



Sobre la génesis, estructura y recepción de *El origen de las especies*

Gustavo CAPONI



RESUMEN

Después de reseñar las circunstancias que precedieron a la redacción de *El origen de las especies*, analizo la estructura de la obra distinguiendo tres conjuntos de capítulos: aquellos en los que Darwin presenta lo que caracterizaré como el *silogismo fundamental* de su *largo argumento*; aquellos en donde responde posibles objeciones a sus tesis; y aquellos en donde se desarrollan las consecuencias de su teoría y se destaca su poder explicativo. Finalmente, examinaré las razones por las cuales esta última parte de la obra, centrada sobre todo en la *teoría de la filiación común*, tuvo una mejor acogida, y un impacto más inmediato, que aquella consagrada a la propia *teoría de la selección natural*.

PALABRAS-CLAVE • Darwin. Biología evolucionaria. Origen de las especies. Teoría de la filiación común. Teoría de la selección natural.

INTRODUCCIÓN

El largo y tortuoso periplo intelectual que llevó a Darwin hasta la formulación de su teoría sobre el origen de las especies por selección natural quedó minuciosamente registrado en sus manuscritos (cf. Howard, 1982, p. 1). Aun así, la interpretación de esos documentos continúa siendo motivo de controversia. Desde que Camile Limoges (1976) y Dov Ospovat (1981) pusieron en tela de juicio algunos aspectos de esa *historia oficial* del descubrimiento que Darwin (cf. Darwin, F., 1892) había sugerido en su autobiografía, no han cesado de aparecer trabajos que discuten tanto la cronología como la reconstrucción epistemológica de los pasos y las operaciones conceptuales que llevaron a dicha formulación.

Sabemos, sin embargo, que en 1842 y 1844, Darwin (1996a [1842], 1996b [1844]) había llegado a redactar dos versiones bastante aproximadas de su teoría definitiva; pero a éstas le faltaba una pieza fundamental: la explicación de la razón por la cual el mecanismo de selección natural producía la diversificación, y no sólo la modificación, de las formas biológicas (cf. Darwin, F., 1892, p. 43). Darwin sólo pudo resolver esa dificultad en los años posteriores a 1852 (cf. Glick & Kohn, 1996, p. 128); y fue animado

por esa comprensión de lo que él llamo *principio de divergencia* (cf. Darwin, 1996c [1856], p. 130; Kohn, 2009, p. 87) que, en 1856, atendiendo a las recomendaciones de Joseph Hooker y Charles Lyell, se puso a escribir un libro titulado *La selección natural* (Huxley & Kettlewell, 1985, p. 125).

La redacción de esa obra, sin embargo, se vio interrumpida en inicios de junio de 1858 cuando Darwin recibió aquella célebre y sorprendente carta que Alfred Russell Wallace le enviaba desde el archipiélago malayo (cf. Darwin, 1859, p. 2; Darwin, F., 1892, p. 43). En la misma, como se recordará, ese joven naturalista, con el que Darwin ya tenía contacto epistolar (cf. Bizzo, 2002, p. 173) y cuyo artículo “Sobre la ley que ha regulado la introducción de nuevas especies” (Wallace, 1891 [1855]) le era conocido (cf. Porter & Graham, 1993, p. 86), sometía a su consideración una breve pero sólida exposición (cf. Wallace, 2003 [1855]) de, prácticamente, la misma teoría en la que él trabajaba desde 1844 (cf. Glick & Kohn, 1996, p. 336-7). Esto, como sabemos, puso a Darwin ante una situación muy difícil de resolver. Su prioridad en la formulación de la *teoría de la selección natural* estaba amenazada por un trabajo, aun inédito, que un colega le estaba confiando como él también lo había hecho con Hooker en 1847 y Asa Gray en 1857 enviándoles sendos resúmenes de su teoría (cf. Porter & Graham, 1993, p. 87); y fue abrumado por ese irónico castigo a su *exceso de celo* en la preparación de la obra en la que daría a conocer sus tesis, que Darwin apeló a los consejos, y al auxilio, de Hooker y Lyell (cf. Howard, 1982, p. 6).

Estos le recomendaron una presentación conjunta del ensayo de Wallace y de los esbozos de la teoría que él ya había enviado a Hooker y a Gray (cf. Darwin, 1993 [1858]); y dicha presentación, con la explícita anuencia de todos los implicados, fue realizada en una sesión de la *Linnean Society* ocurrida el primero de julio de 1858 (cf. Darwin, F., 1892, p. 43; Porter & Graham, 1993, p. 87). Allí, ni Darwin, ni Wallace, que se encontraba demasiado lejos, estuvieron presentes; y fueron Lyell y Hooker los responsables de la lectura de todos los escritos. De ese modo, y sin opacar la originalidad de Wallace, Darwin consiguió salvar con cierta dignidad sus pretensiones de prioridad (cf. Peckham, 1959, p. 12); pero, al mismo tiempo se vio finalmente obligado a tener que responder públicamente por las tesis que tan abruptamente habían salido a la luz. Después de años de preparación, éstas tuvieron que ser dadas a conocer en escritos que no eran más que meros borradores destinados a ser leídos sólo por colegas de confianza; y ahora se hacía necesario presentarlas de una forma más acabada. Por eso, Darwin suspendió la redacción de su libro *definitivo* sobre la selección natural, y se dispuso a escribir lo que sería, según él, sólo un resumen (cf. Darwin, 1859, p. 2) de esa obra mayor que, finalmente y quizá felizmente, nunca llegó a escribir (cf. Huxley & Kettlewell, 1985, p. 125).

Dicho *resumen*, de 490 páginas ordenadas en catorce capítulos, estuvo listo a fines de marzo de 1859 (cf. Peckman, 1959, p. 13); y fue publicado en noviembre de ese mismo año por John Murray: el mismo editor de los *Principios de geología* de Lyell (1830, 1832, 1833). El título elegido fue: *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life* (Darwin, 1859). Esa primera edición de 1.250 ejemplares se agotó rápidamente y un mes más tarde fue publicada una segunda de 3.000 ejemplares (cf. Peckman, 1959, p. 24). Pero, aun en vida de Darwin, a esas dos primeras ediciones cuyas únicas diferencias eran tipográficas, le siguieron otras cuatro: la tercera, de 1861, en donde se agregaba un breve texto inicial sobre las tesis evolucionistas anteriores al *Origen* (cf. Darwin, 1998 [1872], p. 5-17); la cuarta, de 1866, sin ninguna modificación substancial; la quinta, de 1869, que sí incorporaba algunas modificaciones significativas; y finalmente la sexta, de 1872, en donde Darwin (1998 [1872], p. 263-316) agregó todo un capítulo para responder a las más diversas objeciones levantadas en contra de su teoría (cf. Continenza, 2004, p. 68).

