

El debate evolucionista en los siglos XVIII y XIX

Antonio León Sánchez
Cursos de doctorado 1997-98
Departamento de Lógica y Filosofía de la Ciencia
U.N.E.D. Madrid

El debate evolucionista en los siglos XVIII y XIX

1.-Introducción

La publicación en el año 1859 del *El origen de las especies* puede considerarse un hecho decisivo en la historia de la Biología Evolucionista. Un siglo antes, Buffon se había atrevido a plantear en términos científicos la posibilidad de una evolución orgánica, aunque él mismo acabó rechazando tal posibilidad. La cuestión fue recogida y desarrollada por Lamarck, especialmente en su *Filosofía zoológica* (1809). Buffon, Lamarck y Darwin fueron, pues, los tres grandes protagonistas del nacimiento y consolidación científica de las ideas evolucionistas durante los siglos XVIII y XIX. Hubo otros autores, pero sus intervenciones o fueron indirectas e involuntarias (como en los casos de Cuvier o de Lyell) o de poco calado científico (como en el caso de Chambers).

El nacimiento científico de la teoría de la evolución orgánica supuso un cambio revolucionario en la concepción de la naturaleza, con profundas implicaciones en otras áreas del conocimiento, así como en la actitud social y religiosa. Su desarrollo ocasionó un encendido y largo debate entre sus numerosos detractores y sus escasos defensores, aunque en el último tercio del siglo XIX una parte considerable de los naturalistas había aceptado ya las nuevas ideas. El debate continúa abierto en nuestros días, no tanto dentro como fuera de la comunidad científica, donde no acaba de asimilarse el parentesco animal del hombre.

En esta exposición del debate evolucionista, nos ocuparemos en primer lugar del medio social y cultural donde acaeció, repasando tanto la herencia clásica como la influencia del cristianismo, de la Revolución Científica y de la Ilustración. Se analizará también el estado de otras ciencias, como la Cosmología, la Geología y la Biología, durante la época considerada. Inmediatamente después pasaremos a considerar el estado de las ideas relacionadas con la mutabilidad orgánica en el siglo XVIII, para pasar al debate propiamente dicho que arranca con los planteamientos buffonianos, continúa con las propuestas de Lamarck y termina con la teoría de la evolución de Darwin.

2.-El medio social y cultural

Aunque podría discutirse la existencia de precursores de las ideas evolucionistas en épocas anteriores al siglo XVIII, no hay duda de que fue durante este siglo y, sobre todo, durante el siguiente cuando se desarrollaron las primeras teorías científicas sobre la evolución orgánica [Mayr, 1982; Ruse, 1983]. La evolución orgánica no es un proceso que pueda observarse, como el movimiento de los astros o la caída de los cuerpos, sino que ha de inferirse a partir de hechos muy variados y con frecuencia muy lentos y complejos. Por si fuera poco, las ideas evolucionistas tuvieron que surgir en un ambiente cultural y religioso muy desfavorable. Todo ello explica el tardío y lento avance de la Biología Evolucionista, especialmente en relación con el estado de otras ciencias como la Mecánica o la Cosmología. Resulta justificado, pues, ocuparse de los principales factores que conformaban la sociedad y la cultura donde surgieron las primeras teorías científicas sobre el origen y la evolución de los seres vivos.

La herencia clásica

Aunque Tales de Mileto no se interesó por los fenómenos biológicos si lo hizo su discípulo Anaximandro, que fue el primero en dar una explicación sobre el origen de los seres vivos (a partir de la humedad encerrada en una especie de cáscaras espinosas). Una idea que habría de fundar toda una corriente de teorías abiogénicas sobre el origen de los organismos: las teorías de la *generación espontánea*, que se mantuvieron, con bastante éxito, hasta bien entrado el siglo XIX. Aunque se podrían citar algunas ideas evolucionistas de la época griega, como las de Empédocles, nunca llegaron a constituir teorías consistentes sobre el origen de unos seres vivos a partir de otros. Los griegos estaban más interesados en los problemas de los *orígenes* que en los problemas de lo que hoy llamamos evolución [Mayr, 1982].

Los griegos inauguraron esa especie de tensión bipolar que es la historia de la Biología. Por una parte, Demócrito y los epicúreos fundaron la corriente que - para simplificar - podemos llamar *mecanicista*, mientras que, por la otra, Platón (el antihéroe del evolucionismo en palabras de E. Mayr) y Aristóteles hicieron lo propio con lo que - también para simplificar - se podrían llamar corrientes *esencialistas y vitalistas*. Esa tensión ideológica se mantuvo claramente escorada hacia el lado de los segundos hasta la primera mitad del siglo XIX. A partir de entonces los mecanicistas empezaron a dominar la escena. En cierto sentido, la tensión continua sin acabar de resolverse. Una buena parte de la culpa la tiene, desde luego, la extraña naturaleza física de los seres vivos.

Teniendo en cuenta la enorme influencia histórica del pensamiento de Aristóteles, el primer gran biólogo de la historia, conviene recordar, por una parte su posición antievolucionista: creía en una naturaleza eterna e inmutable, con especies fijas y bien definidas; y por la otra, su creencia en la gradación del mundo vivo, una idea que otros autores convirtieron en la famosa *Gran Cadena de los Seres* y que tanta influencia iba a tener a lo largo de la historia y, de forma particular, en el nacimiento de las ideas evolucionistas del siglo XVIII.

La influencia del cristianismo

Tras la caída del imperio romano, la iglesia católica ejerció una poderosa influencia en el desarrollo intelectual de occidente. La libertad de pensamiento quedó prácticamente abolida, y la palabra de Dios -expresada en la Biblia- se convirtió en la medida de todas las cosas. Dios creó, en seis días, todo lo que existe. Los cálculos bíblicos estimaban la antigüedad del acto creativo en unos 4000 años. Demasiado poco para la evolución.

Sin embargo, algunos pensadores cristianos, como San Agustín, se permitieron una interpretación más metafórica de la Biblia. Este autor, por ejemplo, pensaba que Dios creó tanto los productos acabados de la naturaleza como la potencialidad de ésta para crear cosas nuevas en cualquier momento de su historia, incluyendo seres vivos. De esta forma la generación espontánea se hizo compatible con la fe cristiana.

Otro grupo de pensadores cristianos dio origen al nacimiento de la corriente *nominalista*, que hizo frente a las ideas esencialistas negando la existencia de las esencias de las cosas. Según ellos, sólo existen los objetos y las palabras que los designan. De gran influencia entre los filósofos inductivistas y empiristas ingleses, las

posiciones nominalistas eliminaban algunos de los grandes obstáculos que dificultaban el nacimiento de las ideas evolucionistas.

Por otra parte, la Reforma significó una vuelta atrás, una vuelta a las posiciones más fundamentalistas de la iglesia. El nacimiento del Protestantismo contribuyó a consolidar e incrementar la autoridad de la Biblia, cuya interpretación literal volvió a ser la única referencia válida en la concepción de la naturaleza. La Revolución Científica de los siglos XVI y XVII y la Ilustración del XVIII conseguirían hacer retroceder la influencia religiosa sobre el pensamiento occidental, pero su influencia continuó más allá del siglo XIX. Buffon y Lamarck, y tal vez en menor medida Darwin, tuvieron que sentir de alguna forma esta influencia religiosa en el desarrollo de sus ideas.

La Revolución Científica

La Revolución Científica comprende la profunda transformación de los métodos, los contenidos y la organización social del conocimiento y de la actividad científica que tuvo lugar en Europa durante los siglos XVI y XVII. Cambios que, naturalmente, implicaban otros cambios externos a la propia ciencia: cambios políticos, económicos y sociales [Sellés y Solís, 1994]. La ciencia tenía una escasa influencia social antes del siglo XVI, se tenía por una actividad contemplativa de escaso interés de la que se podía prescindir. La situación empezó a cambiar con los nuevos modelos de sociedad, basados en el desarrollo económico, que iniciaron su andadura a principios del XVI. El auge de los nuevos idearios de la burguesía urbana junto con el descubrimiento del valor práctico de la ciencia, impulsaron el cambio representado por la Revolución Científica. El auge del comercio y de la navegación, de la minería, de los procesos metalúrgicos, de la industria armamentista, entre otros, impulsaron de forma definitiva el avance y la posición social de la ciencia.

La Revolución Científica supuso un cambio profundo en la organización social de la ciencia, sobre todo con la creación de instituciones científicas - las Academias y las Sociedades- y con la difusión del conocimiento gracias a la disponibilidad cada vez mayor de las publicaciones (frente al hermetismo más o menos sectario de los alquimistas y metalúrgicos). Supuso también un cambio radical en la concepción de la naturaleza. Algunos de sus más influyentes pensadores (como Galileo, Descartes o Newton) desafiaron al aristotelismo dominante proponiendo concepciones mecanicistas y no finalistas de la naturaleza.

Lamentablemente, la Revolución Científica afectó poco a la Química y menos aún a las ciencias naturales [Mayr, 1982]. El ideario biológico los hombres de la Revolución -incluyendo a Descartes, Huyghens, Boyle y Newton- era claramente creacionista y fijista. Su mecanicismo cuadraba mejor con un universo estable y perfecto gobernado por las leyes naturales, donde nada tenía que cambiar. La evolución no sólo no era contemplada sino que entraba en conflicto con la perfección de su sistema del mundo.

La Ilustración

A la Revolución Científica siguió otro movimiento cultural de gran envergadura, la Ilustración. Se entiende por tal, la época de esplendor racionalista y humanista que tuvo lugar en Europa y en América a lo largo de casi todo el siglo XVIII. Más que por un conjunto de ideas, la Ilustración se caracteriza por la alta valoración de los métodos racionales como instrumentos de búsqueda de la verdad. Métodos que fueron

sustituyendo al estudio de las fuentes autorizadas como Aristóteles o la Biblia. Bajo el impacto de los descubrimientos de Newton, llegó a admitirse un progreso ilimitado mediante el uso juicioso de la razón. Por otra parte, la progresiva profesionalización e independencia económica de los filósofos y de los "científicos" abrió el camino a la independencia de sus ideas. Aunque veían en la religión el gran enemigo de la inteligencia, no prescindieron totalmente de ella. Muchos ilustrados fueron deístas y aceptaron la existencia de la otra vida, pero al mismo tiempo rechazaron las explicaciones teológicas de los fenómenos naturales. Otros acabaron siendo ateos.

