

## 36 Primeres teories sobre la història de la vida

### ► Explicacions no científiques de la història de la vida

Les explicacions no científiques sobre el desenvolupament de la vida a la Terra es poden dividir en dos grans grups:

- **Creacionisme:** visió tradicional sobre la història de la vida que continua persistint avui, segons la qual els organismes vius van ser creats per un ésser suprem i s'han mantingut fixos i immutables al llarg del temps. Per aquest motiu, aquestes idees també s'anomenen **fixistes**. Alguns dels factors que expliquen la persistència fins avui d'aquestes idees errònies són:
  - **Lligam amb creences religioses:** els mites dels pobles primitius i la major part de les religions defensen que el món és fruit d'un acte diví de creació relativament recent i que no ha canviat des d'aleshores.
  - **Influència d'Aristòtil:** el filòsof grec més influent en la cultura occidental pensava que les espècies vives estaven ordenades en una escala de complexitat creixent (*scala naturae*) i que eren immutables.
  - **Idees dels científics naturalistes del segle XVIII:** aquests científics van descriure moltes de les adaptacions dels éssers vius, però interpretaven la seva perfecció com a proves de la creació divina.
- **Disseny intel·ligent:** visió actualitzada del creacionisme. Sense fer menció explícita de Déu, aquesta creença apel·la a la necessitat de la intervenció de forces no naturals, d'un dissenyador, per explicar l'extraordinària complexitat que presenten éssers vius.

### ► Noves visions de la història de la vida

Durant els segles XVIII i XIX van persistir les idees creacionistes, però es van produir avenços notables en el coneixement dels éssers vius, molts dels quals posteriorment van facilitar l'elaboració de les primeres teories evolucionistes. Les aportacions més destacades en aquest sentit són:

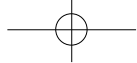
- **Karl von Linné:** botànic suec que va crear un sistema de classificació natural dels éssers vius basat en la nomenclatura binomial i l'agrupament jeràrquic en grups taxonòmics (*regnes, tipus, classes, ordres, famílies, gèneres i espècies*) segons la semblança entre organismes. No obstant això, Linné creia que les espècies eren immutables.
- **Georges Cuvier:** científic francès considerat el pare de la **paleontologia** (la ciència que estudia els fòssils); va ser un dels fundadors de l'anatomia comparada moderna. Va fer les observacions següents:
  - Com més antics són els fòssils, més diferents són de les formes de vida actuals.
  - Estudiant els fòssils de les diferents capes de roques sedimentàries d'un mateix indret s'observa com, en passar d'un estrat a un altre, algunes espècies desapareixen i se'n troben d'altres de diferents.



Figura 19. Retrat de Karl von Linné.

Per fer compatibles les seves idees creacionistes amb aquestes dades, Cuvier va enunciar la teoria del **catastrofisme**, segons la qual al llarg de la història de la Terra s'havien succeït diverses catàstrofes naturals de gran magnitud que extingiren els organismes existents en aquell moment. Posteriorment es produïen noves formes de vida per creació.

- **James Hutton:** geòleg britànic que va elaborar una idea contraposada al catastrofisme que va anomenar **gradualisme**: a la Terra s'han produït canvis profunds com a resultat de l'acumulació contínua de petits canvis.
- **Charles Lyell:** geòleg britànic que va enunciar el **principi de l'actualisme**, segons el qual els processos geològics que han actuat en el passat ho han fet de la mateixa manera i amb la mateixa intensitat que actualment.
- **Georges-Louis Leclerc Buffon:** naturalista francès que va escriure una extensa obra de quaranta-quatre volums en què recopilava tots els coneixements d'història natural de finals del segle XVIII. En aquest compendi va dividir per primer cop la història geològica en eras i va introduir idees que implicaven canvis en el temps de les espècies per explicar la diversitat de formes de vida.



## ▶ Primeres teories evolutives

S'anomenen **teories evolutives** aquelles que expliquen la diversitat i la història de la vida basant-se en els canvis que les espècies vivents experimenten amb el pas del temps. Històricament, les teories evolutives clau són el **lamarckisme**, el **darwinisme** i el **neodarwinisme**.

### Lamarckisme

Jean Baptiste Monet (1744-1829), cavaller de Lamarck, publicà l'any 1809 la seva obra *Philosophie zoologique*, en què presentava la seva teoria sobre la transformació de les espècies. Aquesta teoria, tot i que era errònia, és important, perquè va ser el primer intent coherent d'explicar l'origen de les espècies vives de manera natural.

Els quatre aspectes més importants de la teoria de Lamarck són els següents:

- La **generació espontània** és un fet freqüent.
- Els organismes tenen un **impuls intern cap a la perfecció**.
- Els organismes **s'adapten a l'ambient**.
- Els **caràcters adquirits s'hereten**.

Lamarck creia que les espècies simples es formaven amb relativa freqüència per generació espontània. Aquestes espècies anaven «pujant per l'escala evolutiva», es perfeccionaven per l'ús i el desús dels seus òrgans mentre s'adaptaven a l'ambient (vegeu la figura 21). Així, amb el temps, una espècie de microbi es podia convertir en esponja, després en corall, tot seguit en peix, més tard en amfibi, després en rèptil, posteriorment en au i, més endavant, en mamífer.

Curiosament, la idea errònia que avui es coneix amb el nom de **lamarckisme**, la creença en l'herència dels caràcters adquirits, no va ser proposada per Lamarck, sinó que era majoritàriament acceptada per la gent de la seva època. Des de la perspectiva actual, l'aportació més important de Lamarck va ser reconèixer la importància de l'adaptació al medi.



Figura 20. Retrat de Jean Baptiste Monet, cavaller de Lamarck.