Por otro lado, aun en vida de Darwin, el *Origen* fue traducido a una decena de lenguas: al alemán en 1860, al francés en 1862, al ruso y al italiano en 1864, al sueco en 1869, al danés en 1872, al polaco y al húngaro en 1873, al español en 1877, y al serbio en 1878 (cf. Kohler & Kohler, 2009, p. 341-2). Pero, si hoy ya no necesitamos de esos datos para reconocer el tremendo y profundo impacto científico y filosófico de esta obra, los mismos todavía nos sirven para dimensionar el interés que, de inmediato, ella suscitó en el público general. Así, además de ser, junto con los *Principia* de Newton, uno de los dos libros científicos más importantes e influyentes de todos los tiempos, el *Origen* se transformó en uno de los libros que más afectaron la conformación de la cultura y la auto-comprensión del hombre moderno; y eso también lo puede atestiguar la pléyade de ediciones, abre-

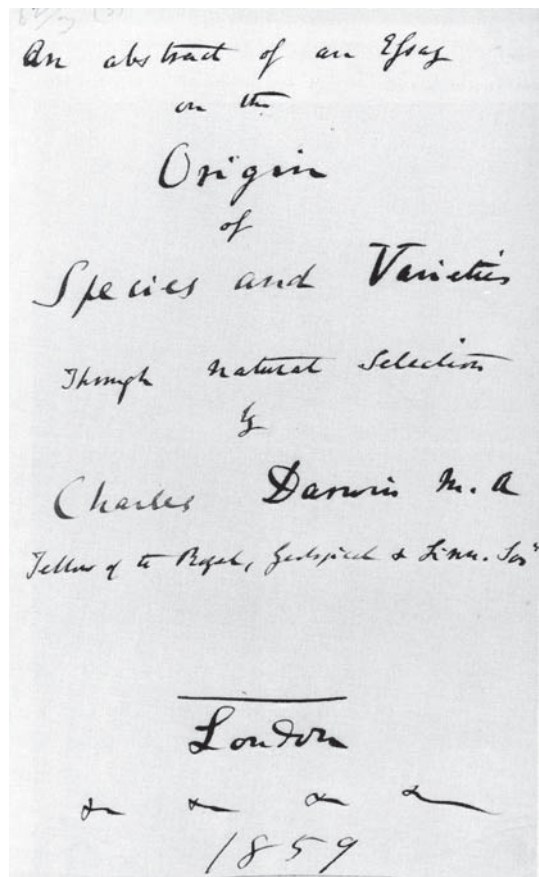


Figura 1. Bosquejo de la página inicial de *El origen de las especies*, tal como propuesto por Darwin en la carta a Charles Lyell de 28 de marzo de 1859.

viadas o completas, económicas o de lujo, impresas o electrónicas, que, en cuarenta y cuatro lenguas diferentes (cf. Kohler & Kohler, 2009, p. 342), han seguido, y siguen, apareciendo después de 1882.

Lo curioso, sin embargo, es que no sólo el público general sigue leyendo ese libro escrito ciento y cincuenta años atrás; para los biólogos evolucionarios, el *Origen* continua siendo una referencia presente y sólida (cf. Gayon, 2003, p. 240); y creo no exagerar si digo que toda la historia de la *biología evolucionaria*, desde 1859 hasta nuestros días, no es más que un conjunto de notas al pie de las páginas de ese *resumen* que el propio Darwin definió como *un largo argumento* (1859, p. 459). Por eso, creo que sigue siendo útil volver sobre el mismo, analizar su estructura y comprender el sentido de sus principales articulaciones. Hacerlo nos permite entender mejor, no sólo la naturaleza y los objetivos explanatorios de una teoría que aun rige el desarrollo de la *biología evolucionaria*, sino que hasta nos puede servir para comprender algunas inflexiones de la historia de esa ciencia.

I LA PRIMERA PARTE DE *El origen de las especies*

De un modo ciertamente muy esquemático, pero útil como recurso expositivo, el *Origen de las especies* puede ser pensado como dividido en tres partes. La primera de ellas, que abarca los cuatro primeros capítulos, sería aquella en donde Darwin expone el núcleo de su teoría. Ella se centra en el mecanismo de la selección natural y en su capacidad de producir la divergencia de caracteres a partir de una forma ancestral común. La segunda, mientras tanto, que abarcaría los capítulos quinto y sexto, pero también el noveno, de la primera edición, sería aquella consagrada a responder las diferentes objeciones que la teoría expuesta en la primera parte podía suscitar; y la tercera, que abarcaría los capítulos séptimo y octavo, así como el décimo y los cuatro restantes, sería la dedicada a explorar y subrayar las consecuencias de la teoría y su capacidad de explicar, de una forma unificada, diversos aspectos de la historia natural de los seres organizados. El capítulo séptimo de la sexta edición, que es la que en general ha servido de base a la mayor parte de las traducciones que circulan en nuestro medio, se agregaría, por lo tanto, a la segunda parte destinada a responder objeciones.

Subrayo, sin embargo, que la primera parte es la más importante de las tres. En ella, por decirlo de algún modo, se expone la estructura fundamental del argumento darwiniano; y para comprenderlo es necesario remitirse a lo que Darwin afirma en la Introducción:

Considerando el origen de las especies, es muy posible que un naturalista, reflexionando sobre las afinidades mutuas de los seres orgánicos, sobre sus relaciones embriológicas, su distribución geográfica, su sujeción geológica, y otros hechos semejantes, pueda llegar a la conclusión que cada especie, en lugar de haber sido independientemente creada, haya descendido, como ocurre con las variedades, de otras especies. Sin embargo, esa conclusión, aun estando bien fundada, sería insatisfactoria, si no se pudiese mostrar cómo las innumerables especies que habitan el mundo han sido modificadas de manera a adquirir esa perfección de estructura y coadaptación que justificadamente suscita nuestra admiración (Darwin, 1859, p. 3).

Ahí está expuesto, en efecto, el modo en que Darwin plantea el misterio del origen de las especies; pero también ahí ya se insinúa, como siempre ocurre con cualquier problema bien planteado, el encaminamiento de la solución. La *unidad de tipo*, la semejanza general de estructura que existe entre los diferentes grupos de seres vivos, y de la cual nos dan testimonio la anatomía y la embriología comparadas, junto con ciertas evidencias de la paleontología y la biogeografía, sugieren la posible filiación común de los seres vivos; pero, la postulación de cualquier mecanismo, o ley, capaz de hacer derivar diferentes formas de seres vivos a partir de una única forma primitiva, debería también ser capaz de mostrar cómo es que ese proceso puede ocurrir atendiendo a las *condiciones de existencia* que los seres vivos deben satisfacer para poder subsistir.

Es decir: para poder subsistir, un ser vivo debe poseer órganos funcionalmente coherentes, en correspondencia los unos con los otros; y estos deben estar, a su vez, en correspondencia con el entorno de dicho ser. Un estomago de carnívoro, como decía Cuvier (1805, p. 55), requiere una dentadura y garras acordes con esa dieta; y una fisiología de pez, claro, sólo es viable en un entorno acuático. Pero esto, que parece tan obvio, plantea una seria dificultad para las tesis transformistas. Estas deben ser capaces de explicar cómo las transformaciones orgánicas pueden ocurrir sin conspirar contra esas *condiciones de existencia*, permitiendo, inclusive, que los seres vivos las preserven no obstante los cambios del entorno a los que ellos se ven sometidos. Si consideramos que los pingüinos descienden de un ave costera capaz de volar, deberíamos poder explicar cómo los cambios morfológicos allí implicados pudieron ocurrir de forma tal que el resultado de esas transformaciones haya sido un ave cuya forma general se encuentra tan bien adaptada a la vida acuática; y si consideramos que los vertebrados terrestres derivan de los peces, deberíamos ser capaces de mostrar cómo la reorganización funcional allí implicada pudo ocurrir de una forma coherente y armónica.

Pero eso es precisamente lo que permite hacer la *teoría de la selección natural*. Ella postula un mecanismo de transformación que es, al mismo tiempo, un mecanismo *adaptador*. O mejor, ella postula un mecanismo que, produciendo y preservando el ajuste de los seres vivos a sus *condiciones de existencia*, genera, casi inevitablemente, la diversificación de las formas supuesta en la hipótesis de la filiación común. El problema, claro, estaba en demostrar la efectiva existencia de ese mecanismo; y es a eso que Darwin dedica la primera parte de su largo argumento. Sus primeros pasos en esa dirección, sin embargo, pueden resultar tan sorprendentes como, a primera vista, desilusionantes.