Las ciencias naturales vivieron, sobre todo en Francia, una época de esplendor. Se promovió su estudio y se proyectaron grandes obras enciclopédicas que intentaban reunir todo el conocimiento disponible. El estudio de la variabilidad orgánica y el de las extinciones de numerosas formas de vida, pusieron en serias dificultades a las concepciones más clásicas de la Biología. Una ininterrumpida sucesión de filósofos intentarían, durante el siglo XVIII y la primera mitad del XIX, reconciliar las explicaciones creacionistas con los datos, cada vez más numerosos, procedentes del estudio y la observación de la naturaleza.

La época comprendida entre 1740 y 1840 es crucial para la historia del evolucionismo. Sobre todo por los avances en Geología e historia natural y por los profundos cambios sociales y políticos que se produjeron. La idea de un mundo estacionario, tan bien ajustada al poder de ciertas clases, empieza a ser contestada con la idea del progreso, uno de los temas dominantes en los filósofos de la ilustración. Su conexión con los temas evolucionistas es indiscutible [Mayr, 1982].

Cosmología

La concepción del universo sufrió un cambio radical después de los trabajos de Galileo y de Newton. Lejos de ser concebido como un organismo, el universo empezó a ser considerado como una máquina controlada por las leyes naturales. Se pensaba que todos los fenómenos de la naturaleza, incluyendo los biológicos, habrían de tener una explicación dentro de este paradigma mecánico. La búsqueda de las leyes apropiadas para explicarlos se convirtió en un objetivo científico. A pesar de ello, se insistía en buscar el acuerdo de los nuevos hallazgos con la revelación bíblica.

El universo, además de infinito, se percibía en continuo cambio. Las teorías nebulares de Kant explicaban el origen y la evolución de los objetos celestes a partir de procesos graduales y extendían considerablemente la edad del universo y de la Tierra. Ambas ideas habría de tener una gran influencia en Hutton y en Lamarck.

Geología

A lo largo de los siglos XVIII y XIX se fue consolidando una nueva ciencia de objetivos históricos que se proponía reconstruir el pasado de la Tierra: la Geología. El descubrimiento del origen volcánico de una roca tan extendida como el basalto y el descubrimiento del origen sedimentario de las rocas estratificadas, vinieron a confirmar las sospechas de una corteza terrestre en continuo cambio. Para unos el principal agente de los cambios era el fuego interno del planeta (volcanistas) y para otros lo era el agua (neptunistas). La viva controversia entre unos y otros contribuyó al avance del conocimiento geológico. Aunque sus revolucionarias ideas sufrieron una fuerte

resistencia inicial, acabarían imponiéndose bajo el peso de la evidencia que desde entonces fueron acumulando a su favor.

Uno de los primeros objetivos de la Geología fue la evaluación cuantitativa del espesor de la columna estratigráfica y de la velocidad de sedimentación. Con estos datos se pudieron hacer las primeras estimaciones geológicas sobre la edad de la Tierra que, incluso las más prudentes, superaban ampliamente los 4000 años propuestos por la Biblia. Una edad más compatible con los requerimientos de la evolución biológica, como se verá más adelante. En la segunda mitad del siglo XIX acabó imponiéndose la visión gradualista y uniformista de los cambios terrestres, frente a la postura catastrofista dominante. Este cambio de posición, como veremos, fue decisivo para el nacimiento de la teoría de Darwin.

Biología e Historia natural

Durante los siglos XVIII y XIX se despertó el interés por la observación de la fauna y la flora, descubriéndose numerosas especies no descritas ni en la Biblia ni en los tratados Aristotélicos. Las expediciones geográficas contribuyeron al descubrimiento de nuevas faunas y floras sobre todo en las Américas y en Australia. El conocimiento de los nuevos organismos planteó nuevas preguntas de respuesta cada vez más difícil desde las posiciones creacionistas. Junto con los organismos vivos, se descubrieron también numerosas especies fósiles, que inicialmente se interpretaron como artefactos producidos por las propias rocas. Cuando su origen orgánico se hizo evidente, se vio en ellos a las criaturas destruidas por el diluvio y por otras catástrofes.

El conocimiento, cada vez mayor, de los fósiles y de las rocas que los contenían dio lugar al nacimiento de la Estratigrafía, una nueva disciplina geológica. Fue posible la identificación de grupos de estratos por su contenido fosilífero y su ordenación cronológica relativa. Los conjuntos de estratos, con sus fósiles, formaban conjuntos bien diferenciados entre los que se podían establecer correlaciones. Eran patente las diferencias entre las faunas de los distintos estratos correspondientes a los distintos periodos de la historia de la Tierra. Pero, lamentablemente, los estudiosos más competentes, como Cuvier y Lyell, no supieron sacar las conclusiones evolutivas adecuadas, y la interpretación catastrofista siguió siendo la dominante.

En otras áreas de la Biología también se produjeron avances importantes, sobre todo en la Fisiología, la Anatomía Comparada, La Microbiología y la Sistemática. Las tres últimas con consecuencias muy directas sobre el desarrollo de las ideas evolucionistas. La Anatomía Comparada puso en evidencia las relaciones morfológicas entre los diferentes grupos de organismos. La Microbiología descubrió el mundo de los organismos más pequeños y simples, organismos que parecían confirmar las teorías de la generación espontánea. Los avances en Sistemática añadían cada vez más dificultades a la idea de una escala lineal, de complejidad creciente, en el mundo de los seres vivos. Los datos encajaban mucho mejor con una distribución ramificada de los diferentes grupos de organismos.

Filosofía de la ciencia

A partir del siglo XVIII, el sistema hipotético deductivo, con su ideal newtoniano como referencia, se había convertido en el modelo a seguir por todos los científicos. Aunque se plantearon ciertos debates sobre la naturaleza científica de las ciencias naturales

frente a las ciencias físicas, prácticamente todos los naturalistas trataban de seguir el modelo newtoniano, basado en la consideración axiomática (o inductiva) de unas pocas leyes generales de las que derivar deductivamente todas las demás. Muchos naturalistas declararon explícitamente su adhesión al modelo newtoniano, pero pocos fueron los que, a la hora de la verdad, lo siguieron con rigor. Entre los pocos que se esforzaron por hacerlo tenemos que recordar a Darwin, conocedor de la obra y amigo de Herschel y de Whewell, dos de los más importantes científicos y filósofos de la ciencia de su época.

3. La mutabilidad orgánica en el siglo XVIII

En su *Filosofía zoológica* (1809), Lamarck señala que la inmutabilidad de las especies nunca antes había sido cuestionada. Pero en realidad varios autores del siglo XVIII se habían anticipado en expresar sus ideas transformistas [Burkhardt, 1995], en algunos casos como resultado del descubrimiento de nuevas formas de organismos. Sin embargo, ninguno de ellos llegó a articular sus ideas en una teoría transformista. Pero las ideas y los datos descubiertos estaban ahí, formando parte del ambiente intelectual donde habrían de germinar las primeras teorías sobre la evolución orgánica. Entre esos hechos e ideas se pueden destacar las siguientes:

- Muy al principio del siglo (1719), el botánico francés James Marchant sugirió la idea de que en el principio Dios podía haber creado sólo tipos genéricos, de los que luego podrían surgir las especies.
- Linneo, hacia 1740, descubrió un nuevo género de planta (*Peloria*) que, según él mismo reconocía, nunca antes había existido.
- Antoine-Nicolas Duchesne descubrió en 1763 una nueva especie de fresa que tampoco había podido existir antes. De este hecho donde dedujo la posibilidad de que nuevas razas se pudieran formar por accidente.
- Maupertuis, en su *Oeuvres* (1768), propuso que las nuevas especies se podían formar si las partículas hereditarias perdían, por azar, el orden que mantenían en los progenitores.
- En 1769, otro botánico francés, Michel Adanson, se preguntaban si las especies, especialmente las botánicas, podían sufrir cambios (mediante la reproducción sexual o de otra manera) hasta convertirlas en nuevas especies.
- Hacia 1770, el filósofo francés J. B. Robinet y el naturalista-filósofo suizo Charles Bonnet temporalizaron la Cadena de los Seres, sugiriendo que primero se formaron los organismos más simples y luego los más complejos. Bonnet, en su *palingénesis*, sugería que, aunque las especies habían sido fijadas por el Creador, las podía haber dotado de ciertos gérmenes que se desarrollarían conforme se fuesen alterando las condiciones de vida que el mundo les ofrecía.
- De Maillet, Rouelle, B. De Jussieu, d'Hollbach, Lavoisier y, naturalmente, Buffon se percataron de la enorme antigüedad de la Tierra y del hecho de que los fósiles contenidos en las rocas estratificadas correspondían a faunas diferentes de la actual.
- A. Soulavie, hacia 1780, sostuvo que podría demostrarse que ciertas familias de crustáceos actuales del Mediterráneo descendían de otras familias ya desaparecidas. Hizo notar también que los diferentes estratos se caracterizaban por sus diferentes contenidos fosilíferos, y que el parecido de los fósiles con los organismos actuales aumentaba al pasar de los estratos inferiores a los superiores.