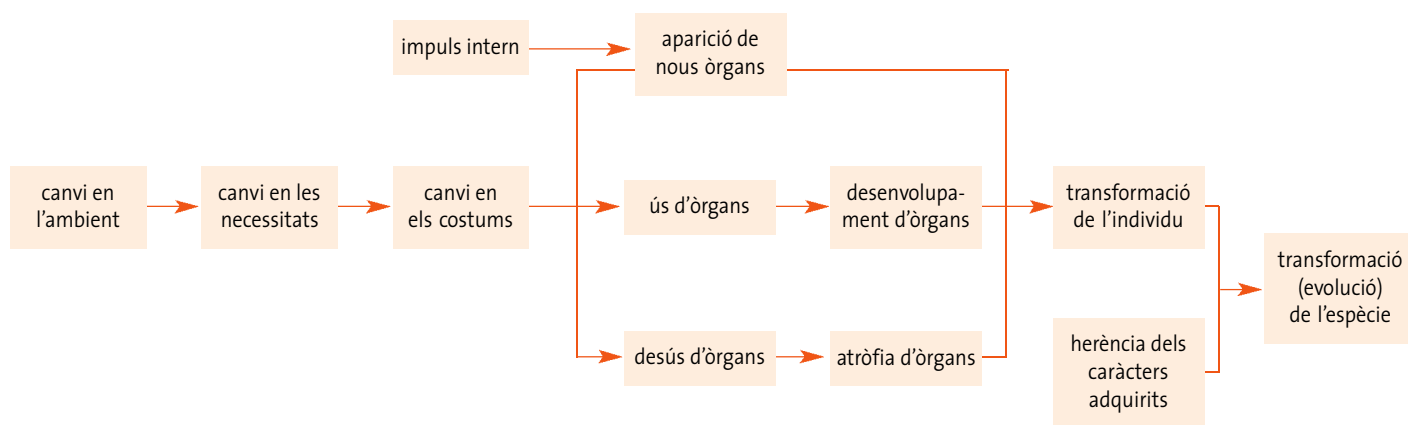
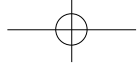


Figura 21. Esquema de la teoria de Lamarck.



# 36

## Primeres teories sobre la història de la vida

### Darwinisme

Charles Darwin (1809-1882) va ser un naturalista anglès que el 1831 es va embarcar al *Beagle*, un vaixell que havia de fer un viatge científic al voltant del món (figura 22). En aquest viatge (1831-1836), Darwin va observar nombroses evidències de l'evolució i es va convèncer que era un fet.

Posteriorment, Darwin va concebre el mecanisme que podia impulsar l'evolució, la **selecció natural**. Va publicar la seva teoria el 1859 en el llibre *L'origen de les espècies*, en què les seves idees estan fonamentades per nombroses observacions personals i curoses argumentacions.



Figura 22. Il·lustració del *Beagle*, vaixell amb el qual Charles Darwin va arribar a les illes Galápagos, on va observar les evidències més clares de l'evolució.

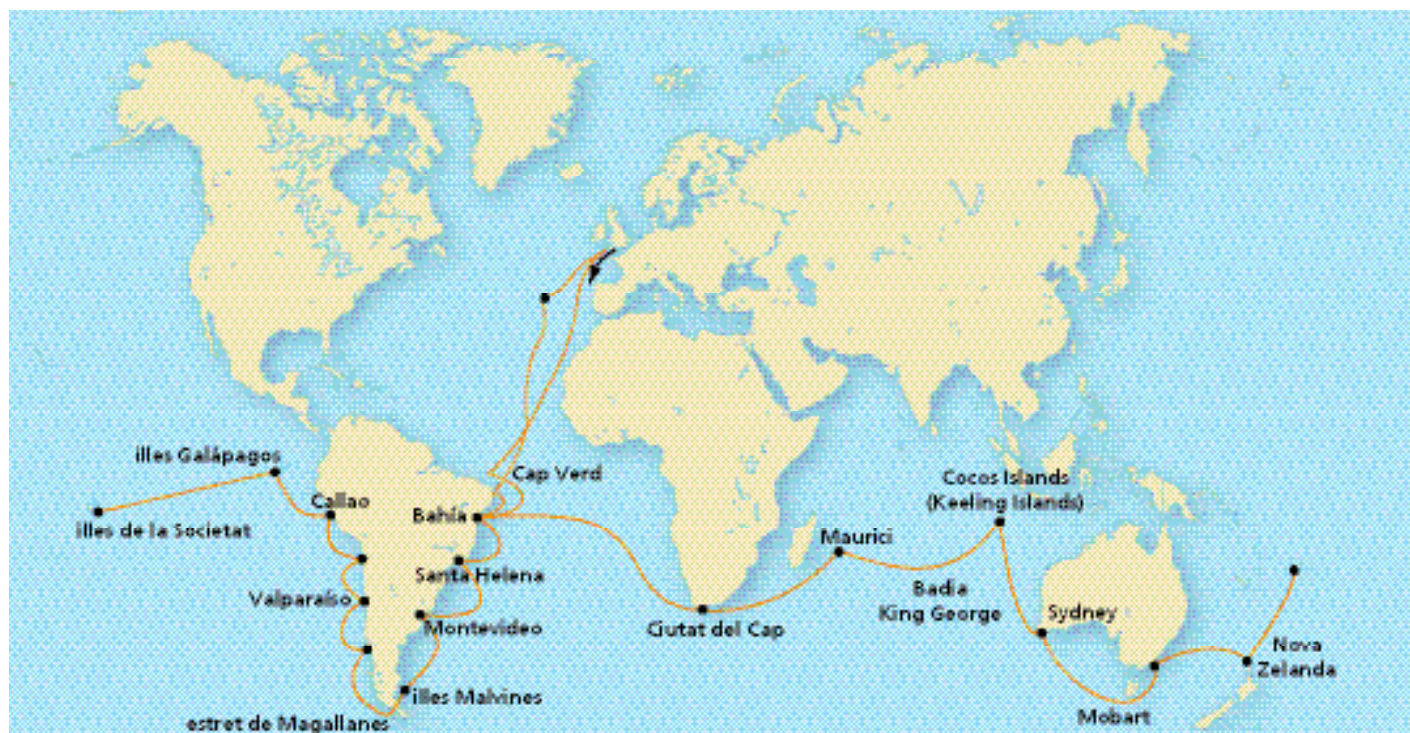
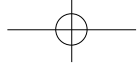


Figura 23. Itinerari del *Beagle* fent la volta al món.

