
- Rieppel, O. and Grande, L. (1994). Summary and comments on systematic pattern and evolutionary process. In: L. Grande and O. Rieppel, eds., *Interpreting the hierarchy of nature - from systematic patterns to evolutionary process theories*. Academic Press, pp. 133-171.
- Rigby, J. K. (2006). Memorial to Norman Dennis Newell (1909-2005). *Geological Society of America Memorials*, 35: 13-16.
- Robbeck, H. E., Maley, C. C. and Donoghue, M. J. (2000). Taxonomy and temporal diversity patterns. *Paleobiology* 26: 171-187.
- Romer, A. S. (1947). Vertebrate Paleontology. University of Chicago Press, Chicago. 3d edit.
- Ronshaugen M., McGinnis, N. and McGinnis, W. (2002). Hox protein mutation and macroevolution of the insect body plan. *Nature*, 415: 914-917.
- Rudge, D. W. (2005). The Beauty of Kettlewell's Classic Experimental Demonstration of Natural Selection. *BioScience*, 55(4): 369-375.
- Ruse, M. (2009). Punctuations and Paradigms: Has Paleobiology Been Through a Paradigm Shift? In: D. Sepkoski and M. Ruse, eds., *The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleobiology*. Chicago: University of Chicago Press, pp.518-528.
- Ruse, M. (2013). Introduction. In: M. Ruse, ed., *The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought*. Cambridge University Press, pp 1-31.

- Sanz, J. L. (2006). Algunos conceptos básicos en el pasado y presente de la paleontología evolutiva española. *eVolución*, 1 (1): 47- 56.
- Sanz, J. L. (2007). *Los cazadores de dragones. Historia de los descubrimientos de dinosaurios*. Editorial Ariel, Barcelona.
- Sanz, J. L. (2009). Fósiles, cultura e historia de la vida. In: C. López-Fanjul, coord., *El alcance del darwinismo. A los 150 años de la publicación de "El origen de las especies"*. Colegio Libre de Eméritos, pp. 36-86.
- Sanz, J. L. (2009b). Historia conceptual de los dinosaurios. *Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Salas de los Infantes, Burgos, pp 167-176.
- Sanz, J. L., Bonaparte, J. F. and Lacasa, A. (1988). Unusual Early Cretaceous birds from Spain. *Nature*, 331: 433-435.
- Sanz, J. L., Pérez-Moreno, B. P., Chiappe, L. M. and Buscalioni, A. D. (2002). The birds from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Province of Cuenca, Spain). In: L. M. Chiappe and L. Witmer, eds. *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*. University of California Press, Berkeley, pp. 209-229.
- Schaeffer, B. (1952). Rates of Evolution in the Coelacanth and Dipnoan Fishes. *Evolution*, 6: 101-11.
- Schindewolf, O. H. (1962). Neue Systematik. *Palaeontologische Zeitschrift*, 36, 59-78.
- Schindewolf, O.H. (1993). *Basic Questions in Paleontology: Geologic time, organic evolution, and biological systematics* (Translated Judith Schaefer; Ed. W.-E. Reif) (University of Chicago Press, Chicago). Originally published (1950) as *Grundfragen der Paläontologie* (E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart).
- Schoch, R.R. (2010). Riedl's burden and the body plan: selection, constraint, and deep time. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 314(1):1-10.
- Seilacher, A. (1970). Arbeitskonzept zur Konstruktion-Morphologie. *Lethaia*, 3: 393-396.
- Seilacher, A., (1973). Fabricational noise in Adaptive Morphology. *Systematic Zoology*, 22: 451 -465.
- Seilacher, A. (1998). Patterns of macroevolution: how to be prepared for extinction. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, 327: 431-440.
- Seilacher, A. (2013a). Cyclism revisited: extinction and 'Achilles Heels' keep diversification in check on macroevolutionary time scales. *Historical Biology*, 25 (2): 239-250.
- Seilacher, A. (2013b). Patterns of macroevolution through the Phanerozoic. *Palaeontology*, 56: 1273-1283.
- Seilacher, A. and Gishlick A. D. (2014). *Morphodynamics*. CRC Press.
- Sepkoski, D. (2005). Stephen Jay Gould, Jack Sepkoski, and the 'quantitative revolution' in American paleontology. *Journal of the History of Biology*, 38: 209-237.

- Sepkoski, D. (2009). The Emergence of Paleobiology In: D. Sepkoski and M. Ruse, eds., *The Paleobiological Revolution*. University of Chicago Press, pp. 15-42.
- Sepkoski, D. (2012). *Rereading the Fossil Record: The Growth of Paleobiology as an Evolutionary Discipline*. University of Chicago Press.
- Sepkoski, D. (2014). Paleontology at the “high table”? Popularization and disciplinary status in recent paleontology. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 45: 133–138.
- Sepkoski, D. and Ruse, M. (2009) Introduction: Paleontology at the High Table.In In; D Sepkoski and M Ruse, eds., *The Paleobiological Revolution*. University of Chicago Press, pp. 1-14.
- Sepkoski, J. J.Jr. and Kendrick, D. C. (1993). Numerical experiments with model monophyletic and paraphyletic taxa. *Paleobiology*, 19: 168-184.
- Shanahan, T. (2011). Phylogenetic inertia and Darwin’s higher Law. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 42: 60–68.
- Simpson, G. G.1937. Patterns of phyletic evolution. *Geological Society of America Bulletin*, 48: 303–314.
- Simpson, G. G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia Univ. Press.
- Simpson, G. G. (1953). *The Major Features of Evolution*. New York: Columbia University Press.
- Simpson, G. G. (1960). The History of Life. In: S. Tax, ed., Evolution after Darwin. Vol. 1. The evolution of life. Univ. of Chicago Press, Chicago, pp. 117-180.
- Stanley, S. M. (1979). Macroevolution: Patterns and Process. W. H. Freeman, New York.
- Stern, C. (1967). *Richard Benedict Goldschmidt 1878—1958. A Biographical Memoir*. National Academy of Sciences USA, pp.139-192.
- Swann Lull, R. (1917). *Organic Evolution: a Text-Book*. MacMillan Co. 2nd Edition, 1927.
- Theissen, G. (2006). The proper place of hopeful monsters in evolutionary biology. *Theory in Biosciences*, 124: 349–369.
- Theissen, G. (2009). Saltational evolution: hopeful monsters are here to stay. *Theory in Biosciences*, 128:43–51
- Theissen, G., (2010). Homeosis of the angiosperm flower: studies on three candidate cases of saltational evolution. *Palaeodiversity* 3 (Suppl): 131–139.
- Trueman, A.E., (1922). The use of *Gryphaea* in the correlation of the Lower Lias. *Geological Magazine*, 59: 256–268
- Turner, D. D. (2014). Philosophical Issues in Recent Paleontology. *Philosophy Compass*, 9: 494–505.
- Wake, D.B: (2002). On the scientific legacy of Stephen Jay Gould. *Evolution*, 56(11): 2346.