4. Las ideas evolucionistas en la segunda mitad del siglo XVIII: Buffon

Algunos historiadores de la ciencia consideran evolucionistas a los autores franceses Maupertuis, Buffon y Diderot y a los alemanes Rodig, Herder, Goethe y Kant [Mayr, 1982]. Aunque en la segunda mitad del siglo XVIII las ideas evolucionistas estaban "en el aire" no parece aceptable considerar que hubieran tomado cuerpo en los trabajos de los autores mencionados. Eran más bien esencialistas, para los que la evolución significaba el despliegue de las potencialidades inmanentes en los organismos, no un proceso de formación de unas especies a partir de otras. De todos ellos merece una especial atención el naturalista francés Georges-Louis Leclerc, conde de Buffon (1707-1788). Aparte de ser el más naturalista de todos ellos, y aunque él mismo no fuera evolucionista, puede ser considerado, como veremos, el padre de la discusión evolucionista.

Aunque mantuvieran ideas opuestas en casi todo, Buffon y Linneo son los dos grandes naturalistas del siglo XVIII. La dedicación científica de Buffon, nacido en una familia aristocrática, fue claramente vocacional. Estudio, en Francia y en Inglaterra, Matemáticas, Física, Botánica y Fisiología. Fue un entusiasmado director del Jardín del Rey y dirigente de la Academia de Ciencias de Francia. Proyecto una obra naturalista monumental, su *Histoire naturelle*, de la que llegó a publicar 35 volúmenes entre 1749 y 1788, año de su muerte. En ella trató casi todos los aspectos de la naturaleza, desde los minerales al hombre. Su brillante estilo y la fascinación de los temas la convirtieron inmediatamente en una obra muy leída e influyente, que fue traducida a casi todos los idiomas europeos.

Posición científica e ideológica de Buffon

Newton y Leibniz fueron los dos autores que más influyeron en el pensamiento de Buffon. En sus primeros años sobre todo, Buffon fue un estricto newtoniano con dificultades para entender las complejidades y las discontinuidades del mundo orgánico, pero firmemente convencido del orden universal, eterno e inmutable y gobernado por las leyes naturales. En este aspecto de su pensamiento se encontraba cerca de Aristóteles. También lo estaba al considerar la existencia de sus *moldes internos*, próximos al *eidos* aristotélico.

Buffon creía en el principio de plenitud: existe todo lo que puede existir; y rechazaba el de las causas finales: el mundo fue creado perfecto desde el principio. En varias ocasiones rechazó el esencialismo, reconociendo la necesidad de abstraer pero sin otorgar existencia real a las abstracciones. La mayor parte de su vida estuvo próximo a las posiciones deístas, aunque tuvo algunos momentos de claro ateísmo. Hay 3 razones al menos por las que las ideas científicas de Buffon no resultan fáciles de interpretar:

- Están repartidas a lo largo de una obra muy extensa.
- Algunas de ellas fueron cambiando a lo largo de su vida.
- Al menos en la primera parte de su obra hay algunas concesiones a la censura religiosa.

Como se ocupó de tantos temas y durante tanto tiempo, no es raro encontrar en su obra posiciones contradictorias en algunos asuntos.

El origen y la evolución de la Tierra: el medio físico.

Una de las principales contribuciones de Buffon al evolucionismo fue el asignar a la Tierra un origen, una historia repleta de cambios, y una edad significativamente mayor que la deducida de la revelación bíblica. Según nuestro autor, la Tierra y el resto de los planetas se formaron a causa de la colisión de un cometa con el sol. El violento choque arrancó de la estrella enormes cantidades de materia que luego quedaron orbitando a su alrededor y enfriándose hasta convertirse en cuerpos fríos [Serafini, 1993]. La historia de la Tierra es, básicamente, la historia de su enfriamiento. Una historia que Buffon dividió en sus famosas 7 épocas:

- 1) La Tierra adquiere de forma.
- 2) Las rocas se consolidan y se forman las montañas.
- 3) Los océanos cubren los continentes.
- 4) Las aguas se retiran y los volcanes entran en actividad.
- 5) Los grandes animales habitan las tierras del norte.
- 6) Los continentes se separan.
- 7) La aparición del hombre.

La evolución de la Tierra determina los momentos de aparición de los diferentes grupos de seres vivos y sus migraciones: plantas continentales, peces y animales con concha, grandes cuadrúpedos continentales etc. Los cambios en las condiciones de vida, sobre todo los cambios climáticos y los relacionados con la nutrición, pueden provocar ciertas transformaciones en los organismos, aunque manteniendo siempre las características propias de cada grupo.

Los seres vivos y el concepto de especie

Aunque los animales y los vegetales comparten con los minerales algunas propiedades derivadas de su naturaleza material (extensión, gravedad, impenetrabilidad,...) se distinguen de ellos, según Buffon, por su organización animada, por su capacidad de crecer y de reproducirse [Buffon, 1995, p. 50]. Impresionado por los conceptos newtonianos de movimiento y de continuidad, Buffon tiene dificultades para atrapar conceptualmente la enorme diversidad y las discontinuidades morfológicas entre los seres vivos. Cuando fue nombrado director del Jardín del Rey no estaba muy preparado en sistemática, pero se defendió atacando a los nomenclaturistas, a los que acusaba de pedantes. Le pareció estéril la idea de clasificar a los organismos por unas cuantas características. Según él, había que hacerlo considerando la totalidad de los organismos. En su primera etapa científica, Buffon cree imposible clasificar a los organismos en grupos discretos, pues siempre, pensaba, se encontrarían organismos de características intermedias.

En el primer volumen de su *Histoire Naturelle*, Buffon niega la existencia de especies, estableciendo que sólo existen los individuos. Esta posición es abandonada en el segundo volumen, en el que adopta un concepto utilitario de especie (citado en Mayr, 1982):

We should regard two animals as belonging to the same species if by means of copulation they perpetuate themselves and preserve the likeness of the species, and we should regard them as belonging to different species if they are incapable of producing progeny by the same means.

Como puede verse, no se trata de la definición de un concepto sino de un criterio para determinar si dos organismos pertenecen o no a la misma especie. En todo caso, la especie es la sucesión de sus individuos [Buffon, 1997, p. 84]:

... no es ni el número ni la colección de individuos parecidos lo que hace la especie, es la sucesión constante y la renovación ininterrumpida de los individuos que la constituyen.

Pero este criterio implica que las especies son reales y que, además, son constantes. Esta concepción tan rígida de la especie, junto con la esterilidad de los híbridos, dificulta el advenimiento de concepciones evolucionistas.

Reproducción y herencia

Las teorías preformistas dominantes en la época de Buffon asumían una intervención divina en cada acto de creación de un nuevo organismo. Buffon se enfrenta a esta corriente generacionista con su visión materialista y moderna del relevo biológico a partir, exclusivamente, de las habilidades reproductoras de los organismos. De acuerdo con Buffon, los seres vivos están formados por moléculas orgánicas que, a su vez, se forman mediante reacciones abiogénicas espontáneas. Estas moléculas orgánicas son asimiladas por una especie de molde interior (forma epigenética interna) formando los diferentes órganos de cada ser vivo.

Una vez formados los órganos, las moléculas orgánicas se acumulan en los líquidos seminales, en los que existen pequeños cuerpos organizados que se desarrollan únicamente cuando se juntan los líquidos de ambos progenitores. Este nuevo cuerpo organizado es el esbozo del futuro ser que inicia su desarrollo. Se explican así tanto el parecido de los hijos con los padres como la herencia de los caracteres adquiridos [Buffon, 1995, p. 52] en los que cree Buffon. Resulta problemática, confusa y a veces contradictoria la intervención del molde interior, pero es, en efecto, una respuesta al preformismo generacionista dominante.

Diversidad orgánica

Como ya se ha indicado, Buffon tiene una concepción tipológica de especie. La transmisión reproductora garantiza la permanencia del molde interno de cada especie, y por tanto el mantenimiento, dentro de ciertos límites, de los caracteres específicos de los organismos. Pero entre esos límites cabe una cierta variabilidad que los cambios ambientales, sobre todo, logran producir. Pone como ejemplo la variabilidad de los organismos domésticos, expuestos mucho más que otros, a condiciones de vida muy variables. El fijismo de Buffon es, pues, matizable. En algunos momentos llega a ser incluso dudoso, como cuando sugiere la hipótesis de la descendencia y degeneración de la fauna del nuevo mundo a partir de la del viejo y, en general, cuando pone relación la historia de la Tierra con la de la vida. [Buffon, 1995, pp. 86-87, 263-65, 271-74].

El origen de la vida y el origen de las especies

Aunque Buffon no establece una teoría de la descendencia de unas especies a partir de otras, sí explica como se formaron todas ellas. Primero lo hicieron las moléculas orgánicas, por la acción del calor sobre la materia acuosa y oleosa. Estas moléculas eran indestructibles y se formaron en mayor cantidad en el hemisferio norte. Luego se combinaron al azar, y de todas las maneras posibles, para formar la primera forma de cada una de las especies. Las formas inviables perecieron. La primera forma de cada especie se convirtió en el prototipo de la especie, en el molde interior que garantizará su permanencia a lo largo de los tiempos. Esta permanencia se verá alterada por los cambios ambientales, que pueden provocar en los organismos cambios adaptativos y degenerativos, llegando incluso a la extinción. Los organismos más sencillos pueden, finalmente, formarse por generación espontánea a partir de las moléculas orgánicas.

La interpretación de los fósiles

Como ya ha quedado indicado, Buffon establece una estrecha relación entre la historia de la Tierra y la historia de los organismos. A partir de esa relación interpreta los datos paleontológicos conocidos en su época [Buffon, 1995, p. 215, 219, 230, 269], por ejemplo, en la última de las páginas referenciadas:

Entonces pudieron existir vegetales, testáceos y peces de naturaleza menos sensible al calor, cuyas especies se extinguieron por el enfriamiento de las edades subsiguientes. Hoy encontramos sus restos y despojos en las minas de carbón, en las pizarras, en los esquistos y en las capas de arcilla, así como en los bancos de mármoles y otras materias calizas.