La teoria de Darwin es basa en quatre punts principals:

- Les espècies **evolucionen**.
- Aquesta evolució és **gradual** i **contínua**.
- Hi ha una **comunitat de descendència**; és a dir, els organismes similars s'assemblen perquè són descendents d'un avantpassat comú. A la llarga, això implica un *origen únic de la vida*.
- L'evolució és impulsada per la **selecció natural**, que actua sobre la variabilitat.



Detallant el darrer d'aquests punts, el mecanisme evolutiu proposat per Darwin era el següent:

- Les poblacions biològiques presenten una gran **variabilitat**.
- Els éssers vius produeixen un gran **excés de descendents**.
- **Només poden sobreviure i reproduir-se una petita part** d'aquests descendents.
- Els que sobreviuen i es reproduïxen són els individus que presenten la **millor combinació de caràcters per fer front a l'ambient** (clima, depredadors, aliment, etc.): tenen els caràcters que els fan més aptes, els quals transmeten a la descendència.

Mentre Darwin estava elaborant l'obra en què publicaria la seva teoria, un jove naturalista britànic, **Alfred Rusell Wallace**, va arribar independentment a conclusions molt semblants a les seves: la selecció natural és el mecanisme que explica l'evolució de les espècies. Wallace va escriure una carta a Darwin per demanar-li que donés suport a la publicació de la seves idees, ja que aquest era un naturalista reconegut. Finalment, Darwin decidí redactar una breu comunicació sobre la seva teoria que es va fer pública simultàniament amb la carta de Wallace.



Figura 25. Retrat d'Alfred Rusell Wallace.

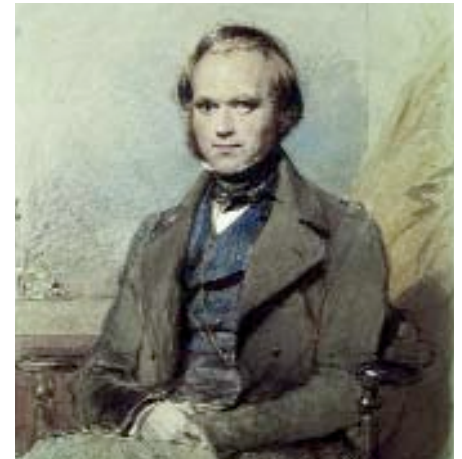


Figura 24. Retrat de Charles Darwin, poc després de tornar del viatge amb el Beagle.

El problema més greu que va tenir en el seu moment la teoria de Darwin va ser que no podia explicar l'origen de la diversitat. Les teories que hi havia sobre l'herència -que establien que les característiques dels progenitors es fusionaven en un entremig, sense que cap caràcter predominés sobre l'altre- eren incompatibles amb la generació de diversitat. Per això, aquest científic va recórrer, fins i tot, a l'herència dels caràcters adquirits en els seus textos.

Aquest problema teòric va ser superat, durant el segle xx, amb el desenvolupament de les genètiques mendeliana i molecular. Això va portar a una reformulació del darwinisme, coneguda com a **neodarwinisme**, que és la teoria més acceptada actualment per explicar el fet evolutiu.

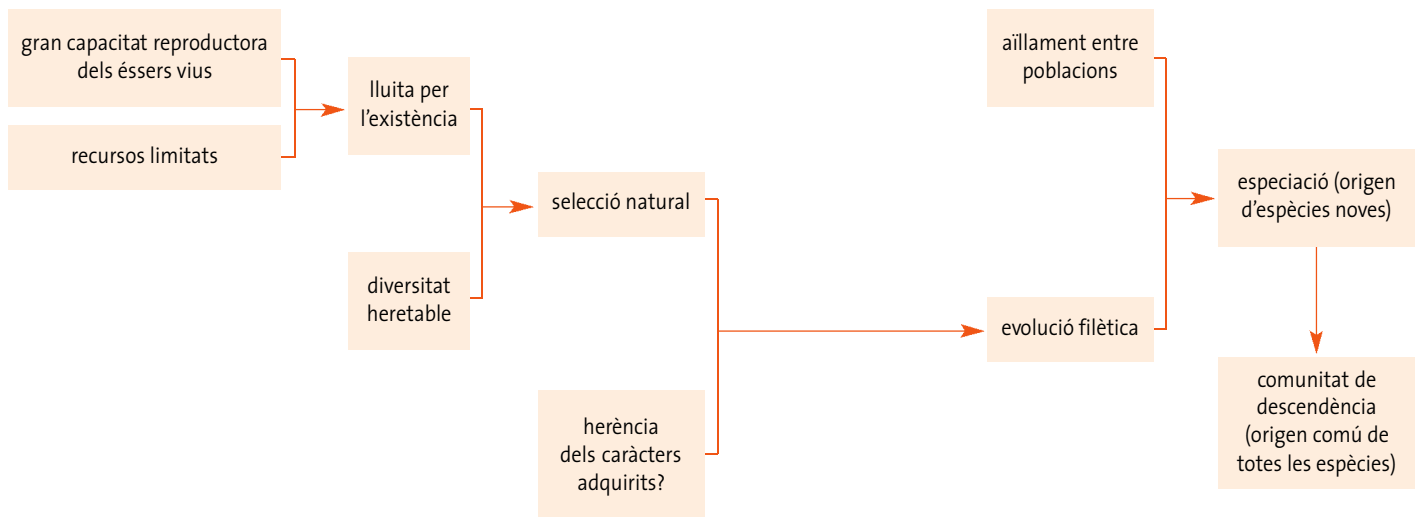
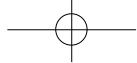


Figura 26. Esquema de la teoria de Darwin.