En el primer capítulo de *El origen de las especies*, lejos de hundirnos en escenas del tiempo profundo, pobladas de seres pretéritos que habrían triunfado o sucumbido en la *lucha por la existencia*, Darwin (1859, p. 7-43) examina las variedades de especies domésticas, como las inocentes y vulgares palomas (Darwin, 1859, p. 20), destacando su origen y transformación, a partir de una forma original, como resultado de la *selección artificial*. Luego, ya en el segundo capítulo, pasa a analizar las especies de animales y plantas salvajes hoy existentes, mostrando que entre ellas también se pueden distinguir variedades y subrayando que, muchas veces, no contamos con criterios claros para distinguir entre meras variedades de una especie y especies diferentes dentro de un mismo género (Darwin, 1859, p. 44-59). Lo primero, claro, ya invita a una posible analogía con lo ocurrido en las especies domésticas; y lo segundo ya insinúa, en cierto modo, que esa analogía puede tener consecuencias para el problema del origen de las especies. Pero, inicialmente, lo único que importa es haber establecido el hecho de que tanto las especies domésticas como las naturales presentan variedades: esto puede parecer poca cosa, pero en la estrategia argumentativa de Darwin resulta fundamental.

William Herschell (1846, p. 144) había “establecido” las condiciones que permitirían identificar lo que Newton había llamado una *vera causa*; y sus “reglas” a ese respecto habían servido para explicitar o consolidar el canon metodológico vigente en la ciencia natural de mediados del siglo XIX de ese momento histórico (cf. Martínez, 1997, p. 120). Darwin, que había leído con atención esa influyente obra (cf. Hull, 1973, p. 117; Ruse, 1983, p. 224, 2000, p. 8; Lewens, 2009, p. 322) pretendía mostrar que, siguiendo las tesis epistemológicas allí expuestas, la selección natural no sólo podía ser considerada una fuerza real y efectiva capaz de producir, a partir de una o unas pocas formas originarias, toda la panoplia de los seres vivientes actuales y extintos; sino que, además, ella podía ser considerada como una fuerza conocida y no una *mera* hipótesis.

En ese sentido, pocos pasajes de ese *Discurso preliminar* pudieron resultarle más alentadores que aquel en el que Herschell (1846, p. 149) decía que “si la analogía entre dos fenómenos es muy próxima y notable y, al mismo tiempo, la causa de uno de ellos es muy obvia, es muy difícil recusarse a admitir la acción de una causa análoga en el otro, aunque ella no sea tan obvia en sí misma”; y eso se vería en el siguiente ejemplo:

Cuando vemos una piedra girar en una honda describiendo una órbita circular alrededor de la mano, manteniendo la cuerda estirada, y saliendo disparada en el momento en el que ésta se corta, nunca dudamos en considerar que ella estaba retenida en su órbita por la tensión de la cuerda, es decir, por una fuerza dirigida hacia el centro, porque sentíamos que éramos nosotros lo que ejercíamos esa fuerza. Teníamos ahí la percepción directa de la fuerza. Por eso, cuando vemos un gran cuerpo como la Luna circulando alrededor de la Tierra sin salir volando, no podemos evitar creer que lo que impide que ello ocurra es, no ya una unión material, pero sí algo que, en el otro caso, operaba por la intermediación de la cuerda – una fuerza dirigida constantemente al centro (Ruse, 2000, p. 5).

Darwin, claro, quería explicar un fenómeno que no era conocido como la permanencia de la Luna en su órbita. El origen de todas las especies a partir de un conjunto pequeño de especies originarias, o incluso a partir de una única especie, no era un fenómeno dado por establecido y que sólo esperaba por una explicación. Por eso, si quería justificar su referencia a la selección natural por un razonamiento analógico, debía buscar un fenómeno natural cuya ocurrencia no fuese puesta en duda, para luego mostrar que el mismo podía ser explicado apelando a un proceso selectivo; y tal era el caso de las variedades que ocurren en las especies de los animales salvajes.

La existencia de éstas, conforme lo mostraba el capítulo segundo de *El origen de las especies*, constituía un fenómeno análogo a la existencia de variedades en las especies domesticas sobre la que había versado el primer capítulo; y si este último se podía explicar por la mediación de un proceso selectivo, la existencia de variedades en las especies salvajes podía explicarse, conforme el canon de Herschell, por un proceso análogo. Más allá de las intrincadas discusiones sobre el papel que la analogía con la selección artificial efectivamente tuvo en la génesis de las ideas de Darwin (cf. Ruse, 1983, p. 226; Largent, 2009, p. 24 ss), el papel que dicha analogía tiene en el argumento que Darwin finalmente presenta en *El origen de las especies* es el siguiente: si todas las variedades de palomas domesticas se produjeron, a partir de una primera forma ancestral común (Darwin, 1859, p. 27), por un proceso de selección, algo semejante podría haber ocurrido con las variedades que existen en las especies salvajes (cf. Ruse, 2000, p. 13).

El problema, claro, es que, en el caso de las especies domesticas, el agente de ese proceso selectivo nos es conocido: son los criadores que, discriminando cuáles especímenes serán dejados como reproductoras y cuáles enviados al matadero, van cambiando sus razas y haciéndolas diferenciarse una de otras en función de lo que de ellas se espera o se necesita. En el caso de los animales salvajes, en cambio, la cosa estaba lejos de ser evidente; y es ahí en donde Darwin introduce la idea de *lucha por la existen-*

cia que se desarrolla en el tercer capítulo del *Origen*. Augustin-Pyramus de Candolle (1820, p. 384) y Charles Lyell (1832, p. 141) ya se habían referido a ese fenómeno, pero Darwin, tal vez apoyado en la lectura de Malthus (1983 [1798] p. 34), le atribuyó al mismo una intensidad y una importancia mucho mayor que aquella que le habían atribuido esos autores (cf. Limoges, 1976, p. 86). Además, en lugar de verla como un fenómeno que sólo ocurría entre especies diferentes, Darwin (1859, p. 75) la consideró, sobre todo, como una competencia que ocurría entre los individuos de una misma población, y sería esa competencia la que operaría como factor discriminador o seleccionador (cf. Ruse, 2000, p. 10).

La idea es simple: no obstante todas las especies posean un potencial de reproducción tan grande que permitiría un crecimiento indefinido de las poblaciones, estas últimas son normalmente estables; y esto es así porque los recursos necesarios para sostener ese crecimiento son insuficientes. Entre los individuos de cada población debía existir, por lo tanto, una intensa competencia por los recursos disponibles necesarios para garantizar la supervivencia de cada uno de ellos y de su descendencia; y es esa competencia que se llama *lucha por la existencia*. Ésta, sin embargo, no es todavía la *selección natural*. Para que de ese fenómeno puramente ecológico que es la *lucha por la existencia* se pueda derivar ese fenómeno realmente evolutivo que es la *selección natural*, se deben dar dos pasos más. El primero de ellos, Darwin (1859, p. 78) lo da ya en el tercer capítulo cuando introduce la hipótesis de que el mayor o menor éxito en esa lucha no es ni uniforme ni al azar, sino que depende de la constitución de cada individuo: algunos tienen características que los hacen más aptos que otros en la cruel puja por los recursos para garantizar su propio sustento y el de sus crías.

El segundo de dichos pasos, sin embargo, sólo será dado en el cuarto y más importante capítulo de la obra: aquél en el que se desarrolla el concepto de *selección natural*. Pero, para entender la tesis ahí expuesta, es necesario que volvamos a los pacíficos criadores de razas domésticas, y recordemos que el trabajo de éstos es posible por una razón muy simple. Sea cuál sea el mecanismo de la transmisión hereditaria, y sea cuál sea la causa del surgimiento de las variaciones, una parte no despreciable de éstas son transmisibles a la descendencia. No hay dos vacas o dos palomas iguales, pero, en general, los terneros y los pichones tienden a parecerse más a sus progenitores y a sus hermanos, o primos, que a otros miembros del rebaño o de la bandada. Por eso, al fomentar la reproducción de algunos individuos e impedir la de otros, se pueden ir modificando los perfiles de toda la población. Si los hijos no tendiesen a parecerse a sus padres, ninguna selección sería posible: podríamos preservar un casal de palomas de características deseables como reproductores; pero nada justificaría nuestra expectativa de que sus pichones puedan presentar dichas características.