Sobre el origen del hombre

La capacidad humana de pensar supone para Buffon una característica tan notable que la interpreta como una barrera infranqueable entre el hombre y el resto de los animales. De ahí que sea inútil todo intento de emparentar evolutivamente al hombre con cualquier grupo de animales. Aunque en alguna parte de su obra (véase más abajo) plantea la posibilidad de que los monos sean hombres degenerados, inmediatamente después la rechaza con varios argumentos.

Posición evolucionista y contribución al evolucionismo de Buffon

No hay duda de que nuestro autor estuvo preocupado por el problema de la descendencia común de las especies. Probablemente fue el primero en plantear la cuestión en términos científicos. Pero, una y otra vez, acaba inclinándose hacia las posiciones fijistas. El texto siguiente es un buen ejemplo de su posición evolucionista [citado en Mayr, 1982]

Not only the ass and the horse, but also the man, the apes, the quadrupeds, and all the animals might be regarded as constituting but a single family... If it were admitted that the ass is of the family of the horse,... one could equally well say that the ape is of the family of the man... and that all animals are descended from a single animal, from which have sprung in the course of time, as a result of progress or of degeneration all the other races if

animals.... But this is by no means a proper representation of nature. We are assured by the authority of revelation that all animals have participated equally in the grace of direct Creation and that the first pair of every species issued fully formed from the hands of the Creator.

Como puede verse, primero plantea las posibilidades de la evolución para luego negarlas. Y no se trata sólo de una negación complaciente para la autoridad religiosa, Buffon, en efecto, rechaza las tesis evolucionistas. Al menos por las siguientes razones:

- 1) No han aparecido nuevas especies a lo largo de la historia conocida.
- 2) La infertilidad de los híbridos establece una barrera infranqueable entre las especies.
- 3) Si las especies se originaran unas a partir de otras, debería haber un número muy elevado de organismos "intermedios" entre cada dos extremos, lo cual no es el caso.

En cualquier caso es indiscutible que, aunque sólo fuera planteando científicamente la cuestión, Buffon contribuyó al desarrollo de las ideas evolucionistas. Aunque su contribución fue más allá de eso. En efecto, por los siguientes hechos Buffon podría ser considerado como el fundador involuntario del evolucionismo moderno:

- 1) Planteó adecuadamente la cuestión evolutiva y la propuso como un tema propio de la investigación científica.
- 2) Generalizó los resultados de sus estudios anatómicos, desarrollando el concepto de *unidad de tipo* que daría lugar al nacimiento de la Anatomía Comparada, la cual, a su vez, acabaría aportando numerosos datos a favor de la evolución
- 3) Estableció una nueva cronología de la Tierra, más apropiada por su duración para los procesos evolutivos.
- 4) Concibió una historia dinámica de la Tierra, sometida a continuos cambios geológicos, geográficos y climáticos.
- 5) Fue el fundador de la biogeografía, la disciplina que más datos aportaría a favor de la evolución y que Darwin se encargó de recoger y presentar de forma tan admirable.

5. De Buffon a Lamarck

Buffon se interesó por Lamarck en cuanto conoció su trabajo sistemático -y poco Linneano- sobre la flora de Francia. Lamarck era por entonces un miembro asociado y estudiante de botánica en el Jardín du Roi. Buffon le nombró tutor de su hijo y apoyó su candidatura para varios puestos académicos. Lamarck, con una biografía mucho menos afortunada que la de su mentor, mantuvo una posición intelectual próxima a la de éste. Deísta y mecanicista influido por las ideas de Newton y Leibniz (a los que probablemente conoció de "segunda mano"), recogió los planteamientos evolucionistas de Buffon y los desarrolló, como veremos, en la primera teoría científica consistente de la evolución orgánica [Mayr, 1972; 1982].

Lamarck ha tenido la desgracia de ser conocido por los errores ajenos. Ni la idea de la generación espontánea ni la de la herencia de los caracteres adquiridos son originales suyas, ambas pertenecen a la época griega y fueron asumidas por muchos autores clásicos (incluyendo a Aristóteles) y modernos (incluyendo a Darwin). Lamarck las incorporó a

su *sistema* y desde entonces, sobre todo la segunda, ha quedado asociada a su nombre. Para mayor desgracia, una mala traducción al inglés de su *Philosophie zoologique* (*besoin* por *want*, en lugar de *need*) hizo que se le interpretara erróneamente entre los autores británicos (Lyell o Darwin por ejemplo). En la segunda mitad del siglo XX se ha iniciado el desagravio histórico de Lamarck, lo abandera el más importante de los darwinistas contemporáneos, Ernst Mayr.

El medio físico en Lamarck

Buffon ya había propuesto una historia dinámica de la Tierra provocada, básicamente, por su enfriamiento, y había destacado la influencia sobre los seres vivos de los cambios ambientales, especialmente los climáticos. Lamarck recoge y amplía la idea, observa que [Lamarck, 1986, p 68]:

... nada resulta constante en la superficie del globo terrestre. Con el tiempo todo cambia en él ... Los lugares elevados se degradan perpetuamente por las acciones alternativas del sol, de las aguas pluviales ... Todo lo que se desprende del suelo es arrastrado hacia los lugares bajos. ... En una palabra, todo en la superficie de la Tierra cambia de situación, de forma, de naturaleza y de aspecto. Hasta los mismos climas de sus distintas comarcas no resultan constantes.

Se enfrenta a la visión catastrofista dominante y propone, en su lugar, una visión gradualista de los cambios geológicos [Lamarck, 1986, p. 69]

¿pero porqué suponer sin pruebas una o varias *catástrofes universales*, cuando la marcha de la Naturaleza basta para explicar los hechos que observamos en todas sus partes?
... que en todo lo que en ella opera no hace nada con brusquedad y que obra siempre con lentitud y por grados sucesivos..

Los cambios ambientales desempeñaron un papel decisivo en el segundo mecanismo evolutivo propuesto por Lamarck (véase más abajo). Al mismo tiempo le sirvieron para plantear una brillante argumentación a favor de la evolución orgánica

Para sostener que esta segunda conclusión [que los cambios ambientales provocan cambios en los organismos...] resulta sin fundamento, hay necesidad por de pronto de probar que cada punto de la superficie del globo no varía nunca en su Naturaleza, su exposición, su situación elevada o profunda, su clima, etc., etc., y probar después que ninguna parte de los animales sufre modificación alguna a través de los tiempos por el cambio de las circunstancias y por la necesidad que les obliga a otro género de vida y de acción que los habituales.

En resumen, los organismos para permanecer bien adaptados en todos los tiempos han de evolucionar, puesto que los ambientes cambian. Esta argumentación de Lamarck no ha sido valorada de forma adecuada [Mayr, 1972].

Los seres vivos y el concepto de especie

Al igual que Buffon, Lamarck considera que existe un inmenso hiato entre la materia inanimada y los seres vivos. También como Buffon, considera que los seres vivos están formados de la misma materia que su medio natural, del cual, y por generación

espontánea, surgen continuamente los más simples de ellos. Lamarck define a los seres vivos en términos de organización, distinguiendo animales de vegetales por su capacidad de reacción a los estímulos externos (irritabilidad). Tiene una visión física de la vida compatible con la acción de fuerzas mecánicas [Lamarck, 1986, p. XVII]:

... la vida es una sucesión de movimientos que se ejecutan en virtud de las sensaciones recibidas por los diferentes órganos, o de otro modo, que todos los movimientos vitales constituyen el producto de las impresiones recibidas por las partes sensibles.

O bien

Life, in the parts of a body that possesses it, is an order and a state of things that permit organic movements there; and these movements, which constitute active life, result from the action of a stimulating cause that excites them. [citado en Burkhardt, 1995]

La noción rígida de especie que mantuvo Buffon da paso a otra más flexible y transitoria en Lamarck. Parte de un concepto tradicional, que utiliza en sus trabajos sistemáticos ("toda colección de individuos semejantes que fueron producidos por otros individuos parecidos a ellos" [Lamarck, 1986, p. 51]), pero mantiene su transitoriedad: las especies son constantes sólo mientras se mantienen sus condiciones de vida. Influido por el estudio de un grupo de moluscos extremadamente variable (polimorfismo genético, variabilidad fenotípica y geográfica), mantiene también la existencia de un número inmenso de formas intermedias entre todos los organismos, las especies se funden unas en otras y "en las partes en las que vemos especies aisladas es porque faltan otras que se aproximan a ellas y que aún no han sido recogidas" [Lamarck, 1986, p.54].

En todo caso, Lamarck aún no tiene el concepto poblacional de especie que será tan decisivo en Darwin. Los componentes de una especie son iguales, aunque se modifique por los cambios ambientales lo hacen todos de la misma manera. Su concepción aún se encuentra cerca de las posiciones esencialistas [Mayr, 1972]. Tampoco contempla los mecanismos de aislamiento reproductor tan necesarios para explicar el origen de las especies. Sólo contempla algunas situaciones biogeográficas, como el de las diferentes razas de perros formadas en países muy *distantes*. Contempla también como un mecanismo alternativo de cambio, y siguiendo los pasos de Linneo, la posibilidad de formación de nuevas especies por hibridación.

Reproducción y herencia

Con Lamarck se confirman las tesis "reproduccionistas" iniciadas con Buffon, los organismos se perpetúan mediante la reproducción, sin que sea necesaria la intervención divina en cada acto de creación. Aunque Lamarck repite muchas veces a lo largo de su obra que los cambios ambientales provocan nuevas necesidades en los organismos, y que estas necesidades promueven nuevas acciones que, a su vez, promueven cambios en la organización de los seres vivos, no dice una palabra acerca de cómo se produce la transmisión de los cambios, ni, en general, sobre la transmisión de los caracteres de padres a hijos. Lo único que podemos leer sobre este asunto lo encontramos en la segunda de sus leyes [Lamarck, 1986, p.175]

Todo lo que la Naturaleza hizo adquirir o perder a los individuos por la influencia de las circunstancias en que su raza se encontraba... la Naturaleza lo conserva por la generación en los nuevos individuos, con tal de que los cambios adquiridos sean comunes a los dos sexos, o a los que han producido estos nuevos individuos.