# 37

## Neodarwinisme

### ▶ La teoria sintètica de l'evolució

La teoria de l'evolució de Charles Darwin ha experimentat diverses modificacions segons els nous coneixements que diverses disciplines biològiques han aportat (taula 2).

| Data      | Estadi                            | Modificacions incorporades   |
|-----------|-----------------------------------|--|
| 1883-1886 | neodarwinisme de Weismann         | Fi de la idea d'herència dels caràcters adquirits; reconeixement de la recombinació genètica en els individus diploides.                           |
| 1900      | mendelisme                        | Acceptació de la constància en el nombre de cromosomes de l'espècie i reconeixement dels mecanismes d'herència.                                    |
| 1918-1933 | fisherisme                        | L'evolució s'entén com el canvi en les freqüències dels gens sota els efectes de la pressió selectiva que exerceix l'ambient (selecció natural).   |
| 1936-1947 | teoria sintètica                  | Anàlisi de l'evolució de poblacions, importància de la diversitat, determinació de mecanismes d'especiació, identificació de les taxes d'evolució. |
| 1954-1972 | equilibris puntuals               | Estudis dels processos que intervenen en la formació de noves espècies.  |
| 1969-1980 | importància de la selecció sexual | Reconeixement de la importància de l'èxit reproductor en relació amb la selecció natural.  |

**Taula 2.** Principals modificacions de la teoria darwinista.

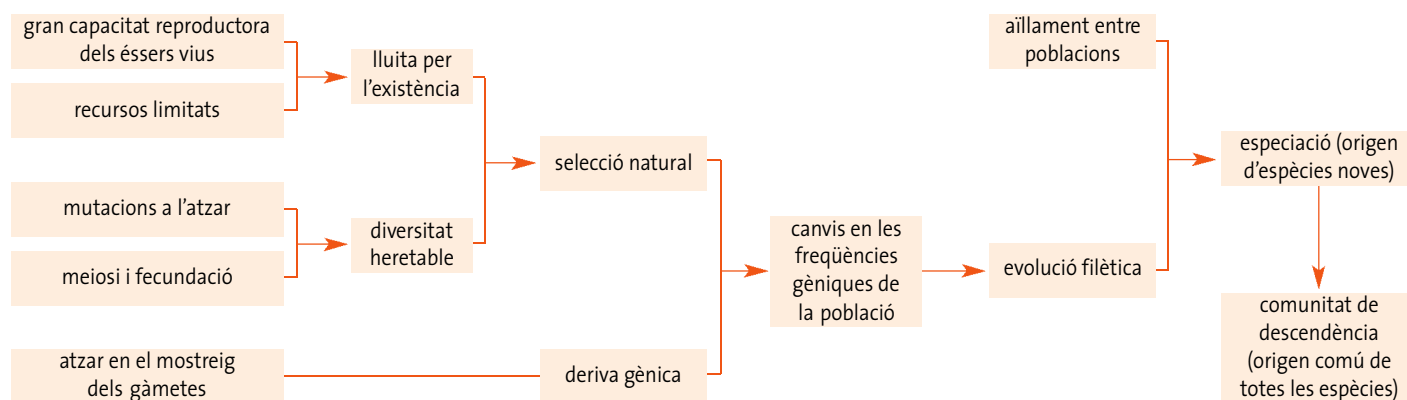
La **teoria sintètica de l'evolució** o **síntesi moderna**, formulada a mitjan segle xx, representa el consens actual de la comunitat científica sobre el procés bàsic que explica tots els canvis evolutius. Els postulats d'aquesta teoria estableixen que:

- a les poblacions d'organismes es produeixen constants mutacions de manera **aleatòria i accidental** (no són adaptatives);
- les mutacions, juntament amb la recombinació i la separació a l'atzar dels cromosomes homòlegs que es donen en la meiosi, generen **variabilitat genètica**;
- algunes mutacions comporten l'aparició de caràcters que permeten als individus que els manifesten una supervivència més alta i reproduir-se més (**eficàcia biològica més elevada**), ja que es veuen afavorits per la selecció natural;
- l'acció de la selecció natural afavorint els individus amb fenotips més adaptats a les condicions regnants i eliminant els menys adaptats comporta **canvis en les freqüències gèniques**. Els factors que fan variar les freqüències gèniques d'una població són la *selecció natural*, les *mutacions*, les *migracions* i la *deriva genètica*.

D'aquesta manera, l'acumulació de canvis en les freqüències gèniques provoca canvis en les poblacions i/o l'aparició de noves espècies. D'altra banda, els canvis en el medi, que han estat freqüents al llarg de la història de la Terra, han comportat gairebé sempre canvis en el sentit de l'acció de la selecció natural sobre la variabilitat que té cada espècie.

Hi ha dues interpretacions de les idees de la teoria sintètica:

- **Teories seleccionistes:** la selecció natural, condicionada pel medi, tria les mutacions més favorables, les quals s'han originat per atzar. L'evolució es produeix per l'acumulació progressiva dels canvis en la composició genètica de les poblacions causats per aquestes mutacions. És la visió més acceptada.
- **Teories neutralistes:** la major part de mutacions són neutres. De vegades hi ha grans mutacions que generen canvis evolutius sobtats.



**Figura 27.** Esquema del neodarwinisme.



### ► L'equilibri de les freqüències gèniques

Per tal de caracteritzar una població i els seus canvis, s'utilitzen una sèrie de conceptes:

- **Variabilitat:** diferències que hi ha entre els caràcters dels individus d'una espècie d'éssers vius. Es pot considerar a dos nivells:
  - **Variabilitat genètica:** correspon a les diferències entre els gens dels diferents individus.
  - **Variabilitat fenotípica:** fa referència a les diferències entre els caràcters que es poden observar.
- La variabilitat s'origina per les **mutacions**, que són canvis en les seqüències del DNA, i que es veu incrementada per:
  - mecanismes de **parasexualitat** en els bacteris: intercanvi de DNA entre individus;
  - **entrecruament de cromosomes homòlegs i segregació independent** d'aquests cromosomes durant la meiosi en les espècies amb reproducció sexual.
- **Freqüència gènica o al·lèlica:** proporció d'un dels al·lèls d'un gen determinat en el conjunt de la població.