Por eso, en la medida en que nada nos hace pensar que los mecanismos hereditarios de las especies salvajes son distintos de los de las especies domésticas, podemos inferir que algunas de las características que promueven el éxito en la *lucha por la existencia* también podrían ser transmitidas a la descendencia, otorgándole a sus portadores las mismas ventajas de las que gozaban sus progenitores. Esto también aumentaría su capacidad de dejar descendientes, y, así, generación tras generación, los individuos portadores de esas características hereditarias se tornarían progresivamente más comunes que los que carecen de ellas. Sin embargo, aunque esa alteración en la frecuencia con que se dan ciertos rasgos hereditarios al interior de una población ya constituye un cambio evolutivo, todavía falta entender cómo es que ese mecanismo de selección puede producir no sólo cambio sino también divergencia de las formas; como de hecho ocurre en el caso de la selección artificial.

Como vimos, las distintas razas de palomas domésticas derivan, según Darwin, de una única especie salvaje. Los criadores habrían producido dichas razas, sometiendo distintos linajes de esa especie primitiva a diferentes procesos de selección orientados a satisfacer ciertas exigencias o expectativas más o menos explícitas, y no siempre constantes (Darwin, 1859, p. 112). Pero, si la diversidad de los usos e intereses que pueden guiar la cría y selección de variedades por parte del hombre es ya una explicación suficiente de la diversidad de las razas domésticas, falta entender por qué la selección natural también debería conducir a una divergencia de las formas análoga a la que la selección artificial produjo en las especies domésticas. Y es ahí en donde entra ese *principio de divergencia* que Darwin sólo comenzó a vislumbrar después de 1853: si dentro de cualquier especie cuyo sustento depende de un cierto recurso particular, surgen individuos hereditariamente dotados para explotar cualquier otro recurso más fácil de obtener, estos últimos serían premiados por la selección natural por el simple hecho de que, durante un tiempo, ellos quedarían menos sometidos a la presión de la *lucha por la existencia* (Darwin, 1859, p. 113).

La selección natural premiaría después en su descendencia cualquier variación que permita una explotación más eficiente de esos recursos; y eso, en la medida en que esa explotación de los nuevos recursos conlleve también algún tipo de aislamiento, podrá contribuir a una creciente diferenciación de ese linaje divergente. Así, de modo análogo a la selección artificial que produjo la asombrosa variedad morfológica de las palomas domésticas, este mecanismo podría producir la bastante más restringida variedad morfológica de los pinzones de Galápagos y otras divergencias como las que alguna vez separaron a los leones de los tigres. Para ello, es sólo menester que esa divergencia morfológica o comportamental produzca, quizá como un efecto accidental, otros cambios, comportamentales o funcionales, que impidan u obstaculicen, en mayor o menor grado, el cruzamiento entre los descendientes de las diferentes estirpes. Esos

cambios, después de todo, siendo tan probables como cualquier otro cambio hereditario, serían rápidamente premiados por la selección natural, en la medida en que operarían como un reaseguro de esa explotación diferencial de recursos que ya se había mostrado ventajosa (cf. Howard, 1982, p. 26 ss.).

Pero, si lo que vale para las palomas domesticas puede valer para los pinzones de Galápagos, lo que vale para éstos puede valer para todas las aves: esa *tendencia a la divergencia*, derivada de la selección natural, pudo producir todos los géneros de esa familia a partir de un número idéntico de especies originarias; y si eso fue posible es también dable pensar que esas especies resultaron de un proceso análogo cuyo punto de partida fue una única forma ancestral, producto, a su vez, de otro proceso de divergencia. Y es llevando ese modo de razonar a sus últimas consecuencias que Darwin justifica la *teoría de la filiación común* que quedó representada en ese elocuente *árbol de la vida* que es la única ilustración de su libro. En un mundo donde, salvo el tiempo, todo es escaso, la selección natural podría producir toda la panoplia de los seres vivos de modo análogo a como el hombre produjo la asombrosa variedad de palomas domesticas a partir de una especie original; y ese proceso de divergencia podría tener su punto de arranque en un conjunto muy reducido de formas primigenias o, incluso, en una única forma; forma esa cuyo origen, claro, la propia *teoría de la selección natural* no podría explicar. Ella es una teoría sobre el *origen de las especies* y no, sobre el origen de la vida.

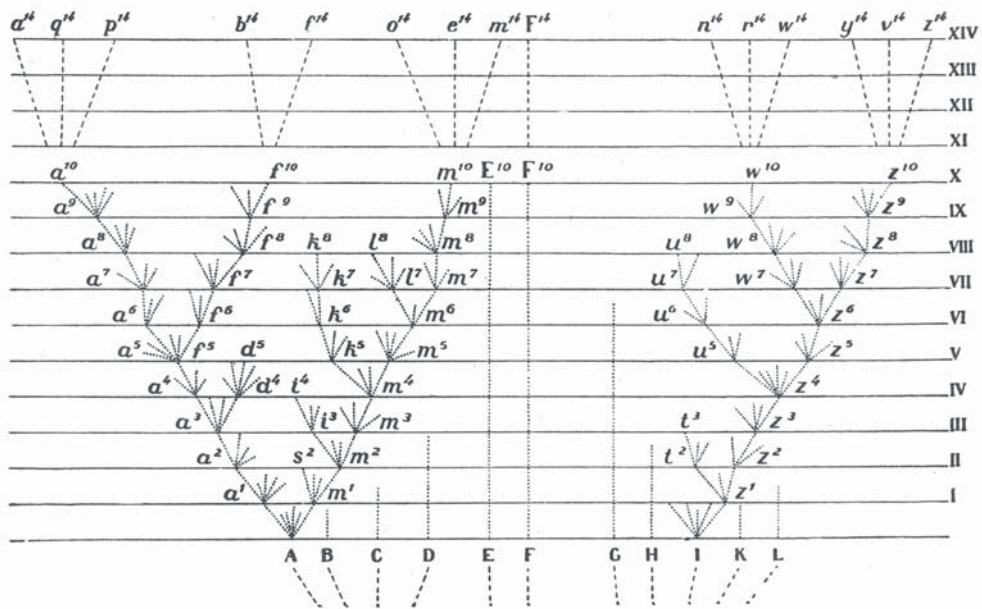


Figura 2. Ilustración del “árbol de la vida”, única ilustración que se encuentra en *El origen de las especies*.

2 EL silogismo darwiniano

En esos cuatro primeros capítulos de *El origen de las especies*, Darwin desarrolla lo que cabría caracterizar como el *silogismo fundamental* de su *largo argumento* (cf. Howard, 1982, p. 20). Aquel silogismo que, con ejemplar claridad, Ernst Mayr presentó en varias de sus obras (1988, p. 219; 1992, p. 86; 1998a, p. 536; 1998b, p. 208; 2001, p. 116). Por eso, sin limitarme a reproducir el esquema del razonamiento darwiniano propuesto por este autor e intentando reformularlo, teniendo parcialmente en cuenta la versión de el mismo propuesta por Meyer y El-Hani (2005, p. 38-40), creo que se puede recapitular nuestro análisis de esos capítulos, diciendo que en ellos Darwin realiza tres audaces y elegantes movimientos argumentativos que, no obstante el hecho de estar basados en un conjunto de constataciones y conjeturas que no entran en conflicto frontal con el saber de la *historia natural* de su época, y que en parte lo refrendan, aun así le sirven como fundamento de sus dos revolucionarias teorías fundamentales: la de la *selección natural* y la de la *filiación común*. Esos movimientos serían los siguientes:

Primer Movimiento

1ª Constatación. Todas las especies poseen un potencial de reproducción tan grande que, si todos los individuos nacidos en una población se reprodujesen con éxito, el tamaño de dicha población crecería exponencialmente.

2ª Constatación. Las poblaciones son normalmente estables.