Puesto que la teoría de la pangénesis era la comúnmente aceptada, tal vez no sintiera la necesidad de declarar explícitamente su adhesión a la misma. Según esta teoría, cuyos orígenes se remontan a Hipócrates (y probablemente a Anaxágoras), los diferentes órganos del cuerpo producen una especie de gémulas con la capacidad de transmitir las propiedades de los propios órganos; estas gémulas emigran y se reúnen en los líquidos seminales. La mezcla de estos líquidos producen la fertilización que da lugar a los nuevos organismos. La teoría de la pangénesis se mantuvo hasta finales del siglo XIX.

Generación espontánea

Como se verá más adelante, uno de los mecanismos de evolución propuestos por Lamarck consistía en la continua ascensión de los organismos por la Cadena de los Seres. Un movimiento que siempre se realizaba en la misma dirección, la que va de los niveles de organización más sencilla hacia los de mayor complejidad y perfección. Esta progresión sin fin tenía el inevitable efecto de dejar huecos en los niveles inferiores, y eran estos huecos los que se rellenaban por la continua generación espontánea (a partir de la materia inorgánica común y por la acción de ciertos fluidos sutiles como el calórico y la electricidad) de los organismos más simples. Puesto que Lamarck acabó considerando tres cadenas de seres vivos (una para los vegetales y dos para los animales), habría de formarse por generación espontánea tanto las plantas más simples como los infusorios y los gusanos.

La lucha por la existencia en Lamarck

Lamarck se percató de la "*extrema capacidad de multiplicación de las pequeñas especies*" y de que "*la multitud de los individuos podía perjudicar a la conservación de las razas*" pero enseguida hace notar las precauciones tomadas por la naturaleza para mantener el orden general [Lamarck, 1986, p 88]:

Los animales se devoran unos a otros ... Todo el mundo sabe que los más fuertes y los mejor armados son los que comen a los más débiles y que las grandes especies devoran a las pequeñas.

Sin embargo no se percata de la presión demográfica:

... Nunca, pues, la tierra estará de la población que podría alimentar. Sus partes principales habitables jamás habrán de estar más que mediocrementemente pobladas,...

Y como su visión de las especies no es poblacional (no contempla ni el aislamiento reproductor ni la diversidad en los individuos que forman las comunidades reproductoras; esto último porque los cambios se operan en todos ellos de forma prácticamente simultánea), se explica que no considerase la lucha por la existencia como un motor de los cambios evolutivos.

La interpretación de los fósiles

Lamarck se resistía a creer que las especies pudieran desaparecer, salvo las de mayor tamaño y siempre a manos del hombre, por algún conflicto de intereses. Para él los fósiles podrían ser restos de especies actuales que aún no han sido descubiertas, o bien especies que se han transformado en las que hoy conocemos, pero nunca ve en ellos a especies extinguidas, salvo el caso de los grandes mamíferos por las razones apuntadas.

Los mecanismos de la evolución según Lamarck

A la hora de explicar sus mecanismos evolutivos, Lamarck resulta repetitivo en algunos aspectos, y ambiguo y confuso en otros (a veces incluso contradictorio). Se diría que no puso demasiado cuidado en la redacción y corrección de sus manuscritos. Algunos, como la *Filosofía zoológica*, parecen un verdadero refrito de notas adosado con algunos de sus discursos académicos [Mayr, 1972]. Esto, naturalmente, ha provocado que su obra evolucionista se interprete de diferentes maneras y que no haya sido apreciada en lo que se merece. Inicialmente, Lamarck distingue dos mecanismos evolutivos (cuya valoración relativa cambió con el tiempo, véase más abajo):

(1) Evolución hacia la perfección

Todos los seres vivos transitan, según Lamarck, por la Cadena de los Seres. Se trata de una ascensión lineal hacia la perfección, que va de los organismos más simples a los más complejos. Desde el principio distingue una cadena para los vegetales y otra para los animales. Esta última quedará luego dividida en dos cadenas, una que parte de los infusorios y otra de los gusanos. La causa de este movimiento de progresión es una fuerza vital inherente a la materia viva. Pero no se trata de una fuerza vitalista, sino de una fuerza física al estilo de las fuerzas mecánicas (para Lamarck la vida era un fenómeno natural, un hecho físico). La vida y su imparable progreso resultaban de la interacción de la materia orgánica con ciertos fluidos sutiles (como el calórico y la electricidad) y con ciertas causas excitadoras. Estas interacciones eran responsables tanto de la organización de las masas inertes y desorganizadas (generación espontánea), como de la excitación vital de los organismos más simples y del ulterior desarrollo organizativo de estos mismos organismos [Burkhardt, 1995]. En su *Recherches sur l'organisation des corps vivants* (1802) escribe: (citado en Burkhardt, 1995):

That the characteristic of the movement of fluids in the supple parts of the living bodies that contain them is to trace out routes and places for deposits and outlets; to create canals and the various organs, to vary these canals and organs according to the diversity of either the movements or nature of the fluids causing them; finally, to enlarge, elongate, divide, and gradually solidify these canals and organs.

That the state of organization in each living body has been formed little by little by the increasing influence of the movements of fluids and by the changes continually undergone there in the nature and state of these fluids through the usual succession of losses and renewals.

Todo ello sometido al gobierno de las leyes naturales [Lamarck, 1986, p.105]:

... Me propongo comprobar que el hecho de que se trata [la progresión] es posible y que es el producto de una ley constante de la Naturaleza que obra siempre con uniformidad...

Para esta evolución ascendente se requieren cantidades inmensas de tiempo porque se trata de un proceso muy lento, pero Lamarck ya ha asumido y acrecentado las propuestas buffonianas sobre la antigüedad de la Tierra.

Este primer mecanismo evolucionista presenta algunos problemas de los que el propio Lamarck se debió de percatar:

- La marcha ascendente de todos los grupos dejaría inevitablemente huecos que habría de ser rellenados por los que ascendían desde más abajo. Sería necesaria, pues, al menos una cierta sincronización en el ritmo evolutivo de los diferentes grupos.
- Puesto que el hueco de los organismos más simples no podía ser rellenado por otros, se hacía necesaria una *continua* generación espontánea de estos grupos más simples.
- El movimiento lineal no era compatible con la arborización cada vez más evidente de las clasificaciones sistemáticas.

Más adelante corregirá algunos aspectos de este mecanismo evolutivo que lo harán más compatible con una teoría de la evolución por descendencia común que con una evolución a través de una Cadena de los Seres.

(2) *Evolución disruptiva y adaptativa*

Lamarck, el filósofo de la naturaleza, estaba convencido de la ascensión lineal de los seres vivos por una escala de complejidad organizativa creciente. De esta convicción es de donde surgió el primer mecanismo evolutivo. Pero el Lamarck sistemático, el naturalista que se enfrentaba todos los días con los organismos reales, se daba cuenta de su extraordinaria diversidad, de la dificultad insalvable de disponerlos en secuencias lineales de complejidad creciente. Para explicar estos hechos desarrolló un segundo mecanismo evolutivo en el que hizo intervenir a los cambios ambientales. Sería por esta segunda propuesta evolutiva por la que llegaría a ser (mal) conocido. Hay dos errores muy comunes en la interpretación del evolucionismo de Lamarck (interpretación que E. Mayr llama pseudo-lamarckismo):

1- La influencia directa del ambiente sobre los organismos

La idea de que el medio ambiente puede inducir directamente cambios en los organismos está muy extendida en la literatura neolamarckista. Pero esta es una idea (defendida por E. G. St. Hilaire) que Lamarck rechazó de forma enfática:

... Las circunstancias influyen sobre la forma y la organización de los animales...
Ciertamente, si se tomasen estas expresiones al pie de la letra, se me atribuiría un error, porque cualesquiera que puedan ser las circunstancias, no operan directamente sobre la forma y sobre la organización de los animales ninguna modificación.

2- Los efectos de la voluntad de los organismos

Como ya se ha comentado, este error se debe a una traducción errónea de la palabra francesa *besoin* por la inglesa *want*, lo que dio pie a interpretar los cambios orgánicos en términos de voluntades y deseos, tal como hicieron Lyell, Darwin (*Lamarck non sense of ... adaptations from the slow willing of animals*) o Huxley (*according to Lamarck the new needs will create new desires, and the attempt to gratify such desires will result in an appropriate modification*) [Mayr, 1972].

Dejemos que sean las propias palabras de Lamarck las que nos expliquen esta segunda causa de la mutabilidad orgánica [Lamarck, 1986, p. 174]:

Pues el verdadero orden de cosas que se trata de considerar en todo esto consiste en reconocer: 1º que todo cambio un poco considerable y en seguida mantenido en las circunstancias en que se encuentra cada raza de animales, opera en ella un cambio real de necesidades; 2º que todo cambio en las necesidades de los animales produce en ellos nuevas acciones para satisfacerlas, y por consecuencia otros hábitos. 3º que necesitando toda nueva necesidad nuevas acciones para satisfacerla, exige del animal que la experimente, ya el empleo más frecuente de tal parte que antes usaba menos, lo que desarrolla y fortifica, ya el empleo de nuevas partes que las necesidades crean insensiblemente en él por los esfuerzos de su sentimiento interior.