$$\text{Freqüència al·lel } A = \frac{2 \cdot \text{nombre d'individus del genotip } AA + \text{nombre d'individus del genotip } Aa}{\text{nombre total d'individus de la població}}$$

- **Freqüència genotípica:** proporció d'un genotip determinat dins d'una població.

$$\text{Freqüència genotip } AA = \frac{\text{nombre d'individus amb el genotip } AA}{\text{nombre total d'individus}}$$

- **Llei de Hardy-Weinberg:** en una població en **equilibri**, les freqüències gèniques es mantenen constants en el temps (figura 28). Aquesta situació d'equilibri és hipotètica, ja que només es compleix si es donen aquestes condicions:
  - **No hi ha mutacions.**
  - **No hi ha migració.**
  - **No hi ha selecció natural:** tots els al·lèls proporcionen les mateixes probabilitats de sobreviure i de reproduir-se a l'individu que els porta.
  - **Hi ha panmixi:** aparellament aleatori entre els individus.
  - **La població és infinita o molt gran.**
- Si no es produeixen canvis en les freqüències gèniques al llarg del temps, les poblacions tampoc no experimenten cap tipus de canvi i, per tant, no es produeix cap canvi evolutiu.

**Figura 28.** Exemple de l'aplicació de la llei de Hardy-Weinberg a una població de plantes en equilibri. Considerem dos al·lèls amb herència intermèdia ( $C^V$ , que dona flors vermelles i  $C^B$ , que les produeix blanques, amb unes freqüències gèniques  $p = 0,8$  i  $q = 0,2$ ).

Les freqüències genotípiques s'han calculat multiplicant les freqüències gèniques en cada cas:

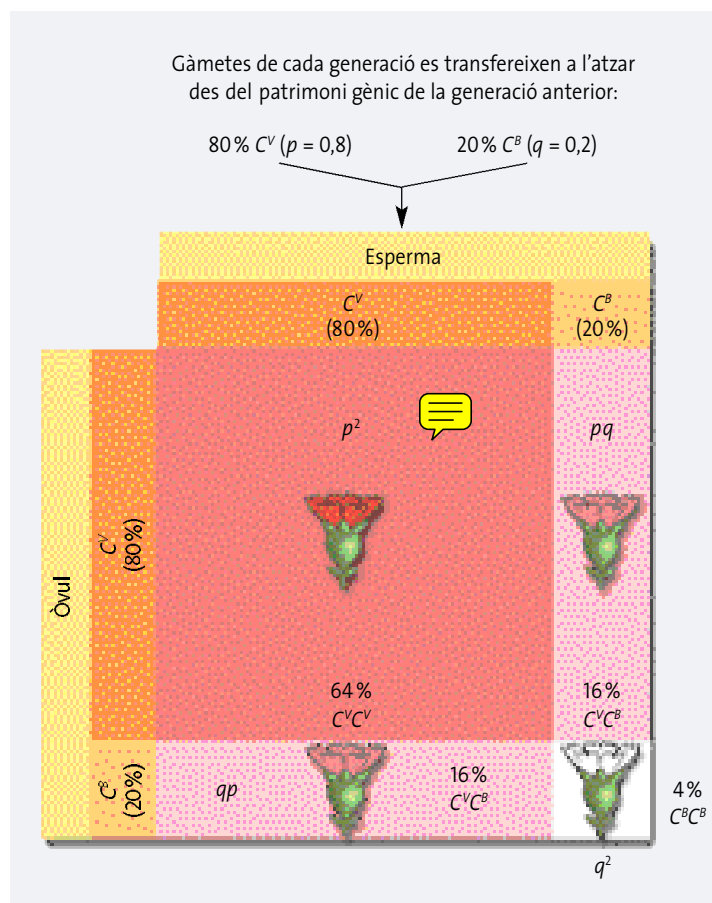
$$F(C^V C^V) = p^2 = 0,64; F(C^B C^V) = 2pq = 0,32; F(C^B C^B) = q^2 = 0,04$$

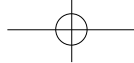
Si calculem les freqüències gèniques de la  $F_1$ , per veure si han variat:

$$F(C^V) = p^2 + \frac{1}{2} \cdot 2pq = 0,64 + \frac{1}{2} \cdot 0,32 = 0,8$$

$$F(C^B) = q^2 + \frac{1}{2} \cdot 2pq = 0,04 + \frac{1}{2} \cdot 0,32 = 0,2$$

S'observa com, en una població en equilibri, les freqüències es mantenen invariables de generació en generació. ►





# 37

## Neodarwinisme

### ► Canvis en les freqüències gèniques

Els **agents evolutius** són els factors que alteren l'equilibri de les poblacions i fan canviar les freqüències gèniques, de manera que provoquen canvis evolutius. Aquests agents són les *mutacions*, les *migracions*, la *deriva genètica*, la *manca de panmixi* i la *selecció natural*.

#### Les mutacions

Les **mutacions** generen l'aparició de nous al·lels, i així s'incrementa la variabilitat genètica de les poblacions i les espècies. Aquest fet provoca, òbviament, canvis en les freqüències gèniques. Les mutacions es caracteritzen pels aspectes següents:

- Es produeixen a l'**atzar**.
- Són **poc probables** (la taxa de mutació per un gen concret es troba entre  $10^{-5}$  i  $10^{-10}$ ).
- Són **preadaptatius**; és a dir, com que es tracta de successos aleatoris, no apareixen per cap necessitat dels éssers vius d'adaptar-se al medi.