- Weber, B. H. (2013). Complex Systems Dynamics in Evolution and Emergent Processes. In: B.G. Henning and A. Scarfe, eds., *Beyond Mechanism: Putting Life Back Into Biology*. Lexington Books, pp. 67-74.
- Westoll, T. S. (1944). The Haplolepididae, a New Family of Late Carboniferous Fishes: A Study in Taxonomy and Evolution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 83: 1-122.
- Westoll, T. S. (1949). On the Evolution of the Dipnoi. In: G. L. Jepsen, G. G. Simpson and E. Mayr, eds., *Genetics, Paleontology and Evolution*. Princeton: Princeton University Press, pp. 121-84.
- Westermann, G.E.G. (1971). Memorial to Otto H. Schindewolf, 1896-1971. *The Geological Society of America, Memorials* 1971: 1-4.
- Wiedmann, J. (1969). The heteromorphs and ammonoid extinction. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 44: 563-602.
- Williams, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Willmann, R. (2003). From Haeckel to Hennig: the early development of phylogenetics in German-speaking Europe. *Cladistics*, 19: 449–479.
- Witteveen, J. (2011). The Softening of the Modern Synthesis. Book Rev: Julian Huxley: Evolution: The Modern Synthesis; The Definitive Edition. M. Pigliucci and G. B. Müller, eds., Evolution—The Extended Synthesis. *Acta Biotheoretica*, 59: 333–345.
- Wuketits F. M. (2015). Charles Darwin, Paleoanthropology, and the Modern Synthesis. In: W. Henke and I. Tattersall, eds., *Handbook of Paleoanthropology*. Springer-Verlag Berlin. Heidelberg, pp 97-126.
- Zamora, C. (2002). Evidencias a favor de la evolución. In: M. Soler, ed., *Evolución: la base de la biología*. Proyecto Sur de Ediciones, S.L., pp. 57-74.
- Zimmer, C (2008). The Evolution of Extraordinary Eyes: The Cases of Flatfishes and Stalk-eyed Flies. *Evolution: Education and Outreach*, 1:487–492.

## CONTESTACIÓN DE LA EXMA. SRA. D<sup>a</sup> ANA CRESPO DE LAS CASAS

*Excelentísimo Sr. Presidente,  
Excelentísimos compañeros académicos,  
Señoras y señores,*

Quiero expresar mi agradecimiento al Presidente de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (RAC) por haberme designado para hacer la contestación al discurso pronunciado por el nuevo Académico Numerario, el Profesor José Luis Sanz y así recibirle formalmente en la Academia.

Es un honor y una responsabilidad que acepté con mucho gusto. Naturalmente por el significado que tiene este acto y también porque se trata de José Luis Sanz que es una persona a la que admiro y aprecio especialmente.

### **RELACIÓN PERSONAL**

Hace muchos años que conozco a José Luis Sanz. A pesar de haber coincidido escasamente, como estudiantes o profesionales, tenemos una pléyade de amigos comunes, algunos están en esta sala hoy; somos parte de una red social activa basada en los muchos intereses compartidos, las curiosidades en común y unos puntos de vista muy homogéneos como naturalistas. Aunque no esté yo en el ámbito de la dinomanía.

El Profesor Sanz es desde hace años una personalidad reconocida entre los naturalistas españoles. Principalmente por sus aportaciones al conocimiento en el campo de la Paleobiología y la Paleontología en general; espero que este corto parlamento me permita sintetizar adecuadamente los principales datos de su relevante trabajo científico.

Pero José Luis Sanz es también conocido por otros aspectos de su personalidad más allá del campo puramente investigador. Entre ellos su amplia cultura científica y su encomiable capacidad de seducir con lo que narra, muy especialmente cuando habla del mundo de los dinosaurios.

En relación con esto muchos colegas hemos buscado disfrutar con sus relatos, científicos o divulgativos en conferencias y jornadas de puertas abiertas de distintas instituciones. He de decir que a nadie como a él he visto entusiasmar a públicos de cualquier edad y grado de información, hablando de géneros y especies, de catálogos y de nombres latinos. Tal vez porque el misterio de los dinosaurios alimenta la imaginación y la gente no se entretiene en desdeñar lo formal de los considerados “latinajos”. Eso es lo que hace un buen divulgador. José Luis Sanz tiene ese don. Una condición que por cierto recoge la Wikipedia: científico y divulgador español [...etc].

Y algo más sobre las características personales del Profesor Sanz. El estudio de los fósiles lleva inevitablemente parejo entre sus practicantes un cierto sentido aventurero del descubrimiento. Algunos como Pepelu (solo por esta vez usaré el nombre por el que se le conoce ampliamente) lo tienen y lo alimentan sin perder el norte científico. La ciencia geológica facilita previsiones y hasta certezas en relación con los yacimientos y los fósiles que hay que encontrar y dónde hay que buscarlos. Pero algo más, muy emocionante, lo pone el paleontólogo. Y es la ilusión que se liga inevitablemente al hallazgo de un fósil determinado, con una buena parte de intuición. El olfato erudito y apasionado del Profesor Sanz es el último rasgo de su perfil personal al que quería aludir.

## SÍNTESIS PROFESIONAL

José Luis Sanz García (1948), es Catedrático de Paleontología en la Universidad Autónoma de Madrid (desde 1989). Sus estudios universitarios de Licenciatura (1975) y Doctorado (1980) los realiza en la Universidad Complutense de Madrid. Su criterio ponderado ha hecho que desde joven haya tenido responsabilidades en relación con la gestión científica, en evaluación de currículos y proyectos científicos en el ámbito de la biología de organismos y sistemas y también en ciencias de la tierra. Asimismo su actividad profesional ha sido dilatada en el mundo de la divulgación científica y de la museística, en la dirección de museos y como comisario de exposiciones técnicas, particularmente de fósiles de saurios y aves. A lo largo de su carrera investigadora ha trabajado en diferentes centros y universidades de Europa y América; prácticamente en todas las instituciones científicas más reputadas del mundo en el campo de la historia natural. Su actividad investigadora no puede entenderse sin tener en cuenta el mucho tiempo que ha dedicado al trabajo de campo en yacimientos paleontológicos que son sus laboratorios más productivos en Castilla La Mancha, Castilla y León, Rioja, Aragón, Cataluña y región Valenciana.