Tenemos, pues, la siguiente cadena causal (Figura 1):

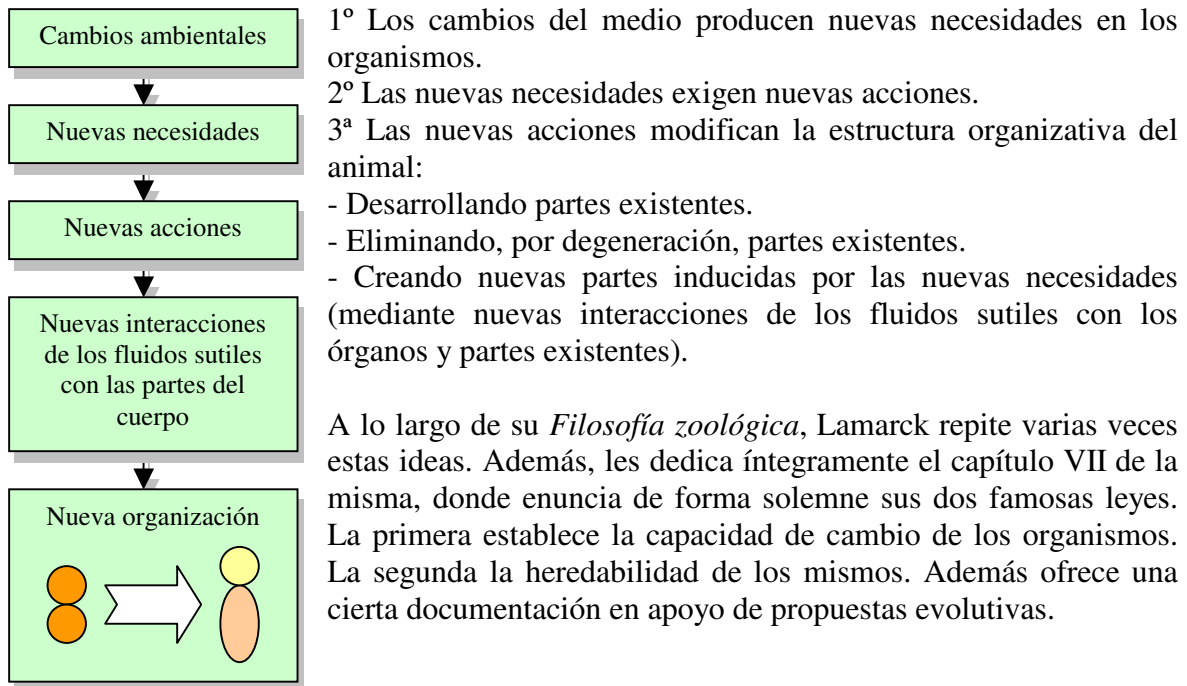


Figura 1

Evolución del evolucionismo de Lamarck

Lamarck se hizo evolucionista a los 56 años, probablemente inspirado por sus estudios taxonómicos [Ruse, 1983]. Aún así tuvo tiempo de madurar y modificar de forma notable su pensamiento evolucionista. Fue abandonando sus creencias en clasificaciones lineales y en cadenas de progreso, y fue ganando terreno el segundo de sus mecanismos evolutivos (la evolución disruptiva y adaptativa). En lugar de la cadena lineal de progreso comenzó considerar que el progreso afectaba sólo a grandes masas de organismos, en el interior de las cuales subsistía una amplia diversidad que no necesariamente progresaba. Sólo era posible el tránsito de unas masas a otras para los organismos situados en la "frontera de ambas". Hacia 1815 se había producido la inversión completa en la importancia relativa de sus propuestas evolucionistas. Las series de perfección creciente quedaron reducidas a un artefacto didáctico.

El naturalista empírico ganó finalmente la batalla al filósofo de la escala de perfección, los cambios accidentales del ambiente físico se convirtieron en la causa principal de los cambios orgánicos y de la diversidad [Lamarck, 1986, p.126]:

... el trabajo de la Naturaleza ha sido alterado muchas veces, y hasta contrariado en su dirección, por la influencia que circunstancias singularmente diferentes ejercieron sobre los seres sometidos a ellas durante infinidad de generaciones.

De esta forma, sus propuestas evolucionistas se aproximaron más a las concepciones modernas de la evolución, aunque, como vamos a ver mantienen aún diferencias importantes con el darwinismo.

Evolución humana

Lamarck trata sin reservas el problema de la evolución del hombre, al que emparenta claramente con los monos antropoides (Capítulo IX de su *Filosofía zoológica*). La adquisición de la postura bípeda otorgó a los primeros humanos un dominio total sobre el resto de los animales, que vino a completarse con el aumento de inteligencia y la adquisición del lenguaje. Otros cambios se operaron como consecuencia de la adquisición de nuevos hábitos

6. De Lamarck a Darwin

En el momento de embarcarse en el Beagle (Diciembre de 1831), Darwin era un joven naturalista convencido de las tesis fijistas y catastrofistas dominantes en su época (Ruse, 1983; Bowler, 1990). Durante el viaje tuvo la ocasión de leer los *Principles of Geology* de Charles Lyell, donde el gran geólogo inglés exponía su visión uniformista de la historia de la Tierra. La lectura de este libro, junto con sus observaciones geológicas en el continente suramericano, convencieron a Darwin de las tesis uniformistas (Tabla 1). Se desconoce hasta que punto Lyell fue influido, en este punto, por las sugerencias gradualistas y actualistas de Lamarck, expuestas en su *Filosofía zoológica* [Mayr, 1972], obra que tanto él como Darwin conocían.

Concepto	Uniformismo	Catastrofismo
(1) Aspecto teológico de las causas.	(a) Causas siempre naturales (b) Causas naturales con algunas intervenciones divinas ocasionales.	(c) Intervenciones divinas siempre.
(2) Causas a través del tiempo geológico.	(a) Las mismas causas (leyes físicas) siempre.	(b) Causas diferentes operaron a lo largo de los tiempos.
(3) Intensidad de las fuerzas causales.	(a) Siempre con la misma intensidad que en la actualidad.	(b) Irregular, variando con los tiempos geológicos. (c) Estacionariamente decrecientes con los tiempos geológicos.
(4) Causas configurativas.	(a) Las mismas en todos los tiempos.	(b) Diferentes en los primeros periodos geológicos.
(5) Ritmo de los cambios	(a) La mayoría graduales, sólo algunos cambios drásticos.	(b) La mayoría de los cambios son cataclísmicos.
(6) Cambio direccional del mundo	(a) Rechazado. El mundo siempre está en un estado estacionario.	(b) Sí.

Tabla 1. Componentes del uniformismo (modificada de Mayr, 1982)

Es interesante comparar las actitudes uniformistas de Lamarck, Darwin y Lyell y comprobar, como puede verse en la Tabla 2, que hay más acuerdo entre Darwin y Lamarck que entre Darwin y Lyell.

Autor	Componentes del uniformismo (ver tabla 1)					
	1	2	3	4	5	6
Lyell	b	a	a	a	a	a
Darwin	a	a	a	¿b?	a	b
Lamarck	a	a	¿b?	b	a	b

Tabla 2. En amarillo los elementos de acuerdo entre Darwin y Lamarck y de desacuerdo entre Darwin y Lyell. En verde los elementos de acuerdo entre Darwin y Lyell y de desacuerdo entre Darwin y Lamarck. En blanco los elementos de acuerdo entre los tres. (modificada de Mayr, 1982)

Lo que Darwin rechazó abiertamente de las propuestas evolucionistas de Lamarck fueron los mecanismos evolutivos (mal interpretados). Le pareció absurdo que el deseo de los organismos pudiera guiar los cambios orgánicos. Como ya se ha indicado, la culpa de esta mala interpretación de Lamarck la tuvo una desafortunada traducción al inglés de su obra.

Pero Lamarck no fue el único autor con ideas evolucionistas conocido por Darwin. Aparte de la *Zoonomia* de su abuelo Erasmus (publicada en 1796), conoció los famosos *Vestiges of the Natural History of Creation* de Robert Chambers. Esta obra, publicada de forma anónima en 1844, provocó una virulenta reacción en los medios intelectuales ingleses de la época. La crítica fue casi unánimemente demoleadora. Chambers (el conocido editor de libros) era un profano en la materia que se atrevió a plantear el origen evolutivo de las especies biológicas. De una forma un tanto ingenua, pretendió aplicar el uniformismo al mundo orgánico, haciendo unas propuestas evolucionistas (*Principio del desarrollo progresivo*) muy próximas a las de Lamarck. No obstante, y a pesar de sus numerosos errores, la obra contenía algunas reflexiones evolutivas interesantes. Incluso ejerció una cierta influencia sobre A. R. Wallace y sobre H. Spencer. Pero, sobre todo, la obra de Chambers hizo un excelente servicio a Darwin. Por una parte puso de moda la discusión evolucionista (citado en Mayr, 1982):

In my opinion [the publication of the *Vestiges*] has done excellent service in calling in this country attention to the subject and in removing prejudices.

Y por la otra parte, le sirvió para construir el catálogo y preparar la respuesta a todas las críticas que se podían esperar sobre una teoría de la evolución orgánica.

El medio ambiente en Darwin

Antes de iniciar su periplo en el H. M. S. Beagle, Darwin había recibido una buena formación teórica y práctica en Geología. Justo antes de embarcarse había participado en una excursión geológica al norte de Gales con Sedgwick, uno de los mejores geólogos de la época. Como se acaba de indicar, Darwin se hizo uniformista durante su viaje por tierras suramericanas. Allí mismo tuvo la oportunidad de plantear ciertas hipótesis sobre la evolución de los arrecifes que, en el mismo viaje, tendría la satisfacción de comprobar mediante la observación. Esa, y otras hipótesis, exigían un medio físico capaz de experimentar lentos y continuos cambios, que, a su vez, exigían una extraordinaria cantidad de tiempo.

Este medio físico dinámico tuvo una importancia crucial en el desarrollo de su teoría de la evolución. Sobre todo por su continua interacción con las poblaciones de organismos. De acuerdo con Darwin los organismos tenderán a ocupar, de la manera más eficiente posible, todos los puestos que la naturaleza pone a su disposición (por ejemplo, Darwin, 1988, p.1722-73):

La selección natural obra exclusivamente mediante la conservación y acumulación de variaciones que sean provechosas en las condiciones orgánicas e inorgánicas a que cada ser viviente está sometido en todos los periodos de su vida. El resultado final es que todo ser tiende a perfeccionarse más y más en relación con las condiciones.