#### Les migracions

Les **migracions** són fluxos d'individus entre diferents poblacions d'una mateixa espècie. Hi ha dos tipus de migracions:

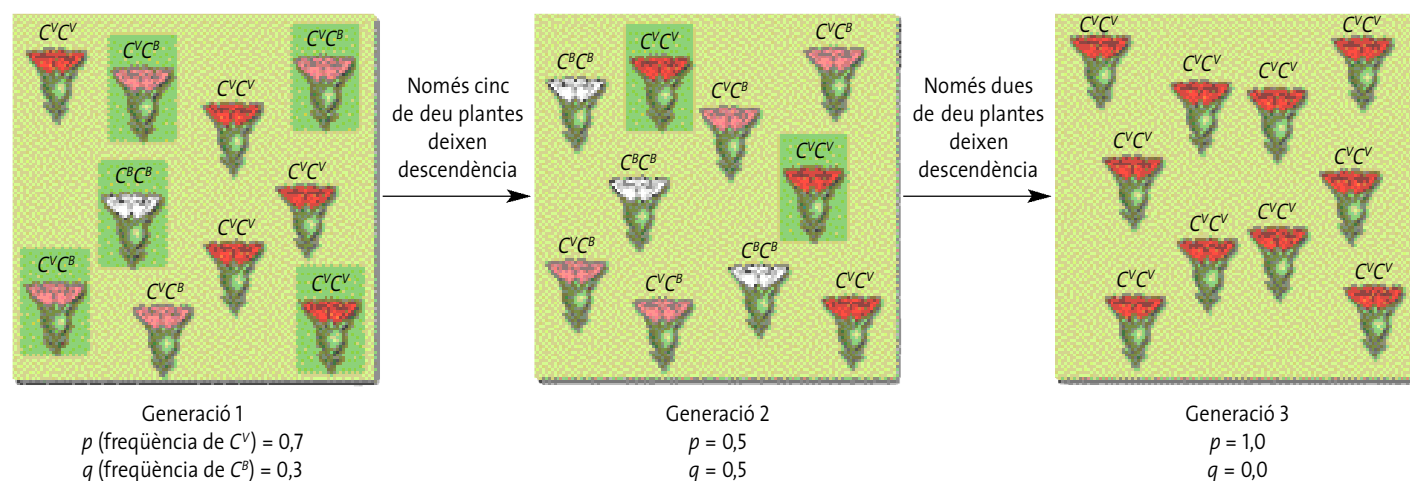
- **Immigració**: es refereix als individus que arriben a una població.
- **Emigració**: es refereix als individus que marxen d'una població.

L'efecte de les migracions sobre les freqüències gèniques d'una població depèn de les diferències genètiques que hi ha entre les poblacions implicades. Molt sovint, les poblacions perden o guanyen al·lels o alteren les freqüències dels ja existents a causa de les migracions.

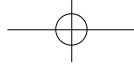
#### La deriva genètica

La **deriva genètica** és l'alteració de les freqüències gèniques que pot experimentar una població petita a causa de l'atzar en el mostreig dels individus reproductors o dels gàmetes. Especialment quan una població té pocs individus, la deriva genètica pot causar canvis importants d'aquestes freqüències d'una generació a una altra (figura 29).

S'anomenen **efecte fundador** les conseqüències de la deriva genètica en aquelles poblacions originades a partir d'un nombre petit d'individus. Les característiques genètiques dels pocs individus colonitzadors persisteixen al llarg de les generacions.



▲ **Figura 29.** Exemple de l'efecte de la deriva genètica sobre una població petita de deu plantes. Com és habitual a la natura, només una part dels individus aconsegueix reproduir-se a cada generació (les plantes requadrades). L'escàs nombre d'individus de la població determina importants fluctuacions en les freqüències dels dos al·lels considerats.



### La manca de panmixi

La **manca de panmixi** té lloc quan els individus no s'aparellen a l'atzar. Aquest fet és freqüent a la natura, ja que sovint els organismes es reproduïxen preferentment amb altres, basant-se en criteris d'atractiu, diferents dels que afavoreixen la seva supervivència. Així s'origina la **selecció sexual**.

### La selecció natural

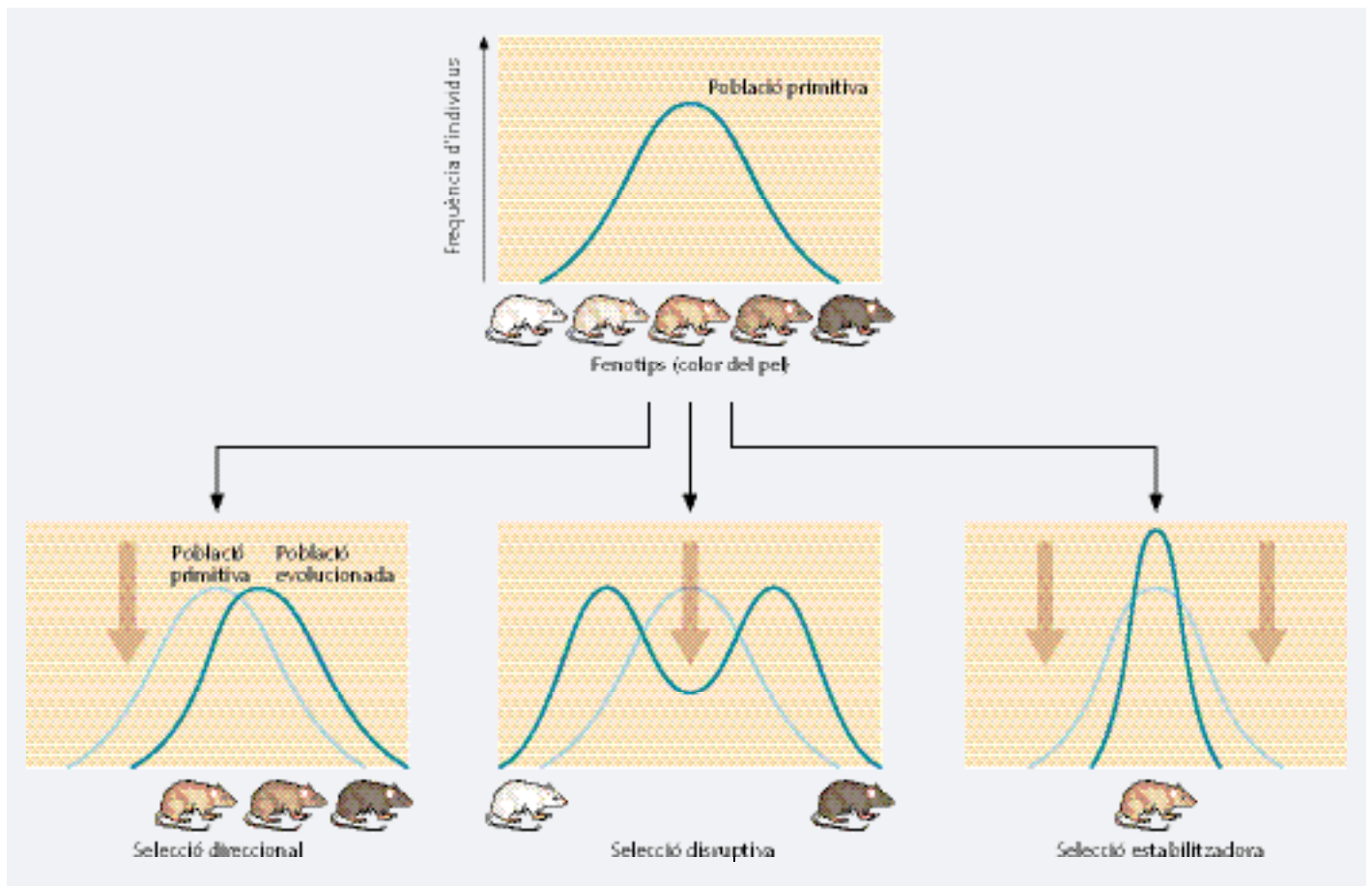
La **selecció natural** és el procés que elimina els individus menys adaptats o bé els limita la supervivència a causa de les condicions ambientals. La seva acció determina la probabilitat més alta o més baixa que els individus tenen de reproduir-se.