## PRINCIPALES LOGROS CIENTÍFICOS

El Profesor Sanz ha sido el primer paleontólogo español en abordar de una forma amplia y metódica el registro fósil ibérico de reptiles, especialmente los mesozoicos, un área de investigación extensa que estaba históricamente desocupada en nuestro país. Por tanto su labor fue y ha sido durante los últimos 40 años hacer ciencia prospectando, excavando y estudiando nuevos yacimientos paleontológicos con reptiles que pudieran completar la información de la que se disponía en el resto de Europa occidental. No es que en España estos yacimientos fueran menos notables o más raros. Simplemente es que, entre las muchas debilidades históricas de la ciencia en nuestro país, la atención y el estudio del patrimonio natural no tenía aprecio, salvo excepciones y singularidades, y eso conllevaba una relativa falta de tradición y apoyo. En definitiva la obra de José Luis Sanz tiene el valor añadido de haber sido un pionero de lagartos y aves extinguídas de la fauna española. Puede decirse que, desde mediados de la década de 1970, ha sentado las bases de nuestra información actual sobre diversos linajes de reptiles en el registro fósil ibérico, que han resultado cruciales para entender pasos notables en la filogenia de los vertebrados. José Luis Sanz ha formado parte de grupos multidisciplinares de buenos científicos españoles, y de diferentes países, que tuvieron que convencer, con sus logros y con sus proyectos, de que estos aspectos de la ciencia tradicional no podían desdeñarse; con un alto grado de internacionalidad e interdisciplinariedad en su obra científica, ellos lograron fondos tanto públicos como privados, en diversas administraciones españolas, en la Unión Europea o en los Estados Unidos. El Profesor Sanz así ha formado una brillante escuela de paleontólogos, muchos ya maestros ellos mismos, que ha conseguido situar la dinosauriología española en el mapa internacional y en una posición muy destacada.

Los objetivos de investigación de José Luis Sanz se han centrado principalmente en tres linajes de reptiles. Durante los primeros años de investigación se interesó sobre todo por los notosaurios, viejos reptiles triásicos. Durante los últimos años de la década de 1970 colaboró en Morella (Castellón) en las primeras excavaciones metódicas de dinosaurios que se realizaban en España. A partir de comienzos de la década de los 80 el Profesor Sanz se centra especialmente en dinosaurios no avianos. Pero al descubrir durante esos años el yacimiento de Las Hoyas en la Serranía de Cuenca, amplía su campo de acción también a los dinosaurios avianos. Este de Las Hoyas es un yacimiento paleontológico cretácico de origen continental que hoy constituye una referencia mundial para los estudios faunísticos, florís-

ticos y paleoecológicos en relación con los paleo-humedales de algo más de 100 millones de años (Ma). En ese marco José Luis Sanz se encontró con los fósiles que habían de proporcionar sus trabajos de mayor difusión. Por primera vez aparecían en España, y prácticamente en el mundo, las aves del Cretácico Inferior. Veamos ahora con un cierto detalle.

### ***Reptiles triásicos***

Los notosauroideos constituyen un linaje extinto de reptiles anfibios del Triásico. El Profesor Sanz realizó su tesis doctoral en este grupo de sauropterigios. La tesis fue dirigida por el Profesor Emiliano Aguirre, Académico Numerario de esta Casa. Fue la primera tesis de reptiles fósiles que se realizaba en nuestro país y el fondo de datos de la misma fueron los yacimientos triásicos de la Sierra de Prades en Tarragona. Por primera vez se aplicaban las técnicas de sistemática filogenética, sistemática cladística, en la contrastación de hipótesis de relaciones de parentesco entre los notosauroideos. Los cladogramas obtenidos formulaban o refrendaban hipótesis de gran interés, como la confirmación del origen notosauriano de los plesiosaurios. Por otra parte, como los fósiles nunca vienen solos, sino que se les encuentran con sus diversos contemporáneos, los mismos yacimientos tarraconenses le proporcionaron restos de un pequeño reptil diápsido llamado *Cosesaurus*. Este género había sido propuesto nada menos que como un ancestro de las aves modernas; propuesta que desde el principio pareció chocante. José Luis Sanz y Nieves López Martínez refutan esta hipótesis, también mediante análisis filogenético, y defienden que *Cosesaurus* es un prolacertiforme, y por tanto no ancestro de las aves, lo cual es hoy la hipótesis de general consenso.

### ***Dinosaurios no avianos***

Como ya se ha comentado, las primeras experiencias investigadoras de José Luis Sanz con los dinosaurios datan de finales de los años 1970 y comienzos de los 1980. En los yacimientos morellanos de Castellón describió numerosos restos pertenecientes en su mayor parte al dinosaurio *Iguanodon* y publicó también las primeras evidencias de *Hypsilophodon* en la Península Ibérica. Por aquella época el Profesor Sanz publica diversos restos de dinosaurios del Cretácico Inferior de Salas de los Infantes (Burgos) y de la localidad turolense de Galve. Además, comienza también a trabajar en el estudio de las icnitas de dinosaurios de La Rioja Baja, Burgos y la provincia de Soria.

La primera especie de dinosaurio que se describió en España, precisamente por José Luis Sanz y coautores, pertenece a los yacimientos de Galve. Se trata de *Aragosaurus ischiaticus* que en su momento fue identificado como un camarasaurio. José Luis Sanz también describió el primer dinosaurio saurópodo del Cretácico Superior español, *Lirainosaurus astibiae*, publicado a finales de la década de 1990.

Por entonces, junto con un equipo de colegas españoles y franceses, el Profesor Sanz publica en la revista *Nature* un estudio de huevos de dinosaurios del Cretácico Superior de la provincia de Lérida. Entre las hipótesis más importantes referidas en ese trabajo se puede citar la recurrencia de determinados dinosaurios saurópodos a ciertas zonas de puesta. Parece que este puede ser considerado un fenómeno relativamente común e importante en el ciclo reproductivo de determinados dinosaurios.

Sin duda, los estudios del Profesor Sanz que han alcanzado mayor difusión son los realizados sobre dinosaurios de Las Hoyas (Cuenca), terópodos tanto no avianos como avianos. Entre los primeros, destacan los esqueletos articulados de *Pelecanimimus polyodon* y *Concavenator corcovatus*, ambos publicados, en sendos artículos de la misma prestigiosa revista *Nature*.

*Pelecanimimus* conserva algunos elementos sorprendentes, como el hioídes, el esternón e impresiones tegumentarias. El fósil reveló también otras características inesperadas, incluyendo una mano y un gran número de dientes (más de 200) con una morfología distintiva. Al mismo tiempo, este terópodo de Las Hoyas retiene diversos rasgos primitivos para el conjunto de dinosaurios terópodos ornitomimosaurios. Esta inusual combinación de simplesiomorfías y sinapomorfías permitió proponer una hipótesis de relaciones de parentesco que sitúa a *Pelecanimimus* como el género más basal dentro del clado Ornithomimosauria. Esta hipótesis sigue sin ser refutada. Por otra parte, el estudio de *Pelecanimimus* permitió la formulación de una nueva hipótesis sobre el proceso evolutivo que supuso la pérdida de dientes en los ornitomimosaurios. La hipótesis tradicional suponía una pérdida gradual de dientes en el mencionado proceso. Esta idea de gradualidad fue refutada por Sanz y colaboradores en favor de un proceso de ex-aptación conducente al pico, órgano que ya está presente en los ornitomimosaurios más modernos.