3ª Constatación. Los recursos son limitados y, por eso, resultan insuficientes para sostener el crecimiento exponencial de la población.

1ª Conjetura plausible. Existe una intensa competencia entre los individuos de cada población por los escasos recursos disponibles para garantizar la supervivencia de cada uno de ellos y de su descendencia. Esta competencia que limita el crecimiento poblacional se llama *lucha por la existencia*.

Segundo Movimiento

4ª Constatación: No existen dos individuos iguales: toda población ostenta una enorme variabilidad.

5ª Constatación: Gran parte de esa variabilidad es heredable.

2ª Conjetura plausible: El éxito en la *lucha por la existencia* no es regular ni al azar. Él depende, en parte, de la constitución hereditaria de los individuos en competencia y esa supervivencia desigual constituye un proceso de *selección natural* análogo a la *selección artificial*.

1ª Teoría: En el transcurso de las generaciones, ese proceso de *selección natural* conducirá a un cambio gradual y continuo de las poblaciones, análogo a aquel que la selección artificial produce en las variedades de los animales domésticos. Ese cambio de las poblaciones a lo largo de las sucesivas generaciones es lo que hoy llamamos *evolución*.

Tercer Movimiento

3ª Conjetura plausible: La selección natural premia la *diversificación* de las formas vivas (*principio de divergencia*).

6º Constatación: Pero las diferentes especies, géneros y familias de seres vivos presentan notorias semejanzas entre sí (*unidad de tipo*).

2ª Teoría: Se puede pensar, entonces, que todas las especies actuales y las extintas derivan de un conjunto relativamente pequeño de especies, o de una única especie originaria, modificada o modificadas en infinidad de formas por la *selección natural*. Por *navaja de Occam* se prefiere la segunda alternativa, o sea, la *teoría de la filiación común*.

Ahí están, indisolublemente articuladas, las dos grandes teorías del “capellán del diablo”: (1) la semejanza general de los seres vivos, su *unidad de tipo*, explicada por *filiación común*; (2) sus diferencias y sus adaptaciones a las condiciones de vida, explicadas por *selección natural* (cf. Darwin, 1859, p. 206).

Pero, como ya dije, los movimientos argumentativos que hasta ahí nos condujeron sólo ocupan los cuatro primeros capítulos del libro de Darwin. Nos resta analizar los diez u once siguientes, que son los destinados a responder las posibles objeciones de la teoría y están consagrados a resaltar su poder explicativo. Argumentador hábil, Darwin encara las dificultades de su posición en primer lugar; y sabiendo que sus intentos de superarlas pueden no ser plenamente convincentes, deja para después el desarrollo de todo lo que se podía ganar en términos de poder explicativo y heurístico, si, no obstante esas dificultades, se aceptaban sus innovadoras y hasta escandalosas propuestas teóricas. Toda nueva teoría, diríamos hoy, nace envuelta en un mar de anomalías o dificultades, pero, como Lakatos (1983) tanto insistió, si esas dificultades son contrabalanceadas por réditos explicativos y heurísticos, la teoría podrá ser aceptada aunque esas mismas dificultades permanezcan sin ser resueltas.

3 ESBOZOS DE RESPUESTAS INTELIGENTES PARA ALGUNAS PREGUNTAS PREVISIBLES

La selección natural, al igual que la selección artificial, supone, como vimos, el surgimiento de variaciones heredables que puedan ser premiadas en virtud del desempeño que ellas le confieran a sus portadores en la *lucha por la existencia*. Darwin, sin embargo, desconocía la causa de esas variaciones: el sólo había constatado su existencia y la posibilidad que existía de preservarlas y acentuarlas por un proceso selectivo; y puede decirse que esa constatación era suficiente para la construcción de su argumento y de su teoría (cf. Ghiselin, 1997, p. 4). Pero él precisaba de una cosa más. Mostrar que las causas de esa variación eran otras que el mero uso y desuso de los órganos y que ellas eran más que el efecto directo de factores como el clima o la alimentación. Porque, si así fuese, esa variación no podía producir ninguna genuina innovación morfológica o comportamental pasible de ser retenida por la selección natural. Por eso, en el quinto capítulo de *El origen de las especies*, cuyo título es precisamente “Leyes de la variación”, él se esfuerza en mostrar que el surgimiento de esas variaciones iba más allá de lo que esos factores podían explicar: esa era una condición indispensable para que la selección natural pudiese ser considerada como un mecanismo capaz de producir, a partir de una o unas pocas formas originarias, todo el frondoso árbol de la vida.

Mucho más arduos son los problemas que Darwin encara en el capítulo sexto, cuyo título es “Dificultades de la teoría”. La más celebre, y la más importante, es la de los “órganos de extrema perfección y complicación” como el ojo, pues explicar su origen por los avatares de la selección natural parece, a primera vista, bastante difícil (Darwin, 1859, p. 186). Sin embargo, dice Darwin, si fragmentamos la historia natural del ojo en una larga serie de exiguas innovaciones morfológicas, cada una de las cuales, haya podido ser útil para su portador, tal vez podamos entender mejor el tortuoso y zigzagueante camino que, arrancando de ciertas estructuras muy simples, como la que hoy encontramos en algunos artrópodos, llega hasta el complejo ojo de algunos crustáceos. Después de todo, en la ingente diversidad de las especies existentes, encontramos una variedad de órganos capaces de registrar cambios de luz y movimientos que pueden darnos una idea bastante aproximada de los pasos seguidos por la evolución (cf. Darwin, 1859, p. 187); y, una vez que llegamos al ojo de los crustáceos, tal vez nos quede poco para llegar al ojo de los vertebrados. Pero aquí, claro, nos topamos con otro problema: el de las formas intermediarias.

En la medida en que comparamos ordenes taxonómicos cada vez más amplios, comenzamos a descubrir discontinuidades que no parecen encajar del todo bien en la teoría propuesta por Darwin. Si pensamos en las razas de perros, esas discontinuidades parecen menos evidentes que si comparamos a los perros como un todo con alguna

especie de zorro; y si comparamos a los cánidos con los felinos esa discontinuidad se hace más notoria todavía. Faltan formas intermediarias aun cuando suponemos que ambas familias derivan de un ancestro común. Darwin (1859, p. 172) intentó explicar esa discontinuidad apelando al hecho de la extinción. Las formas intermediarias pueden haber sucumbido en la *lucha por la existencia*, pero el problema es que el registro fósil tampoco daba cuenta de la existencia de esas formas intermediarias. Y es esa la dificultad que él intenta responder en el noveno capítulo apelando a la imperfección de dicho registro (Darwin, 1859, p. 310). Además está decir, claro, que muchos darwinistas hoy continúan buscando una mejor explicación para ese hecho. El surgimiento de la *Teoría de los equilibrios puntuados* (cf. Gould & Eldredge, 1977) en la década de 1970 tiene que ver con la insatisfacción que ese argumento de Darwin siempre produjo entre sus seguidores.

Otro tema discutido en el capítulo sexto (Darwin, 1859, p. 194-203), y al cual Darwin (1998 [1872], p. 266 ss.) también le dedica gran parte del séptimo capítulo sobre “Objeciones misceláneas a la teoría de la selección natural”, que fue agregado en la sexta edición, es el de la interpretación *utilitarista*, hoy diríamos *adaptacionista*, de las estructuras orgánicas. La misma, contrariamente a lo que hoy pueda parecernos, era fuertemente resistida y Darwin debía defenderla porque ella era un corolario inevitable de su teoría. La selección natural, como ya dije, es un mecanismo de transformación que, al mismo tiempo, es un mecanismo adaptador. Ella modifica las formas vivas al mismo tiempo en que produce, preserva y reformula la mutua correlación de las estructuras orgánicas y su adecuación a las exigencias ambientales. Pero, para que esa selección pueda ocurrir, es necesario que exista esa despiadada *lucha por la existencia* de la que trata el tercer capítulo; lo que tiene consecuencias teóricas importantes.