Esa ocupación eficiente del medio físico, la adaptación, es una de las grandes consecuencias de la evolución según Darwin. Es importante destacar que, a diferencia de Buffon y Lamarck, Darwin siempre hace alusión al medio ambiente considerándolo como el conjunto de factores inorgánicos y orgánicos que constituyen las condiciones de vida de los organismos. Es decir, incluye a los propios organismos como una parte esencial del medio [Darwin, 1988, p. 177]:

... de la naturaleza de las variaciones que se han conservado o seleccionado -y esto depende de las condiciones físicas ambientales y, en un grado todavía mayor, de los organismos que rodean a cada ser y con los cuales entran en competencia.

Pero el medio físico desempeña, además, otras funciones en su teoría. Entre ellas las siguientes:

- Interviene en los mecanismos de aislamiento reproductor de las poblaciones creando barreras físicas (montañas, ríos, etc.).
- Hace posible ciertas migraciones a través de puentes naturales [Darwin, 1988, capítulos XII y XIII].
- Influye en el desarrollo fenotípico [Darwin, 1988, p. 135, 153, 185, etc.]
- Crea nuevas necesidades que, a su vez, exigen el mayor uso o desuso de ciertas partes de los organismos. Estos cambios pueden acabar modificándose de forma permanente y heredable (Darwin, 1988, p. 185-190, 213, 271, 507, 539, 556, 563).

El concepto de especie: de Buffon a Darwin

La superposición de variabilidad genotípica, fenotípica y geográfica hace de las especies un concepto realmente complicado que, aún en nuestros días, sigue planteando problemas. Buffon, que empezó negando el concepto, acabó adaptando como tal un simple criterio de pertenencia. En Lamarck la noción se hizo más flexible y transitoria. Pero será en Darwin donde se producirá el cambio más significativo desde el punto de vista de la evolución. En efecto, si para Buffon y Lamarck las especies están formadas por individuos esencialmente iguales - los cambios se operan en todos los individuos de forma casi simultánea- en Darwin lo que cobra importancia es precisamente la diversidad de los organismos que componen las poblaciones naturales, junto con su aislamiento reproductor más o menos eficiente.

Darwin se percata de la dificultad de establecer criterios de pertenencia a una determinada especie [Darwin, 1988, p 391]:

Es importantísimo recordar que los naturalistas no tienen un *regla de oro* para distinguir las especies de las variedades; conceden cierta pequeña variabilidad a todas las especies, pero, cuando se encuentran con una diferencia algo mayor entre dos formas cualesquiera, las consideran ambas como especies...

Se supone que Darwin cambió su concepción fijista de especie en 1838, después de trabajar sobre su colección de pájaros con el gran ornitólogo J. Gould [Mayr 1982], y que este cambio tuvo un efecto dominó sobre el resto de sus concepciones biológicas. A pesar de ello, Darwin mantuvo siempre que las especies existen en la naturaleza sin llegar a constituir un caos de variedades, y que los individuos de la misma especie presentan el máximo grado de semejanza y son completamente fértiles cuando se cruzan entre sí [Darwin, 1988, p.222]:

Resumiendo, creo que las especies llegan a ser entidades bastante bien definidas y no se presentan en ningún periodo como un inextricable caos de eslabones variantes e intermedios.

Los científicos no creacionistas de la Inglaterra del siglo XIX se referían al problema del origen de las especies como el *enigma de los enigmas* (the mystery of mysteries). Darwin quiso titular la presentación de su teoría de la evolución precisamente como *El origen de las especies*, porque ese es el verdadero objetivo de una teoría de la evolución, explicar el origen y las relaciones históricas de todas las especies orgánicas. Humildemente, Darwin escribe en la introducción de *El Origen*:

... it occurred to me, in 1837, that something might perhaps be made out on this question by patiently accumulating and reflecting on all sorts of facts which could possibly have any bearing on it

La teoría de la herencia en Darwin

Como se sabe, Darwin no llegó a conocer el trabajo genético de Mendel, aunque se publicó en el año 1865, 17 años antes de su muerte. No se sabe bien qué consecuencias habría tenido el conocimiento de la herencia mendeliana por parte de Darwin, pero no necesariamente habrían tenido que ser positivas [Bowler, 1990]. Darwin asumió la teoría de la herencia comúnmente admitida en su época, la *pangénesis*, que se remonta a los tiempos de Hipócrates. Sucesivas variaciones de la teoría fueron admitidas por autores como Buffon, Maupertuis, Lamarck, o el propio Darwin. Según esta teoría, cada

parte del cuerpo crea una especie de gémulas con la capacidad de reproducir la parte u órgano de procedencia. Las gémulas circulaban libremente por el cuerpo y acababan reuniéndose en los órganos sexuales. La reproducción consistía en la mezcla de las gémulas de ambos progenitores en el óvulo fecundado. Se trataba, pues, de una herencia particulada y por mezcla.

El modelo hereditario asumido por Darwin provocó una crítica muy severa a su teoría de la selección natural. En efecto, en el año 1867 el ingeniero escocés Flemming Jenkin demostró de forma convincente que las modificaciones aleatorias que aparecieran en algunos individuos tenderían a diluirse al mezclarse con los estado originales no alterados. De esta forma quedaba afectada una de las bases del proceso evolutivo, las variaciones aleatorias. Darwin quedó muy afectado por esta crítica, llegando incluso a poner en duda la eficacia de su mecanismo evolutivo [Vorzimmer, 1963]. Jenkin fue la causa de que Darwin dirigiera su teoría hacia posiciones más Lamarckistas: las variaciones se producirían en varios organismos a la vez como respuesta común a las exigencias ambientales.

La mutabilidad orgánica: de Buffon a Darwin

Aparte de otros planteamientos más o menos especulativos, Buffon fue el primero en plantear en los términos apropiados la posibilidad de los cambios orgánicos, incluyendo la mutabilidad de las especies biológicas. Aunque él mismo rechazó esa mutabilidad, llegó a considerar la existencia de cambios en los organismos, aunque dentro de ciertos límites que no afectaban a las características esenciales de las especies. Los cambios, que eran provocados por la evolución (enfriamiento) del planeta, podían acarrear incluso la extinción de las especies, aunque no la transformación de unas especies en otras.

Lamarck rompió los límites de Buffon, las especies podían transformarse unas en otras. Los cambios en Lamarck tenían una componente direccional -la perfección organizativa- que con el tiempo fue perdiendo importancia a favor de los cambios no dirigidos provocados por el ambiente. El motor de los cambios era la propia acción que los organismos llevaban a cabo como respuesta a las nuevas necesidades provocadas por los cambios ambientales. El resultado era que los cambios se producían en la misma forma en todos los organismos.

Darwin fue más lejos aún, para él los cambios eran exclusivamente aleatorios, no dirigidos. Además los cambios sólo se producían en algunos organismos, aunque se heredaban y se multiplicaban si sus portadores tenían alguna ventaja respecto a los no portadores. Por último, el motor de los cambios era la selección natural, la reproducción diferencial de los organismos más eficientes.

La lucha por la existencia: de Lamarck a Darwin

Como ya se ha indicado, Lamarck, aunque se percató de la extraordinaria capacidad reproductora de los organismos más simples, no se planteó el problema de la tensión demográfica, ni siquiera creyó que la Tierra hubiese estado nunca plenamente poblada (véase más arriba). Pero Lamarck era un naturalista de gabinete, su trabajo sistemático lo realizó más bien sobre colecciones de museo. Realizó muchas menos observaciones sobre las poblaciones naturales en su ambiente. Lo contrario ocurrió con Darwin, que fue tan buen naturalista de campo como de gabinete. Sus observaciones naturales pronto

le hicieron comprender el drama de unas poblaciones en crecimiento exponencial abastecidas por un ambiente de recursos limitados.

La lectura de Malthus sirvió a Darwin para plantear la lucha por la existencia en términos de una ley matemática precisa: el crecimiento aritmético de los recursos frente al exponencial de los organismos. Un planteamiento riguroso y cuantitativo, al gusto del ideario científico (newtoniano) de la época. Naturalmente, la lucha por la existencia formará una de las bases del modelo evolutivo propuesto por Darwin.

Wallace y Darwin: la selección natural

Del estudio de los diarios y cuadernos de notas de Darwin puede deducirse que su conversión al evolucionismo se inició hacia 1838, casi dos años después del regreso de su viaje a bordo del Beagle [Mayr, 1982]. Esta conclusión no concuerda con las indicaciones que el propio Darwin da en *El origen* y en su *Autobiografía*. La destrucción del concepto fijista de especie fue el primer paso en el desarrollo de su teoría de la evolución, en todos los que siguieron la cuestión del origen de la diversidad siempre estuvo presente. A partir de 1838 Darwin se dedicó, entre otras labores científicas, a realizar observaciones y experimentos y a recoger documentación de todo tipo en apoyo de sus ideas. Como es bien sabido, en el año 1858 le llegó un manuscrito firmado por Wallace, un naturalista recolector a sueldo de insectos y pájaros en las selvas tropicales, con una propuesta evolutiva -la selección natural- igual a la suya. A instancias de Lyell y Hooker, Darwin y Wallace leyeron sendos artículos ante la Sociedad Linneana, en cuyas Actas (*Journal of the Proceedings of the Linnean Society*) fueron publicadas en 1858.