Los carcarodontosaurios, donde se encuadra *Concavenator corcovatus*, constituyen los mayores depredadores dinosaurianos conocidos, y su historia evolutiva temprana parece ser más compleja de lo que se pensaba previamente. Hasta hace relativamente poco, la hipótesis dominante consideraba que los carcarodontosaurios eran típicos habitantes de

Gondwana durante el Cretácico Superior. No obstante, la evidencia reciente de este grupo de grandes terópodos, hallada en Laurasia, ha generado una reevaluación de su diversificación e historia evolutiva temprana.

En este sentido, fue de gran relevancia el hallazgo y estudio por el Profesor Sanz y coautores de *Concavenator corcovatus*. Se trata de un esqueleto casi completo, y bien preservado, de unos seis metros de largo. El análisis filogenético de la especie apoyaba la hipótesis de que el taxón era un miembro primitivo de Carcharodontosauria. Entre las novedades evolutivas que hallaron en el descubierto terópodo destacan dos: (i) el alargamiento de las neurapófisis de dos vértebras presacras, formando una estructura puntiaguda que produce una especie de joroba, y (ii) una serie de pequeñas papilas en la zona caudal del periostio de la ulna (es decir, de uno de los huesos del antebrazo). Los autores formularon una hipótesis de homología de estas papillas con las correspondientes a las de las aves modernas. En mayor detalle, la hipótesis tiene en cuenta que en las aves modernas, las papillas están relacionadas con la zona de inserción de un ligamento folicular; este ligamento conecta las plumas remeras a la región intermedia del ala. Debido a que las escamas no tienen folículos, Sanz y coautores consideraron que las estructuras presentes en las ulnas de *Concavenator* indican la existencia, en este carcarodontosaurio, de estructuras tegumentarias homólogas a las plumas de las aves modernas. Se trataría así de estructuras ancestrales a las plumas o “protoplumas”.

El gran alcance de esta hipótesis radica en que, de ser correcta tal como se sostiene en el artículo de una revista tan sobresaliente como es *Nature*, el marco filogenético para la presencia de estructuras tegumentarias no escamosas, homólogas de las plumas, en los dinosaurios terópodos, se extendería hasta el clado Neotetanurae, ampliando considerablemente el rango sistemático y evolutivo para explicar el origen de las plumas en los dinosaurios terópodos. De hecho, la evidencia proporcionada por *Concavenator* es congruente con la hipótesis que sugiere la presencia de faneras, también homólogas a las plumas, en el ancestro común de todos los dinosaurios.

### **Dinosaurios avianos (Aves)**

Es obligado aquí resaltar la relevancia del yacimiento de Las Hoyas de Cuenca.

El descubrimiento y publicación de las aves de Las Hoyas por Sanz y coautores constituyó una novedad científica importante dentro del mundo de la paleontología y de la historia macroevolutiva de las aves en general.

El primer artículo publicado fue el de *Iberomesornis*, que constituyó un auténtico “bombazo”, tanto científico como mediático. Incluso Isaac Asimov dedicó un artículo a la nueva ave cretácica española con el título “El volador más antiguo”. Las razones de esta expectación eran comprensibles: durante años el único registro conocido de las aves primitivas era, por un lado, el de *Archaeopteryx*, del Jurásico Superior alemán (entorno a 150 Ma), y por otro las llamadas Odontornitas (aves con dientes) del Cretácico Superior norteamericano (de unos 90 Ma). Es decir, no se tenían fósiles de un lapso de tiempo tan extenso como 60 Ma. Y esa carencia de información empírica afectaba a algo tan relevante como es la transición macroevolutiva entre las aves jurásicas y las aves cretácicas tardías. Las investigaciones de Sanz sobre las aves de Las Hoyas llenaron la información ausente hasta entonces y permitieron la formulación y contrastación de hipótesis. Los citados hallazgos permiten por un lado interpretar los cambios morfológicos operados en las aves durante el Cretácico Inferior, y por otro formular una hipótesis sólida sobre el origen del vuelo moderno. En otras palabras el Profesor Sanz y sus colaboradores establecieron nuevas hipótesis de referencia en la historia macroevolutiva temprana de las aves. Estas interpretaciones se publicaron en cuatro artículos que aparecieron en *Nature* y uno en *Science*.

La inclusión de *Iberomesornis* en los cladogramas de aves basales que se manejaban a finales de los años ochenta generó tres resultados filogenéticos principales: (i) el reforzamiento de la hipótesis del origen dinosauriano de las aves, (ii) la definición y diagnosis del clado Ornithothoraces, grupo hermano de *Archaeopteryx*, (iii) la refutación definitiva de la hipótesis de una dicotomía basal en las relaciones filogenéticas de las aves.

La repercusión de estas investigaciones del Profesor Sanz a partir del registro aviano de Las Hoyas, junto con los resultados de la investigación del material del Cretácico Inferior chino, ha permitido un cladograma de una elevada estabilidad topológica de las relaciones basales avianas.

A estas aportaciones filogenéticas cabe añadir los resultados paleobiológicos conseguidos también por Sanz y colaboradores. Especialmente lo ya aludido en relación con la historia evolutiva del vuelo. La reconstrucción filogenética propuesta permitió tener una resolución suficiente para inferir la secuencia de transformación de caracteres morfológicos, a lo largo de la historia del linaje aviano.

Así, sobre esta topología filogenética abordaron las hipótesis comentadas sobre el origen y desarrollo del vuelo moderno. Las aportaciones realizadas a este respecto por Sanz y coautores se refieren a la transición entre la condición voladora primitiva representada por *Archaeopteryx* (retención

de un módulo locomotor corredor, prefiguración del módulo locomotor pectoral), y la de las aves Neornithes (alianza entre los módulos locomotores caudal y pectoral, desacoplamiento entre los módulos locomotores caudal y de las extremidades posteriores). Una sólida discusión y un relativamente elevado número de datos les conduce a mantener que *Iberomesornis* representa un estadio biomecánicamente intermedio entre ambos.

Sobre las mismas bases empíricas y la interpretación filogenética, los autores se permitieron realizar dos aportaciones muy originales relativas a la evolución del vuelo; éstos han sido avances científicos de calado en la interpretación funcional de un recurso evolutivo trascendente como es este.