L'**eficàcia biològica**, és a dir, la persistència d'un genotip determinat al llarg de les generacions, és una mesura de l'acció positiva o negativa de la selecció natural, també anomenada **pressió selectiva**, sobre els individus que el tenen.

La selecció natural altera les freqüències gèniques perquè redueix la proporció d'aquells al·lels que comporten caràcters amb un valor adaptatiu escàs en unes condicions determinades i augmenta la dels al·lels corresponents als caràcters que permeten que els individus s'adaptin millor.

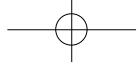
Depenent de l'acció de la selecció natural sobre un caràcter determinat, en podem diferenciar tres tipus (figura 30):

- **Direccional:** afavoreix els individus amb un valor extrem (alt o baix, fosc o clar, etc.) d'un caràcter determinat.
- **Disruptiva:** afavoreix simultàniament els individus amb els valors més extrems (alts i baixos, foscos i clars, etc.) d'un caràcter determinat. És un cas poc freqüent que pot generar l'aparició de poblacions molt diferents i, fins i tot, d'espècies noves.
- **Estabilitzadora:** afavoreix els individus amb valors mitjans del caràcter.



**Figura 30.** Els tres tipus de selecció natural i els efectes que causen sobre les diferents coloracions d'una població hipotètica de ratolins: a) direccional; b) disruptiva; c) estabilitzadora.





# 37

## Neodarwinisme

### ► L'especiació

Una **espècie**, des del punt de vista biològic, és un grup d'organismes que es poden reproduir entre si i donar descendència fèrtil. Hi ha diversos mecanismes que impedeixen la producció de descendència fèrtil per part d'organismes de diferents espècies.

S'anomena **especiació** el procés d'aparició d'una nova espècie per l'adquisició d'algun tipus d'aïllament reproductor entre organismes d'una espècie inicial.

Quan una espècie inicial evoluciona i es transforma en una espècie nova, diem que s'ha produït una **evolució filètica** o **anagènesi**. En canvi, si una espècie inicial dona lloc a diverses espècies noves, el procés s'anomena **cladogènesi**.

L'especiació té lloc de dues maneres principals (vegeu la figura 31):

- **Especiació geogràfica o al·lopàtrica:** les espècies noves apareixen mentre hi ha un aïllament geogràfic entre les poblacions originàries.
- **Especiació simpàtrica:** apareixen les espècies noves sense cap barrera geogràfica entre els organismes de la població inicial.