En el resumen del capítulo IV de *El origen*, Darwin expresa de una forma muy concreta su línea de argumentación [Darwin, 1988, p. 179]:

Si en condiciones variables de vida los seres orgánicos presentan diferencias individuales en casi todas las partes de su estructura -y esto es indiscutible-; si hay, debido a su progresión geométrica una rigurosa lucha por la existencia en alguna edad, estación a año -y esto, ciertamente, es indiscutible-; considerando entonces la complejidad infinita de las relaciones de los seres orgánicos entre sí y con sus condiciones de vida, que hacen que sea ventajoso para ellos una infinita diversidad de estructura, constitución y costumbres, sería un hecho, el más extraordinario, que no hubiesen presentado nunca variaciones útiles a la prosperidad de cada ser, del mismo modo que se han presentado tantas variaciones útiles al hombre. Pero si las variaciones útiles a un ser orgánico ocurren alguna vez, los individuos caracterizados de este modo tendrán seguramente las mayores probabilidades de conservarse en la lucha por la vida y, por el poderoso principio de la herencia, tenderán a producir descendientes con caracteres semejantes. A este principio de conservación o supervivencia de los más adecuados lo he llamado *selección natural*.

Aunque las ideas están correctamente expresadas, se podría haber utilizado un mayor grado de formalismo [Ruse, 1975 a] y, tal vez, evitado, o al menos paliado, el continuo acoso dialéctico sufrido por la teoría desde su publicación hasta nuestros días. Extraña también la ausencia de ese formalismo si se tiene en cuenta que Darwin estaba al corriente y apoyaba el ideario científico newtoniano de la época. Además conocía y admiraba tanto a Herschel como a Whewell [Ruse, 1975 b]. De todas formas se pueden reconocer los principios inductivos y las leyes deducidas utilizadas en la argumentación. La teoría se podría resumir formalmente de la siguiente forma, que utiliza 3 principios inductivos sólidamente establecidos de los que se deducen tres leyes:

Principio inductivo 1: Todos los seres vivos se reproducen de forma exponencial.
Principio inductivo 2: Los recursos ambientales disponibles son limitados.
Principio inductivo 3: Los organismos presentan variaciones aleatorias en todas sus partes y capacidades.

De los dos primeros principios se deduce la siguiente

Ley 1ª (de la lucha por la existencia): No todos los organismos que nacen en una población volverán a reproducirse.

Del tercer principio se deduce la siguiente

Ley 2ª (de las variaciones favorables y desfavorables): en las poblaciones naturales nacen individuos con caracteres más favorables que otros para la supervivencia y la reproducción

Finalmente de la dos leyes anteriores se deduce la siguiente

Ley de la selección natural: los organismos de las poblaciones naturales se reproducen de forma diferencial.

La acumulación de diferencias sucesivas es la causa de la evolución orgánica. Un factor básico es la consideración de las poblaciones como grupos de individuos que forman comunidades reproductoras más o menos aisladas. Se entiende, pues el interés evolutivo de las causas que determinan el aislamiento reproductor de las poblaciones: barreras geográficas, climáticas, ecológicas, etológicas etc. Tenemos, pues, dos posibilidades evolutivas. En unos casos las poblaciones pueden modificarse adaptativa y progresivamente, sin que se produzca ninguna escisión (anagénesis). En otros, ciertos grupos pueden quedar aislados reproductivamente, iniciando cada uno de ellos su particular historia evolutiva independiente del grupo inicial (cladogénesis). De esta forma pueden aparecer nuevas especies que se diferencian de las especies originales.

La selección sexual y otros mecanismos de cambio

Al contrario que Wallace, Darwin consideró otra posibilidad de selección relacionada con la capacidad de apareamiento de los organismos sexuales, la selección sexual. Distinguió dos tipos de selección, la que se realiza exclusivamente entre los machos para conseguir la posesión de las hembras, y la que realizan las hembras de ciertos grupos de organismos al elegir los machos con los que se aparearán. Junto a la doble selección, natural y sexual, Darwin contempló otros mecanismos evolutivos:

- Cambios producidos por el uso y desuso de los órganos (Darwin 1988, pp185-190, 213, 271, 507, 539, 556, 563).
- Acción directa del medio (Darwin, 1988, pp 135, 153 185).
- Cambios producidos por correlación orgánica (Darwin, 1988, pp 64, 194-7, 267).

Aunque en el *Origen de las especies* se mencionan varias veces estos cambios no selectivos, Darwin no los analiza ni los documenta con ejemplos, en claro contraste con la impresionante documentación utilizada en apoyo de la selección natural

El origen de la vida y el origen del hombre

Al contrario que Lamarck y Buffon, Darwin no se ocupa del origen de la vida al que considera un problema de rango superior (Darwin 1988, p. 563):

No es una objeción el que la ciencia hasta el presente no de luz alguna sobre el problema, muy superior, del origen de la vida.

En todo caso, Darwin se limita a considerar la posibilidad de uno o unos pocos antepasados comunes a todos los seres vivos, incluido el hombre (Darwin, 1988, p. 567):

... tenemos también que admitir que todos los seres orgánicos que en todo tiempo han vivido sobre la Tierra pueden haber descendido de alguna forma primordial.

A lo largo del *Origen de las especies* evita cuidadosamente toda alusión a un ser tan comprometido como el hombre, aunque no quiere esconder el problema y por ello declara, con relación al origen del hombre, lo que se ha venido en considerar una de las afirmaciones más modestas del siglo XIX: *Much light will be thrown on the origin of man and his history.*

La noción de progreso: de Buffon a Darwin

Estrechamente relacionada con la idea de evolución se encuentra la idea de progreso, una idea con importantes connotaciones sociales y políticas que fue muy discutida por los filósofos ilustrados y victorianos. Un grupo de ellos, creacionistas que creían en el principio de la plenitud, mantenían que existe todo lo que puede existir y en el más alto grado de perfección posible. Otro grupo, por el contrario, mantenía que la naturaleza podía sufrir modificaciones de todo tipo, incluyendo la creación y la extinción de organismos. Entre estos habría que distinguir, a su vez, los que creían que los cambios ocurrían en una dirección, con un propósito, y los que no consideraban necesaria ninguna direccionalidad (Tabla 1).

Buffon, aparte de plantear la cuestión como un objeto del debate científico, se alineó con el primer grupo. Lamarck y Darwin lo hicieron con el segundo, pero con una clara diferencia. Lamarck defendió la visión teleológica de la evolución, la idea de progreso a través de la Cadena de los Seres con el hombre en el extremo final de la misma. Aunque con el tiempo el finalismo de Lamarck fue perdiendo fuerza (véase más arriba). Darwin fue, desde el principio hasta el final, defensor de una evolución no dirigida, no finalista. Aunque, curiosamente, una buena parte de los que acogieron favorablemente su teoría lo hicieron porque consideraron que la evolución conducía inevitablemente al hombre, el fin último de la evolución orgánica.

El debate sobre la direccionalidad de la evolución orgánica continua abierto y no parece hallarse cerca de su solución definitiva. En la actualidad se discute, sobre todo, si la evolución implica el aumento de complejidad de los organismos. La coexistencia de las bacterias y los mamíferos da pie a todo tipo de especulaciones sobre el tema. Esta situación no ayuda a que la teoría de la evolución acabe de asumirse socialmente. Porque un siglo y medio después de Darwin, y a pesar de la abrumadora evidencia empírica acumulada a su favor, aún persisten las actitudes antievolucionistas de importantes sectores de la sociedad que se niegan a asumir su parentesco animal.

Bibliografía utilizada y referenciada

- Bowler, P. J. 1976. Malthus, Darwin, and the concept of struggle. *J. Hist. Ideas* **37**, 631-650.
- Bowler, P. J. 1990. *Charles Darwin, el hombre y su influencia*. Madrid: Alianza.
- Buffon, G. L. L. 1995 *Las épocas de la naturaleza*. Madrid: Alianza
- Burkhardt, R. W. 1995. *The Spirit of System: Lamarck and Evolutionary Biology*. Cambridge: Harvard University Press.
- Darwin, C. 1958. *The origin of species*. New York: Penguin Books USA Inc.
- Darwin, C. 1987. *Autobiografía*. Barcelona: Alta Fulla
- Darwin, C. 1988. *El origen de las especies*. Madrid: Espasa Calpe.
- Darwin, C. 1989. *El origen del hombre*. Madrid: Edaf.
- Darwin, C. 1998. *Viaje de un naturalista alrededor del mundo*.
- Depew, D. J. & Weber, B. H. 1996. *Darwinism evolving*. Cambridge, Massachussets, The MIT Press.
- Lamarck, J. B. 1986. *Filosofía zoológica*. Barcelona: Alta Fulla.
- Mayr, E. 1972. Lamarck revisited. *J. Hist. Biol.* **5**, 55-94.
- Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought*. Cambridge: Harvard University Press
- Ruse, M. 1975 a. Charles Darwin's Theory of Evolution: An Analysis. *J. Hist. Biol.* **8**, 219-241.
- Ruse, M. 1975 b. Darwin debt to philosophy: an examination of the influence of the philosophical ideas of John F. W. Herschel and William Whewell on the development of Charles Darwin's theory of evolution. *Stud. Hist. Phil. Sci.* **2**, 159-181.
- Ruse, M. 1976. The Scientific Methodology of William Whewell. *Centaurus*, **3**, 227-257.
- Ruse, M. 1983. *La revolución darwinista*. Madrid: Alianza.
- Serafini, A. 1993. *The Epic History of Biology*. New York: Plenum Press.
- Sellés, M. A. & Solís, C. 1994, *La revolución científica*. Madrid: Síntesis.
- Vorzimmer, P. 1963. Charles Darwin and Blending Inheritance. *Isis*, **54**, 371-390.
- Vorzimmer, P. 1865. Darwin's Ecology and Its Influence upon His Theory. *Isis*, **56**, 148-155.
- Vorzimmer, P. 1969. Darwin, Malthus and the theory of natural selection. *J. Hist. Ideas* **30**, 527-542.
- Wallace, A. R. 1855. On the law which has regulated the introduction of new species. Electronically Enhanced Text, World Library Inc.
- Wallace, A. R. 1858. On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. Electronically Enhanced Text, World Library Inc.