#### (i) Evolución del álula

*Eoalulavis hoyasi*, una especie también descubierta por Sanz y colaboradores, presenta el álula más antigua conocida en el registro fósil. Su naturaleza (número de plumas, estructura y posición de las mismas) les permitió inferir que las aves primitivas, de unos 125 Ma, habían alcanzado ya determinadas habilidades voladoras (eliminación de la pérdida de sustentación durante el frenado) semejantes a las de los Neornithes.

El álula consiste en un pequeño número de plumas conectadas al primer dedo de la mano en aves actuales. Esta estructura se encontró también, por vez primera, en las aves de Las Hoyas. Este hallazgo propició que los estudios del Profesor Sanz y sus colaboradores se dirigieran a analizar las propiedades aerodinámicas del álula en las aves actuales, y a realizar experimentos con maquetas en túneles aerodinámicos. El álula es un recurso para aumentar la sustentación cuando un ave tiene que frenar en el aire “verticalizando” las alas. Este recurso volador implica la capacidad para realizar un vuelo con una mayor funcionalidad y seguridad. Así es que, según la interpretación de Sanz y sus coautores, algunas de las piruetas que realizan las aves actuales ya podríamos haberlas observado en aves de hace 125 Ma. Dato muy a tener en cuenta por el mago del cine Steven A. Spielberg.

#### (ii) Disminución macroevolutiva de la *carga de ala*

La carga de ala es también un factor significativo para la caracterización del vuelo en las aves. Consiste en la relación entre la superficie de sustentación de las alas con relación a su peso, y es característica en una especie dada. Los estudios del Profesor Sanz y sus colaboradores concluyen que la carga de ala disminuyó en la transición macroevolutiva entre los dinosaurios no avianos y las aves, facilitando, probablemente, la aparición de un vuelo cada vez más eficaz. En esquema: de los ancestros no voladores

se podría pasar a los voladores primitivos (*Archaeopteryx*) y de estos a los voladores modernos ancestrales (aves de Las Hoyas) y el tercer nivel de eficiencia sería el de los principales voladores entre los linajes de las aves actuales.

(iii) Por último, las aves del Cretácico Inferior parecen mantener la condición primitiva en el morfotipo elíptico de alargamiento, que posteriormente dará lugar a otros morfotipos especializados que ahora podemos observar en las aves actuales.

## COMENTARIOS EN TORNO AL DISCURSO

El Discurso que acaba de pronunciar el nuevo Académico es una brillante revisión histórica del principio científico de la evolución a través de la paleobiología; se vierte en esta revisión la experiencia de un paleontólogo que conoce la historia de la biología con precisión y se mueve con flexibilidad y corrección manejando los conceptos más recientes de la biología moderna y particularmente de la taxonomía integrativa. Como paleontólogo ha manejado, además, con el máximo rigor científico los conceptos geológicos, en especial los estratigráficos más actuales. La calidad del trabajo ha sido felicitada de forma unánime por los compañeros Académicos de la Sección de Naturales, felicitación a la que me uno, y ha sido recibida con los parabienes de la Junta Directiva de esta Casa. Como es preceptivo haré a continuación unos comentarios sobre el contenido y sobre la temática desarrollada en el texto y necesariamente mis ideas tendrán el sesgo que procede de una perspectiva que es “neontológica”. Confieso que no sabía, o no recordaba, como podía llamarse brevemente a los campos de investigación que se ocupan de la evolución a partir de los datos que proporcionan los organismos vivos en el tiempo presente. En esta lección magistral, he aprendido, entre otras cosas, que los que trabajamos en la evolución de los organismos contemporáneos, somos neontólogos. Notarán ustedes que con esta respuesta, estoy iniciando una campaña para dejar de considerarme una simple micóloga o liquenóloga, convirtiéndome en una filogenetista neontológica que tiene mucho más *glamour*.

Obviamente esta connotación quiere ser una disculpa por si se echase de menos un enfoque de la lectura más versado en otras vertientes e intereses. Dicho esto me apresuro a afirmar que paleobiólogos y neontólogos, pretenden entender ambos, con distintos datos, la evolución de las especies sobre la tierra; en los dos casos investigando en la biología evolutiva de los organismos.

El trabajo desarrollado por el nuevo Académico Numerario nos ha permitido seguir el relato de lo que se ha ido planteando históricamente la paleobiología, y nos ha situado en el mundo científico de hoy. No cabe duda de que la paleobiología es una ciencia de plena actualidad. Y a este respecto conviene dejar sentado que su aportación resulta imprescindible para entender el proceso evolutivo en su conjunto. Tanto ahora como hace un par de siglos. Por más que se hayan desarrollado nuevas aproximaciones metodológicas y que éstas hayan proporcionado nuevos datos, la información de los fósiles es imprescindible.

Dentro de ciertos márgenes la identificación de las especies vivas conocidas puede hacerse ya leyendo su etiqueta molecular, su DNA-Barcode. Asimismo es muy probable que, tras el desarrollo de las técnicas de amplificación y secuenciación de ADN antiguo, desarrolladas por Svante Pääbo, en el Instituto Max Planck en Leipzig (Alemania), algunas especies fósiles también puedan identificarse pronto por su etiqueta molecular. Sin embargo intuyo que el trabajo fundamental de casi todos los paleobiólogos seguirá apoyándose en la interpretación de procesos y patrones a través de los caracteres morfológicos y ecológicos de los fósiles. El ADN de la mayoría de los materiales fosilizados, por diferentes razones, posiblemente no será disponible nunca. Así es que creo que los paleontólogos seguirán siendo necesarios por mucho tiempo. Incluso si pudiera obtenerse el ADN de todos los organismos, pretéritos y contemporáneos el estudio evolutivo y la sistematización de la diversidad biológica es diferente de la identificación y el etiquetaje o nomenclatura. Para ello Paleontólogos y Neontólogos, cada vez con mejores herramientas, seguirán aportando conocimiento clave para entender la diversidad de la vida y su evolución.

## **FILOGENIA CLADÍSTICA: PALEONTOLÓGICA Y NEONTOLÓGICA**

A continuación me referiré a aspectos metodológicos en relación con la biología sistemática, lo que hoy llamamos, seguramente con mayor propiedad, Taxonomía Integrativa. Por cierto, esta es la terminología que recoge en un informe bastante reciente la Academia Leopoldina; este documento, como otros de la Academia germana, ha sentado cátedra en una materia que ha sufrido un cambio revolucionario por causa de ciertos desarrollos tecnológicos.