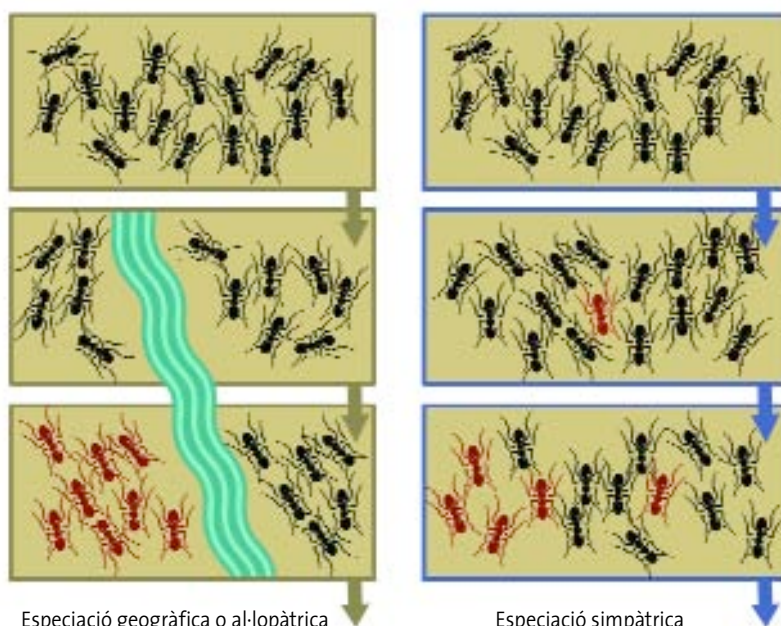


Figura 31. Les dues formes bàsiques d'especiació. ►

Especiació geogràfica o al·lopàtrica

Especiació simpàtrica

### El procés d'aparició d'espècies noves

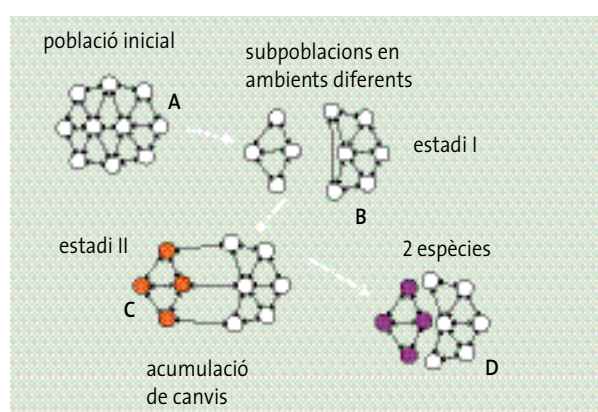


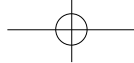
Figura 32. Procés d'especiació geogràfica.

El **procés d'especiació geogràfica**, que és el més comú, té lloc en diverses fases (vegeu la figura 32):

- L'intercanvi genètic entre dues poblacions s'interromp a causa d'una barrera geogràfica.
- Les dues poblacions separades divergeixen genèticament per algun dels mecanismes esmentats a la pàgina anterior (selecció natural en ambients diferents, deriva genètica, etc.).
- La divergència genètica comporta l'aparició de mecanismes d'aïllament reproductiu.
- Les dues poblacions tornen a entrar en contacte (desaparició de la barrera geogràfica, migració, etc.), però es troben totalment aïllades reproductivament: ja són dues espècies diferents.

El **procés d'especiació simpàtrica** té lloc de forma similar, però la interrupció de l'intercanvi genètic entre les poblacions inicials es produeix sense un aïllament geogràfic:

- Aparició de **mutacions cromosòmiques** per errades en la divisió cel·lular.
- Canvis genètics (mutacions) que permeten a una subpoblació **explotar recursos alimentaris diferents**.
- Canvis genètics (mutacions) que generen **polimorfisme** a la població inicial, el qual dona lloc a processos de **selecció sexual entre subpoblacions**.



## ► Mecanismes d'aïllament entre espècies

S'anomenen **mecanismes d'aïllament reproductor** aquelles característiques dels éssers vius que impedeixen la reproducció entre ells. Es coneixen diversos mecanismes d'aïllament reproductor (vegeu la taula 3), els quals es divideixen en dos grups:

- **Prezigòtics:** impedeixen la formació de zigots.
- **Postzigòtics:** impedeixen que els **híbrids** (organismes fruit de l'encreuament d'individus de dues espècies diferents) siguin viables o fèrtils.

| Classificació dels mecanismes d'aïllament reproductor                                  |   |
|--|---|
| 1. Prezigòtics (impedeixen la formació de zigots entre membres de les dues poblacions) |   |
| Aïllament ecològic   | Les poblacions ocupen un mateix territori, però viuen en hàbitats diferents i no es troben.   |
| Aïllament temporal   | El període d'aparellament o la floració passen en diferents moments.  |
| Aïllament etològic   | L'atracció sexual entre mascles i femelles de les dues poblacions és feble o no n'hi ha.  |
| Aïllament mecànic  | La còpula o transferència de pol·len s'impedeix per les diferents mides o formes dels òrgans reproductors.  |
| Aïllament gamètic  | Les cèl·lules reproductores no s'atreuen l'una a l'altra, o bé els espermatozoides o el pol·len són inviubles en els conductes genitals o en els estigmes de les flors. |
| 2. Postzigòtics (redueixen la viabilitat o fertilitat dels híbrids)                    |   |
| Inviabilitat híbrida   | Els zigots híbrids no es poden desenvolupar o no assoleixen la maduresa sexual.   |
| Esterilitat híbrida  | Els híbrids no produeixen gàmetes reproductors.   |
| Deteriorament híbrid   | Els descendents dels híbrids mostren viabilitat reduïda.  |

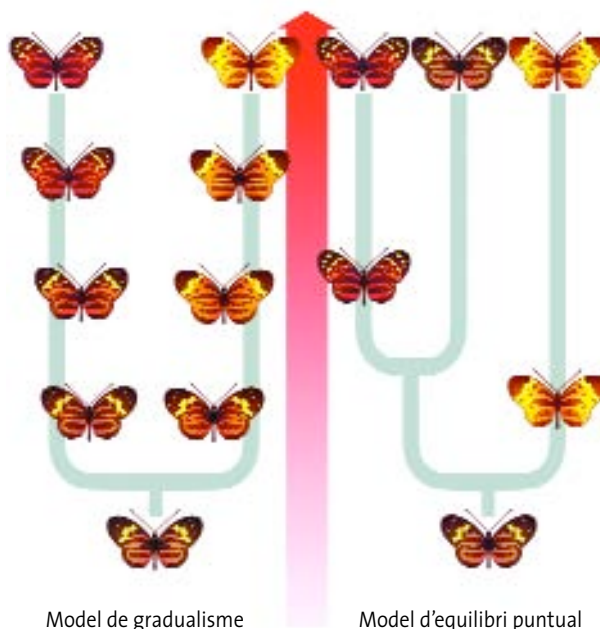
▲ **Taula 3.** Els diferents tipus d'aïllament reproductor entre espècies.

## El ritme de l'especiació

A partir de les dades del registre fòssil s'han proposat dos models diferents per explicar el ritme del procés d'especiació:

- **Gradualisme:** a mesura que passa el temps, les espècies originades a partir d'un ancestre comú divergeixen morfològicament de manera progressiva.
- **Equilibri puntuat:** els canvis morfològics es produeixen principalment en el moment en què les noves espècies apareixen. Posteriorment es mantenen en una situació d'equilibri sense gairebé canvis durant llargs períodes de temps.

L'equilibri puntuat, menys coherent amb els postulats neodarwinistes, pot explicar l'aparició, relativament sobtada, de les noves espècies en el registre fòssil.



◀ **Figura 33.** Models del ritme d'especiació.