En la *historia natural* predarwiniana (cf. Cuvier, 1817, p. 6 ss.; Whewell, 1837, p. 472 ss.), e incluso en la *teología natural* de autores como William Paley (1809), Charles Bell (1837) y Peter Roget (1840), la mutua adecuación y coherencia funcional de las estructuras orgánicas reviste una importancia crucial, pero su correspondencia con las exigencias del ambiente ocupa un lugar definitivamente secundario (cf. Caponi, 2006). En Darwin, en cambio, esa relación se invierte (cf. Caponi, 2005, p. 93). La selección natural es la explicación de cómo las formas orgánicas pueden transformarse atendiendo tanto a sus requerimientos funcionales como a las exigencias del ambiente, pero, dado que la ocurrencia de dicha selección depende de la *lucha por la existencia*, esto conduce a considerar que las exigencias ambientales son la explicación última de la preservación y reformulación de esos requerimientos funcionales. La selección natural preserva y optimiza permanentemente la mutua adecuación de las estructuras orgánicas en la medida en que dicha adecuación permite y mejora el desempeño de los seres vivos en la *lucha por la existencia*.

La selección natural, sin embargo, no puede limitarse a operar sobre esa correlación interna de las partes orgánicas. Forzosamente ella tiene que ir más allá. Urgida y presionada por una *lucha por la vida*, cuya intensidad, e incluso cuya existencia, no había sido reconocida por una historia natural basada en la idea de una economía natural en equilibrio (cf. Caponi, 2006, p. 31), la selección natural no sólo se limitará a operar sobre la organización funcional interna de los seres vivos, sino que, además, ella acabará pujando por pulir los perfiles orgánicos en virtud de las ventajas que cada modificación pudiese traer para el desempeño de los seres vivos en la *lucha por la existencia*. Por eso, aun aceptando que otros factores podían limitar ese trabajo de la selección natural, Darwin (1859, p. 200) se veía forzado a aceptar y defender una concepción utilitaria de las estructuras orgánicas que a muchos de sus contemporáneos les parecía excesiva. Pero no podía ser de otro modo: era en las insidiosas relaciones que los más nimios detalles morfológicos pueden guardar con las exigencias y oportunidades del medio en donde se encontraban las mejores evidencias para su teoría.

4 CONFLUENCIA DE INDUCCIONES

Ahora nos resta repasar aquellos capítulos en los que Darwin se dedica a explorar y subrayar las consecuencias de la teoría y su capacidad de explicar, de una forma unificada, diversos aspectos de la historia natural de los seres organizados que hasta al momento de la publicación del *Origen* sólo parecían producir perplejidad. Ellos, siguiendo la secuencia de la primera edición, son: el capítulo séptimo, dedicado a la evolución de los comportamientos instintivos; el octavo, en el que Darwin analiza los problemas planteados por el *hibridismo*; el décimo, en el que se discute la sucesión geológica de las faunas; el décimo primero y el décimo segundo, en los que se discute la distribución geográfica de los seres vivos; y el décimo tercero en el cual se subraya como, bajo la *teoría de la filiación común*, se podía dar cuenta, tanto de la clasificación de los seres vivos, como de ciertos fenómenos morfológicos y embriológicos que siempre habían inquietado a los naturalistas.

Como vimos, Darwin había cerrado el capítulo sexto defendiendo su cuestionada concepción utilitarista de los perfiles orgánicos; y no es de extrañar que haya elegido el tema de los instintos para darle continuidad a su argumentación. Estando mucho más claramente vinculados con las exigencias y oportunidades planteadas por el ambiente que con la *correlación interna de las partes*, los instintos, discutidos en el séptimo capítulo, parecían ser un asunto en donde su teoría tenía mucho para decir. Son menos evidentes, sin embargo, las razones de la opción que Darwin hace por la temática del hibridismo en el capítulo octavo. Las barreras reproductivas entre las especies eran

uno de los tópicos preferidos de los naturalistas que defendían un origen independiente de las diferentes especies (cf. Flourens, 1864, p. 117). Pero lo que Darwin hace en ese capítulo es precisamente mostrar que esas barreras eran, en muchos casos, inciertas y no seguían un padrón constante. Ellas, definitivamente, no eran una *necesidad de la naturaleza* y parecían ser más fácilmente explicadas como un resultado contingente, muy común pero también muy variable, de la historia de lo viviente (cf. Howard, 1982, p. 35).

Más clara es la razón por la cual, en el capítulo décimo, Darwin se refiere a la sucesión geológica de las faunas. La evidencia de que a lo largo de las eras geológicas, no sólo muchas especies se habían extinguido, sino que otras habían comenzado a existir, constituía un problema difícil de resolver para la historia natural predarwiniana. Esos datos contradecían la teoría de las extinciones locales, seguidas por un redoblamiento por especies venidas de otras regiones del globo, sugerida por Cuvier (1992 [1812] p. 119). En general, no existía ningún registro previo de las supuestas *faunas suplementares*. Ellas parecían realmente nuevas o, claro, parecían integradas por formas modificadas de especies anteriores. Se podía optar por la teoría de las creaciones sucesivas (Agassiz, 1857, p. 106), pero esta alternativa no resultaba del todo satisfactoria, ni siquiera para muchos *creacionistas* (cf. Flourens, 1861, p. 315 ss). Por eso, más allá del problema planteado por la *imperfección del registro fósil*, que había sido discutido en el capítulo noveno, la *teoría de la descendencia con modificaciones*, según Darwin argumentaba, parecía explicar mejor los hechos conocidos que cualquiera de sus posibles alternativas.

Pero, las evidencias del registro fósil no eran tan favorables a Darwin como sí lo eran las evidencias suministradas por la actual distribución de los seres y su relación con las formas extintas, que es el asunto de los capítulos décimo primero y décimo segundo. Estos hechos, conforme Darwin (1859, p. 1) ya lo había apuntado en el primer párrafo de la Introducción, parecían darnos claves fundamentales para resolver el misterio del origen de las especies. Si se quería entender por qué los armadillos sólo se encontraban en América, donde también se encontraban sus formas fósiles, la *teoría de la filiación común* parecía ser más iluminadora que la idea de un origen independiente para cada especie. La fauna presente mostraba una vinculación con la extinta que resultaba inexplicable en los términos de una teoría que postulase un origen independiente de las especies. Además, el hecho de que la distribución de las especies dependiese de la existencia de barreras geográficas, le daba mayor soporte aun a la *teoría de la filiación común*: si, en su origen, una especie de armadillo es tan independiente de otra como de cualquier otra especie de mamífero, la existencia de una barrera geográfica no tendría por qué ser un obstáculo para que alguna especie de esa familia surja en África u Oceanía.

Demás está decir que fue ese modo *biogeográfico* de razonar el que condujo a Darwin (1972 [1871], p. 149) hasta la postulación del origen africano de nuestra especie. Fue la interpretación de la distribución geográfica de las especies a luz de la *teoría de la filiación* lo que permitió que, en *El origen del hombre*, de 1871, se anticipe lo que mucho más tarde la *paleoantropología* vendría a confirmar por medio de la evidencia fósil. No debe pensarse, sin embargo, que los capítulos biogeográficos del libro de Darwin sólo le hayan servido como justificación de la *teoría de la filiación común*. Ellos también le dan apoyo a la *teoría de la selección natural*. Algunos datos allí reseñados servían para mostrar que la distribución de las especies parecía menos condicionada por factores de clima y de suelo que por factores específicamente biológicos. En el pensamiento darwiniano la relación entre el ser vivo y su medio es, antes que nada, una relación entre vivientes y, por eso, contrariando las influyentes ideas biogeográficas de Humboldt, Darwin también se esfuerza en mostrar que el suelo y el clima no definen el área de distribución de una especie como sí lo hacen las otras especies con las que ella debe relacionarse en su *lucha por la existencia* (cf. Caponi, 2008).