El discurso del Profesor Sanz pone sobre la mesa el esfuerzo de estudio e investigación que hacen los naturalistas, paleontólogos o neontólogos,

desde que el concepto darwiniano de evolución se implanta en la biología. El objetivo prioritario es entender mejor las relaciones evolutivas entre tales especies. Las teorías de los últimos dos siglos, muchas veces han sido forzosamente especulativas; en ocasiones por falta de datos y, en otras por falta de un método de análisis adecuado. Durante el período de nacimiento de la biología moderna y hasta aproximadamente los años 50 del siglo pasado, se producen auténticos enfrentamientos dialécticos en este mundo científico. Por cierto fueron hasta pasionales los que se produjeron entre los considerados entonces biólogos modernos, y los naturalistas, es decir los sistemáticos, estudiósos de la diversidad existente. Pero la polémica también afectaba a los paleobiólogos que también figuraban entre los señalados como representantes de aproximaciones pre-científicas al conocimiento.

Como se recoge en el discurso, lo que sabemos sobre el proceso evolutivo ha avanzado mucho desde Darwin. Pero deja claro como no puede ser de otra manera, que a pesar de los espectaculares progresos no ha habido que corregir nada de lo fundamental de la hipótesis darwiniana. Con todo, quedan enormes incógnitas en torno a la evolución, algunas increíblemente básicas. Desentrañar con detalle la evolución de la vida sobre este planeta es todavía una tarea ardua.

Creo que esto no se logrará con avances que se obtengan siguiendo un solo camino; ni siquiera si este camino es el de jugar con el análisis de los big-data, que a veces se presenta como una solución mágica. Efectivamente tener muchos datos, de todo tipo, sitúa también a la biología evolutiva, en un mundo nuevo. Muy prometedor. Pero la producción de datos útiles y de calidad, requiere hipótesis e ideas para descubrir las fuentes de caracteres y el interés de los mismos. Y esta fase es la más crítica. Luego, eso sí, es imprescindible que produzcamos datos y por supuesto que podamos manejarlos bien y que encontremos las mejores y más eficientes herramientas estadísticas para su explotación.

El progreso casi seguro vendrá de la fusión de conocimientos y fuentes diversas y desde planteamientos e investigaciones que se aborden en todos los niveles de integración que pueden reconocerse en las ciencias de la naturaleza. Solo como modelo, llamo la atención de nuevo sobre la elegancia del trabajo experimental acerca del vuelo de los dinosaurios que realizó el Profesor Sanz en los laboratorios de una escuela de ingeniería y en colaboración con ingenieros expertos de distintos campos. Me consta que estos avances científicos fueron presentados en esta Real Academia en una magistral conferencia del Prof. Sanz y los ingenieros implicados.

Me detengo en una reflexión sobre la aproximación metodológica a los estudios sistemáticos integrativos. Lo hago ante el cladista convencido que es José Luis Sanz. La reflexión ayudará a entender por qué eran irreconciliables los llamados “biólogos modernos” y los naturalistas a los que fueron arrinconando como “historiadores”. En realidad, la gran acusación que les hacían los modernos a los clásicos era que carecían de suficiente objetividad y que sus hipótesis no eran contrastables. De hecho, no sin cierta soberbia, quedaba claro que la biología iba por un lado, el lado científico, y la “historia natural” por otro, no científico en sentido estricto. De los biólogos modernos contendientes en la batalla, viene una primera solución; instrumentada mediante el ascenso al ámbito de la ciencia moderna de un entomólogo clásico, el alemán Emil Hans Willi Hennig (1913-1976). El considerado padre de la sistemática filogenética o cladística. Por cierto que el término “cladística” en el sentido original se refiere a esta aproximación estadística desarrollada para el análisis filogenético, aunque posteriormente se utilice con un sentido mucho más amplio en estadística.

La herramienta de Hennig funcionó para el estudio de los dípteros; la posibilidad de objetivar el uso de los caracteres atribuyéndoles una valoración neutra, tuvo un importante impacto en sus contemporáneos norteamericanos y posteriormente se adopta en estudios filogenéticos diversos. Hasta entonces, y en gran medida a partir de interpretaciones basadas en el registro fósil, los procesos macro-evolutivos se formulaban y se discutían según el mejor saber y entender de los observadores partiendo de consideraciones y presupuestos especulativos. Los observadores, en muchos casos, eran rigurosos científicos, conocedores de cuanto se sabía en la época. Y muchas de sus propuestas han resultado correctas a posteriori. Pero las hipótesis, basadas en escasas medidas y en valoraciones subjetivas de los caracteres, ciertamente no podían resistir la discusión científica.

La cladística fue desde entonces el gran avance metodológico para el estudio filogenético de la diversidad actual y pretérita de los organismos. El método cladístico utiliza como nuevos caracteres o nuevo estado de un carácter las “propiedades derivadas compartidas” (sinapomorfias) de los organismos que se están estudiando. Al ser un análisis estadístico, resulta tanto más útil cuando se puede aplicar a tamaños de muestra significativos. Complementariamente resulta también crítico que los caracteres sean sencillos y presenten variaciones fácilmente apreciables. Porque es preciso asumir que cada carácter en el análisis tendrá diferentes estados, por ejemplo: solo dos estados o posibilidades si se considera presencia o ausencia. O bien tres estados posibles, por ejemplo rizoide ramificado,

rizoide escuarroso, rizoide ausentes. O cuatro o cinco o más estados dependiendo de lo que convenga considerar en las circunstancias de cada carácter y de cada problema.

Así en un análisis estudiando hongos filamentosos, si todas las muestras o especímenes presentan rizoides escuarrosos, se concluye que este tipo de ramificación radicular es una plesiomorfía del grupo de análisis. Cuando aparece un rasgo diferente en alguna muestra, por ejemplo un individuo que tiene los rizoides no escuarrosos sino con otro tipo de ramificación, se considera que éste ha sufrido un cambio derivado. Al carácter nuevo se le llama apomorfía o apomórfico. La aparición de la apomorfía permite asumir que se forma un grupo nuevo en el cual todos los elementos que lo conformen tendrán ese carácter (sinapomorfía). Los análisis cladísticos se acomodan muy bien a ser representados en forma de árbol con ramas (de ahí su nombre). Esta representación es muy acorde con el concepto de árbol de la vida, por lo que ha tenido un evidente éxito, incluso en el imaginario popular. De hecho ya se usó por autores pre-darwinianos y por el propio Darwin como representación gráfica.

Cuando es viable disponer de muestras suficientes y de interpretación inequívoca de los caracteres, los análisis cladísticos o filogenéticos proporcionan datos que permiten reconstruir objetivamente una topología de las relaciones evolutivas o filogenética. Con estas bases los naturalistas desde la segunda mitad del siglo XX, han aportado hipótesis muy sólidas sobre las relaciones evolutivas en distintos grupos de seres vivos. Tanto en paleontología como en neontología se han utilizado caracteres morfológicos (macro y micromorfológicos) unas veces recurriendo a muestreos al azar sin elegir el tipo de caracteres y otras seleccionando los de mayor impacto selectivo como pueden ser los caracteres reproductivos. También tuvieron sus épocas doradas los caracteres metabólicos (metabolitos secundarios) como fuentes de datos filogenéticos.

Pero el uso de los caracteres fenotípicos presenta problemas evidentes. El primero es la dificultad para valorar si un carácter es hereditario o adaptativo. Como no podía ser menos esto condujo a discusiones y refutaciones que se describen en la revisión del Profesor Sanz. El tamaño del muestreo puede ser también limitante; la homoplasia (caracteres que, sin serlo, parecen homólogos y por tanto comparables) es otro riesgo. Además hay tipos y grupos de organismos o de muestras muy complicados de tratar. Pensemos en los que ofrecen pocos caracteres perceptibles, por ejemplo los hongos o los muchísimos seres uni o paucicelulares.

## **EL ADVENIMIENTO DEL ADN COMO FUENTE DE DATOS PARA LA FILOGENIA**

Por todas estas razones, en muchos casos fuertemente restrictivas, a finales del siglo pasado se aplicaba el análisis cladístico en algunos grupos biológicos pero no en otros. En paleobiología la cladística resulta una modernización muy importante; muchos paleobiólogos modernos, entre ellos el Profesor Sanz lo aplican con notable éxito.

Sin embargo, los desarrollos tecnológicos permiten nuevas aproximaciones al problema en el caso de los neontólogos. En la década de los 90 el ADN de los organismos vivos se hace ampliamente disponible como fuente de caracteres hereditarios, sencillos, variables y abundantes. Con una fuente de datos como las secuencias de ADN se consigue aplicar más eficientemente la metodología cladística. La prueba es que las reconstrucciones filogenéticas obtenidas a partir de estos caracteres cristalizan en amplios consensos; y las polémicas y batallas dialécticas entre científicos y escuelas de neontólogos, que casi llegaron a ser cruentas, se van transformando en simples discusiones, en el sentido anglosajón de la palabra.

Parecería que a los paleobiólogos les está vedado utilizar la tecnología que se fundamenta en los datos del ADN. Nada más inexacto. Cuando se analiza un grupo actual de organismos observando sus diferencias en los marcadores de ADN, se está haciendo un análisis histórico, también paleohistórico, de las variaciones que se han producido en ese organismo y en sus teóricos predecesores. En teoría desde el ancestro común a todos los organismos. El camino filogenético que se deduce o se infiere en un análisis, va derivando formas nuevas de las anteriores o más primitivas. Así pues en los nudos o derivaciones previas estarían “virtualmente” situados los ancestros extinguidos. De hecho en muchos modelos se sitúan las especies fósiles de manera hipotética, por ejemplo, para documentar una datación, como veremos más adelante. Y también al contrario, como se comenta en el discurso del Profesor Sanz, análisis moleculares recientes, reconstruyendo la filogenia de aves contemporáneas, han refrendado o refutado filogenias anteriores basadas en datos paleobiológicos.

Abundando en el éxito que la fuente de datos del ADN ha producido en el avance del conocimiento filogenético, se puede hablar del progreso evidente de la modelización evolutiva de la diversidad de las especies y linajes conocidos. Hoy por hoy existe una robusta Taxonomía Integrativa, que aúna las diversas fuentes de datos, en prácticamente todos los grupos biológicos. A pesar de la condición inevitablemente discrecional que tiene

la atribución de las categorías taxonómicas, la filogenia molecular es una herramienta que permite objetivaciones impensables hace pocos años. Una de ellas es la asignación a los distintos taxones de rangos numéricos o intervalos de variabilidad genética de marcadores seleccionados.

Y otra, objetivación no menos importante en la presente ocasión, es la asignación de referencias temporales de magnitud a las citadas categorías taxonómicas. Esto último muy condicionado al desarrollo de la paleobiología y la identificación de fósiles para conseguir aproximar los tiempos evolutivos con la precisión requerida por el reloj molecular.

## **LOS LÍMITES EN FILOGENIA: FILOGENIA SIN ADN O FILOGENIA SIN FÓSILES**

La gran herramienta de los últimos veinte años es la posibilidad de obtener secuencias de ADN muy fácilmente; en cualquier laboratorio dedicado a los estudios taxonómicos. Pero la filogenia inferida del análisis de las secuencias, que se suele denominar filogenia molecular, no es tampoco la solución perfecta. De hecho es sólo una aproximación estadística, muy solvente y poderosa pero con muchos defectos en el muestreo y con datos siempre insuficientes. Y desde luego con problemas de homoplásia importantes. Nunca se sabe si un estado (adenina, timina, guanina, citosina y/o “gap”) en cualquier posición (posición homóloga es equivalente a carácter) es estado ancestral o derivado, es decir los sobreescritos de cualquier secuencia son impredecibles. Lo que hoy es una adenina, puede haberse sobreescrito muchas veces y entonces no se trataría de una única variación en el análisis. Ciertamente, en secuencias moderadamente variables, los grandes números minimizan los errores. Pero el riesgo de error existe. Y las deficiencias en cuanto a los respaldos empíricos son notables.

Aún con todo, los filogenetistas neontológicos disponemos de una poderosa herramienta. Contar con una rica fuente de datos como son las secuencias nucleotídicas y el GenBank, permite descubrir las relaciones evolutivas o de parentesco mediante análisis de parsimonia o similares y graduarlas mediante el cálculo de las distancias genéticas. Eso es un gran progreso de proyección múltiple en cuanto a que significan avances científicos netos e incluso de fuerte impacto social (conservación de la naturaleza, agroalimentación y regulación del consumo etc).

Pero entender mejor la evolución es mucho más que eso. Intentar mayores progresos del conocimiento es parte inherente al oficio de investigador. ¿Servirá la poderosa herramienta ADN para ir más allá? ¿Se puede mediante las variaciones acumuladas en el ADN inferir el tiempo que se ha

tomado la naturaleza para tener tan bellos organismos como las orquídeas o las mariposas o los seres humanos? No, sin los fósiles, o por lo menos no bien, sin los fósiles. ¿Se puede mediante el ADN comprender cómo se heredan los caracteres fenotípicos? No, sin los fósiles. ¿Se puede entender cómo y porqué se producen las extinciones locales o masivas? No, sin los fósiles. ¿Se puede entender la dispersión geográfica de los linajes o de los taxones? No, sin los fósiles. ¿Se puede simplemente corregir con seguridad la homoplásia en los sobreescritos en cualquier secuencia instrumental? No, sin los fósiles. Y otras muchas preguntas más, que posiblemente solo puedan ser interpretadas a la luz de la paleobiología.