Llegamos, por fin, al décimo tercer capítulo de *El origen de las especies*, el último antes de la recapitulación y conclusión a la que se dedica el capítulo final. Allí Darwin se vuelve sobre la taxonomía, la anatomía comparada y la embriología comparada para mostrar como estas pueden ser iluminadas por su teoría. La primera, nos dice, debe ser reinterpretada como un estudio genealógico (Darwin, 1859, p. 413, 457) que puede encontrar su fundamento en las otras dos disciplinas. Mientras Cuvier (1817) había propuesto una clasificación del reino animal basada en las leyes de la organización reveladas por la anatomía comparada, Darwin propone una clasificación genealógica basada en las relaciones de filiación reveladas por la anatomía y la embriología comparadas. Pero esto, claro, supone cambios fundamentales en los objetivos cognitivos de estas dos últimas disciplinas; ellas pasan a ser consideradas como ciencias históricas, lo que queda claro en el destino que Darwin (1859, p. 437) propone para el concepto de *homología*, que comenzará a ser interpretado en términos genealógicos y no ya organizacionales (Amundson, 2005, p. 96 ss.).

Las homologías, tanto como las semejanzas de las formas embrionarias (Darwin, 1859, p. 450) y la existencia de órganos rudimentarios (p. 454), pasarán a ser tratadas como evidencia de *filiación común* capaces de permitirnos reconstruir el *árbol de la vida*; y ahí está, yo creo, la clave del triunfo de Darwin. Su teoría no sólo permitía una versión unificada de diferentes aspectos de la historia natural; sino que además ella ofrecía todo un nuevo programa de investigación que ampliaba drásticamente el horizonte de ese espacio disciplinar. No dudo de que Darwin escribiera los últimos capítulos de su libro pensando en esa *confluencia de inducciones* que, según William Whewell (1989 [1858], § 13), era un indicio casi indiscutible de la verdad de una teoría

(cf. Hodge, 2000, p. 41); tampoco dudo que esa unificación teórica de distintos aspectos de la historia natural que allí se proponía haya sido fundamental para la aceptación de sus tesis (cf. Ruse, 1983, p. 229; 2000, p. 15). Pero creo que la clave definitiva de dicha aceptación está en el hecho de que, por mediación de la *teoría de la filiación común*, se abría un campo de estudios mucho mayor que el ofrecido por la historia natural precedente.

Después de *El origen de las especies*, la taxonomía, la biogeografía, la paleontología, la anatomía y la embriología comparada no sólo quedaron unificadas por un marco teórico común; sino que además sus resultados podían converger en un objetivo teórico mucho más ambicioso que aquel al que, antes, esas disciplinas podían separadamente aspirar: aludo a esa reconstrucción del árbol de la vida en el que toda la historia natural quedó comprometida después de 1859 (cf. Bowler, 1996, p. 40). La ciencia busca respuestas, claro, pero, por esa misma razón, su marcha está impulsada por preguntas que, bajo la aceptación de ciertos supuestos, sean pasibles de ser respondidas. La ciencia, podríamos también decir, camina por la senda de los *problemas solubles* (cf. Medawar, 1969, p. 116) y, aceptando el marco conceptual delineado por Darwin, la agenda interrogativa de los naturalistas se llenaba de *problemas solubles*. Un paleontólogo, para dar un ejemplo, ya no sólo tenía que limitarse a determinar un fósil diciendo, *a la Cuvier*, si se trataba de un mamífero marsupial carnívoro o de un mamífero placentario herbívoro (cf. Caponi, 2004, p. 248), él ahora tenía que situar ese hallazgo en un rompecabezas genealógico; y esto hacía su trabajo mucho más difícil pero también mucho más interesante.

Creo, por fin, que esto también explica la suerte diversa que corrieron las dos teorías de Darwin en el periodo inmediatamente posterior a 1859. La *teoría de la filiación común*, como sabemos, fue ampliamente aceptada, pero no ocurrió lo mismo con la propia *teoría de la selección natural* (cf. Bowler, 1985). Esa sólo logro imponerse definitivamente en la década de 1940 con la articulación de la *síntesis neodarwiniana* (cf. Martínez, 1997, p. 143). La primera parte de *El origen de las especies*, básicamente consagrada a la selección natural, tuvo menos aceptación que la segunda, cuyo eje central era la *teoría de la filiación común*. Pero esto, pienso, no se debió a que los argumentos *a la Herschell* sean menos convincentes que los argumentos *a la Whewell*. La razón de esa diferencia de impacto, según me parece, reside en el hecho de que la historia natural del siglo XIX no tenía instrumentos metodológicos y recursos técnicos para trabajar con la *teoría de la selección natural*, pero sí los tenía para trabajar con la *teoría de la filiación común* (cf. Bowler, 1996, p. 9 ss).

Los ya largamente desarrollados métodos de la paleontología y de la anatomía y la embriología comparada, así como la evidencia biogeográfica ya acumulada antes de 1859, permitieron que los naturalistas se internasen en la senda apuntada por Darwin

produciendo nuevos resultados científicos y no simples especulaciones (cf. Bowler, 1996, p. 23 y ss). Para correr una suerte semejante, la teoría de la selección natural tuvo que esperar que, en la década de 1940, los modelos matemáticos de la *genética teórica de poblaciones* orientasen tanto a la *genética ecológica de poblaciones* como a la *genética experimental de poblaciones* en la producción de genuinos datos científicos que le diesen sustento (cf. Gayon, 1992, p. 334 ss.; Caponi, 2003, p. 81 ss.). Más aun: creo que sólo fue con los experimentos en *caja de poblaciones*, desarrollados en la última de estas disciplinas, que la selección natural pudo ser reconocida como un mecanismo próximo de lo que Herschell (1846, p. 145) consideraba una *vera causa*.⁴

Gustavo CAPONI

Professor Adjunto do Departamento de Filosofia,

Universidade Federal de Santa Catarina.

Pesquisador do Conselho Nacional de Pesquisa Científica, CNPq, Brasil.

caponi@cfh.ufsc.br

ABSTRACT

After a review of the circumstances that preceded the writing of *On the origin of species*, I analyze the structure of the work distinguishing three sets of chapters: those in which Darwin presents what I will characterize as the *fundamental syllogism* of his *long argument*; those where he answers possible objections to his thesis; and those where he develops the consequences of his theory, emphasizing its explanatory power. Finally, I will examine the reasons for which the latter part of the work, mainly focused on the *theory of common descent*, had a better reception, and a more immediate impact, than that dedicated to the *theory of natural selection* in itself.

KEYWORDS • Darwin. Evolutionary Biology. *On the origin of species*. Theory of common descent. Theory of natural selection.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGASSIZ, L. Essay on classification. In: _____. *Contribution to the natural history of the United States of America*. Boston: Little, Brown & Co., 1857. p. 1-232.
- AMUNDSON, R. *The changing role of the embryo in evolutionary thought*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- BELL, C. *The hand: its mechanical and vital endowments as evincing design*. London: W. Pickering, 1837. (*The Bridgewater Treatises on the power, wisdom and goodness of God as manifested in creation*, 4).
- BIZZO, N. *Darwin: do telhado das Américas à teoria da evolução*. São Paulo: Odysseus, 2002.
- BOWLER, P. *El eclipse del darwinismo: teorías evolucionistas antidarwinistas en las décadas en torno a 1900*. Barcelona: Labor, 1985.