Es obligado hacer referencia a la noción de “reloj molecular”. Está fue una técnica que produjo un gran impacto científico y también mediático en el último cuarto del siglo XX, al tiempo que se desarrollaban los primeros pasos de los análisis filogenéticos moleculares. La técnica asumía que la tasa de cambio evolutivo de cualquier proteína e incluso cualquier secuencia de ADN era aproximadamente constante en los distintos linajes filogenéticos a lo largo del tiempo, y coincidía con la tasa evolutiva de divergencia, basada en la evidencia fósil. Se concluyó así que si el ADN da la misma información sobre el tiempo, tenemos un reloj mucho más cómodo que nos dejaba libres de tener que seguir prospectando y estudiando los fósiles. Era pues algo parecido a la panacea. En un extraordinario tirón eufórico, se ultimaron excelentes programas de análisis de la variabilidad genética para datar. Y se escribieron brillantes ensayos y novelas sobre este avance.

Sin embargo, conforme fueron analizándose distintos organismos y linajes, y se fue nutriendo de datos el banco de genes (GenBank), la hipótesis de la constancia de la tasa de cambio se demostró falsa como hipótesis general. Los cambios o mutaciones que sufre el genoma de un organismo ocurren con frecuencias bastante heterogéneas; no sólo entre distintos linajes sino en las distintas regiones de un genoma dado. En otras palabras la herramienta perfecta para datar la aparición (y extinción) de los linajes sobre la tierra no resultó la panacea. Pero si muy útil. Sin entrar en detalles, combinando la técnica de reloj molecular con fósiles perfectamente datados y caracterizados se puede “poner en hora” el reloj molecular. Esto implica que la identificación de los materiales fósiles sigue siendo crucial y también que la taxonomía integrativa en los parientes actuales tiene que estar bien afinada.

Esto es lo mismo que decir que en las dos orillas, entre el presente y el pasado, los investigadores tienen que acertar en cuanto a las homologías que es preciso hacer; las homologías se infieren del estudio comparativo de los caracteres. En fósiles y en organismos contemporáneos. Sobre esa

investigación “clásica” (generalmente de caracteres morfológicos) hay que basarse para reconocer un fósil como perteneciente o antecesor de un linaje contemporáneo concreto y colocarlo en el nodo o bifurcación de la rama del árbol resultante de la filogenia molecular. Este proceso metodológico tiene una componente especulativa. Una vez más será menos difícil cuantos más caracteres puedan ser recogidos en el análisis. Y cuanto mayor sea la muestra también en ambas orillas. Investigar en vertebrados es menos especulativo que hacerlo con hongos. Utilizar modelos filogenéticos basados en estudios cladísticos sólidos de los materiales fósiles es lo más deseable pero infrecuente. Cualquier neontólogo de vertebrados querría trabajar con las filogenias cladísticas de José Luis Sanz; en buena parte lo están haciendo ya desde hace tiempo, con sus datos y también con los de otros distintos grupos de vertebrados. También en plantas Angiospermas y en diferentes taxones de insectos se están contrastando filogenias elaboradas con diferentes materiales de construcción (marcadores moleculares para las especies vivas y diversidad morfológica para las fósiles). Pero en muchos grupos y linajes biológicos las dificultades son mayores y las metodologías de trabajo requieren ajustes.

Para terminar permítanme que recurra al ejemplo de una reciente conversación por email. La anécdota proviene de una conversación en cena de congreso del pasado mes de agosto. En la cena coinciden intencionadamente o no, un paleontólogo y un neontólogo. Este último está claramente frustrado por los mediocres resultados de sus dataciones a partir de la filogenia molecular de su linaje diana. A pesar de manejar una excelente muestra, numerosa y diversa de especímenes vivos y “frescos”, e incluso de los tres fósiles disponibles, el reloj molecular le proporciona datos mediocres con horquillas o incertidumbres muy grandes. Durante la amable cena el neontólogo confirma que su interlocutor, reputado paleontólogo, ha conseguido reunir y trabajar una magnífica colección de fósiles del linaje diana; numerosa, bien conservada y bien referida. En ese grupo biológico, donde los fósiles son raros, y la identificación complicada, tal colección es un material de alto valor; se entiende que bastante rápidamente, en cuanto se repasaron los beneficios del congreso, se produjeron los siguientes mensajes:

#### Neontólogo a paleontólogo:

*“[...] One thing we realized [studying the phylogeny of a group including several thousand species] that we are reaching the limits of what can be done with molecular data of extant taxa only [...]. Since you are studying these new collections of fossils, I was wondering whether you are interested in teaming up with us in order to [...] give us crucial information for our attempts to better understand the evolution of these species.”*

*“[...] Hemos llegado a la conclusión [estudiando la filogenia de un grupo de organismos de varios miles de especies] de que nosotros estamos alcanzando los límites de lo que podemos hacer exclusivamente con los datos moleculares de los taxones actuales. Dado que vosotros estáis estudiando esas nuevas colecciones de fósiles, me preguntaba si estaríais interesados en asociaros con nosotros para facilitarnos la información crucial que necesitamos en nuestra pretensión de tratar de entender mejor la evolución de estas especies.”*

Paleontólogo a neontólogo:

*“We also have reached a stage where we are ready to enter into the proposed collaboration on ‘even grounds’, i.e., you have expert knowledge about [such extant group of organisms] and extensive DNA datasets, and we have a number of unique [...] fossils that have been meticulously scrutinized and polished to a point where we can readily access all the characteristics that can be obtained without destroying the specimens”.*

*“También nosotros hemos alcanzado el punto en el que estamos preparados para abordar la colaboración propuesta en ‘igualdad de condiciones’, es decir, vosotros tenéis experiencia [en este grupo de organismos] e importantes bases de datos de ADN y nosotros tenemos un número de fósiles únicos [...] que han sido meticulosamente procesados hasta el punto de que podemos apreciar todas las características posibles sin destruir los especímenes.”*

Por lo que sé, están en ello.

Quería mostrar con el ejemplo que el diálogo y la cooperación en la biología evolutiva de paleontólogos y neontólogos será muy fructífera. Particularmente en lo que se refiere a filogenia el trabajo cooperativo promete un futuro muy atractivo y así se está demostrando. La evaluación científica del impacto sobre la biodiversidad del presente escenario de cambio climático, requiere entre otras aproximaciones una mejor valoración de estos datos combinados.

En nombre de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales te doy la bienvenida. Con José Luis Sanz la Academia gana un miembro relevante. Y al mismo tiempo la Academia pone a su servicio un espacio de trabajo amable, libre e interdisciplinario. Estoy segura de que el Profesor Sanz será un Académico generoso con su tiempo, en pro de los objetivos institucionales. Bienvenido. He dicho.