- BOWLER, P. *Life's splendid drama: evolutionary biology and the reconstruction of life ancestry*. Chicago: The University of Chicago Press, 1996.
- BUTTS, R. (Ed.). *Whewell, W. Theory of scientific method*. Indianapolis: Hackett, 1989.
- CANDOLLE, A. Géographie botanique. In: CUVIER, F. (Ed.). *Dictionnaire des sciences naturelles*. Paris: Levrault, 1820. t. 18, p. 359-436.
- CAPONI, G. Experimentos en biología evolutiva. ¿Qué tienen ellos que los otros no tengan? *Episteme*, 16, p. 61-98, 2003.
- _____. Los objetivos cognitivos de la paleontología cuvieriana. *Principia*, 8, 2, p. 233-58, 2004.
- _____. Funcionalismo cuvieriano vs adaptacionismo darwiniano: consideraciones sobre la noción de *condiciones de existencia*. *Episteme*, 22, p. 79-100, 2005.
- _____. El viviente y su medio: antes y después de Darwin. *Scientiae Studia*, 4, 1, p. 9-44, 2006.
- _____. De Humboldt a Darwin: una inflexión clave en la historia de la biogeografía. *Geosul*, 45, p. 27-42, 2008.
- CONTINENZA, B. *Darwin: l'arbre de la vie*. Paris: Pour la Science, 2004.
- CREATH, R. & MAIENSCHIN, J. (Ed.). *Biology and epistemology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- CUVIER, F. (Ed.). *Dictionnaire des sciences naturelles*. Paris: Levrault, 1820.
- CUVIER, G. *Leçons d'anatomie comparée*. Paris: Baudouin, 1805. t. 1.
- _____. *Le règne animal*. Paris: Deterville, 1817. t. 1.
- _____. *Discours préliminaire a les recherches sur les ossements de quadrupèdes*. Paris: Flammarion, 1992 [1812].
- DARWIN, C. *On the origin of species*. London: Murray, 1859.
- _____. *El origen del hombre*. Madrid: EDAF, 1972 [1871].
- _____. On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. In: PORTER, D. & GRAHAM, P. (Ed.). *The portable Darwin*. London: Penguin, 1993 [1858]. p. 86-104.
- _____. Sketch on selection under domestication, natural selection, and organic beings in the wild state. In: GLICK, T. & KOHN, D. (Ed.). *Darwin: on evolution*. Indianapolis: Hackett, 1996a [1842]. p. 89-99.
- _____. Essay on variation of organic beings in the wild state. In: GLICK, T. & KOHN, D. (Ed.). *Darwin: on evolution*. Indianapolis: Hackett, 1996b [1844]. p. 99-115.
- _____. On the principle of divergence. In: GLICK, T. & KOHN, D. *Darwin: on evolution*. Indianapolis: Hackett, 1996c [1856]. p. 130-51.
- _____. *The origin of species*. 6. ed. New York: Modern Library, 1998 [1872].
- DARWIN, F. (Ed.). *Charles Darwin, his life told in an autobiographical chapter and in a selected series of his published letters*. New York: Appleton, 1892.
- FLOURENS, P. *Ontologie naturelle*. Paris: Garnier, 1861.
- _____. *Examen du livre de M. Darwin sur l'origine des espèces*. Paris: Garnier, 1864.
- GAYON, J. *Darwin et l'après-Darwin*. Paris: Kimé, 1992.
- _____. From Darwin to today in evolutionary biology. In: HODGE, J. & RADICK, G. (Ed.). *The Cambridge companion to Darwin*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003. p. 240-64.
- GHISELIN, M. *Metaphysics and the origin of species*. Albany: SUNY Press, 1997.
- GIERE, R. & WESTFALL, R. (Ed.). *Foundations of scientific method: the nineteenth century*. Bloomington: Indiana University Press, 1973.
- GLICK, T. & KOHN, D. *Darwin: on evolution*. Indianapolis: Hackett, 1996.
- GOULD, S. & ELDREDGE, N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3, p. 115-51, 1977.
- HERSCHELL, W. *Preliminary discourse on the study of natural philosophy*. London: Parker, 1846.

- HODGE, J. Knowing about evolution: Darwin and his theory of natural selection. In: CREATH, R. & MAIENSCHIN, J. (Ed.). *Biology and epistemology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. p. 27-47.
- HODGE, J. & RADICK, G. (Ed.). *The Cambridge companion to Darwin*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.
- HOWARD, J. *Darwin*. New York: Hill & Wang, 1982.
- HULL, D. Charles Darwin and nineteenth-century philosophies of sciences. In: GIERE, R. & WESTFALL, R. (Ed.). *Foundations of scientific method: the nineteenth century*. Bloomington: Indiana University Press, 1973. p. 115-32.
- HUXLEY, J. & KETTLEWELL, H. *Darwin*. Barcelona: Salvat, 1985.
- KOHLER, M. & KOHLER, C. The *Origin of species* as a book. In: RUSE, M. & RICHARDS, R. (Ed.). *The Cambridge companion to the "Origin of species"*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. p. 333-52.
- KOHN, D. The principle of divergence. In: RUSE, M. & RICHARDS, R. (Ed.). *The Cambridge companion to the "Origin of species"*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. p. 87-108.
- LARGENT, M. Darwin's analogy between artificial and natural selection in the origin. In: RUSE, M. & RICHARDS, R. (Ed.). *The Cambridge companion to the "Origin of species"*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. p. 14-29.
- LAKATOS, I. *La metodología de los programas de investigación científica*. Madrid: Alianza, 1983.
- LEWENS, T. *The Origin and philosophy*. In: RUSE, M. & RICHARDS, R. (Ed.). *The Cambridge companion to the "Origin of species"*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. p. 314-32.
- LIMOGES, C. *La selección natural*. México: Siglo XXI, 1976.
- MALTHUS, R. *Primer ensayo sobre la población*. Madrid: Sarpe, 1983 [1798].
- MARTÍNEZ, S. *De los efectos a las causas*. México: Paidós, 1997.
- MAYR, E. *Toward a new philosophy of biology*. Cambridge: Harvard University Press, 1988.
- _____. *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Barcelona: Crítica, 1992.
- _____. *O desenvolvimento do pensamento biológico*. Brasília: UnB, 1998a.
- _____. *Así es la biología*. Madrid: Debate, 1998b.
- _____. *What evolution is*. New York: Basic Books, 2001.
- MEDAWAR, P. *El arte de lo soluble*. Caracas: Monte Ávila Editores, 1969.
- MEYER, D. & EL-HANI, C. *Evolução: o sentido da biologia*. São Paulo: Unesp, 2005.
- LYELL, C. *Principles of geology*. London: Murray, 1830. t. 1.
- _____. _____. London: Murray, 1832. t. 2.
- _____. _____. London: Murray, 1833. t. 3.
- OSPOVAT, D. *The development of Darwin's theory*. Cambridge: Cambridge University Press, 1981.
- PALEY, W. *Natural theology*. 12 ed. London: John Faulder, 1809.
- PECKHAM, M. Introduction. In: Darwin, C. *The origin of species. A variorum text*. Philadelphia: Penn, 1959. p. 9-33.
- PORTER, D. & GRAHAM, P. *The portable Darwin*. London: Penguin, 1993.
- ROGET, P. *Animal and vegetable physiology considered with reference to natural theology*. London: W. Pickering, 1840. v. 1.
- RUSE, M. *La revolución darwinista*. Madrid: Alianza, 1983.
- _____. Darwin and the philosophers. In: CREATH, R. & MAIENSCHIN, J. (Ed.). *Biology and epistemology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. p. 3-26.
- RUSE, M. & RICHARDS, R. (Ed.). *The Cambridge companion to the "Origin of species"*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009.

- WALLACE, A. R. On the law which has regulated the introduction of new species. In: _____. *Natural selection and tropical nature*. London: Macmillan, 1891 [1855]. p. 3-19.
- _____. Sobre a tendência das variedades a afastarem-se indefinidamente do tipo original. Tradução M. R. Horta. *Scientiae Studia*, 1, 2, p. 231-43, 2003 [1855].
- WHEWELL, W. *History of inductive sciences*. London: Parker, 1837. v. 2.
- _____. *Novum organon renovatum, book 2*. In: BUTTS, R. (Ed.). *Whewell, W. Theory of scientific method*. Indianapolis: Hackett, 1989 [1858]. p. 103-250.

