

SCIENTIÆ studia, São Paulo, v. 9, n. 4, p. 705-38, 2011



Las raíces del programa adaptacionista

Gustavo CAPONI



RESUMEN

Reconociendo el papel secundario que el *programa adaptacionista* jugó en los inicios de la *biología evolucionaria*, y después de examinar la relación existente entre la problemática adaptacionista y la *teoría de la selección natural*, en este trabajo doy algunas indicaciones sobre cómo se fueron delineando los perfiles de dicho programa y también intento identificar las razones que hicieron que él sólo se consolidase en el siglo *xx*; es decir, mucho después de la consolidación de ese *programa filogenético* que, fundado en la idea de *filiación común* y no en la aceptación de la idea de *selección natural*, efectivamente guió los primeros estudios evolucionistas.

PALABRAS-CLAVE • Darwin. Semper. Wallace. Adaptacionismo. Programa Adaptacionista.

PRESENTACIÓN

La primera enunciación de lo que en el siglo *xx* recibió el rótulo, a veces peyorativo, de *adaptacionismo* (cf. Gould & Lewontin, 1979; Mayr, 1983; Sober, 1998), la encontramos en aquel pasaje de *Sobre el origen de las especies* en el que Darwin (1859, p. 200) afirma que, como consecuencia de la teoría que allí está siendo propuesta, “cada detalle de estructura en toda criatura viviente (...) puede ser visto, o como habiendo tenido algún uso especial para una forma ancestral, o como teniendo ahora un uso especial para los descendientes de esa forma”. La *teoría de la selección natural* nos lleva a pensar, en efecto, que los perfiles de los seres vivos deben obedecer a las contingencias pasadas y presentes de la *lucha por la existencia*; y ella, además, también nos provee los recursos para explicar la adecuación que se supone debe existir entre tales perfiles y dichas exigencias. El *programa adaptacionista*, podemos entonces decirlo, surge como un corolario, casi obvio e inevitable, de la *teoría de la selección natural*. Ella nos lleva a considerar que la mayor parte de los rasgos orgánicos son adaptaciones; y, al mismo tiempo, ella también nos ofrece un marco general para explicar la historia y la *razón de ser* de esas adaptaciones (cf. Caponi, 2010, p. 125).

Sin embargo, aunque muchos autores han pensado que cimentar ese programa haya sido el objetivo central (cf. Ayala, 2004, p. 52, 2009, p. 4, 2010, p. 379), y el mayor

triunfo (Mayr, 1983, p. 327), de la teoría de Darwin,¹ lo cierto es que, en *Sobre el origen de las especies*, la interpretación utilitarista de los rasgos orgánicos aparece más como una dificultad a ser resuelta que como un logro a ser capitalizado (cf. Caponi, 2009a, p. 416, 2010, p. 137); y es de hecho en un capítulo dedicado a examinar las consecuencias problemáticas y discutibles (cf. Darwin, 1859, p. 171-206) de la *teoría de la selección natural* que aparece la recién citada formulación de la tesis adaptacionista. Es decir, Darwin reconoce ahí las consecuencias *adaptacionistas* de su teoría, pero, en lugar de contabilizarlas como un logro, las asume como motivo de una objeción. Contrariamente a lo que dice Helena Cronin (1991, p. 86), y diferentemente de lo que ocurrirá con la formulación del *principio de utilidad* por parte de Wallace (1871a, p. 47), esas líneas de *Sobre el origen de las especies* son menos “una declaración de fe” que la confesión de una perplejidad.

En realidad, lo que en *Sobre el origen de las especies* se propone como una verdadera conquista, lo que allí se capitaliza como un verdadero logro, es la unificación teórica, en virtud de la explicación de la *unidad de tipo* por la *filiación común*, de las evidencias de la biogeografía, la paleontología, la anatomía y la embriología comparadas (cf. Kitcher, 2001, p. 57-8; Waters, 2003, p. 127-8; Caponi, 2009a, p. 418-9). Darwin (1996 [1859]) veía ahí su carta más alta (cf. Mayr, 1992, p. 107; Sober, 2009, p. 59); y esa fue, de hecho, la idea que impactó casi inmediatamente en los modos de hacer historia natural (cf. Mayr, 1992, p. 36; Bowler, 1996, p. 7; Caponi, 2009a, p. 420). Más allá de los desacuerdos sobre los mecanismos del cambio evolutivo (cf. Bowler, 1985, p. 12, 1996, p. 2; Ruse, 2009, p. 10042), todo ese universo disciplinar se comprometió rápidamente con la *tesis de la filiación común* y asumió la ambiciosa agenda de reconstruir el *árbol de la vida* (cf. Semper, 1881, p. 2; Kellogg, 1907, p. 20; Ruse, 1983, p. 287; Bowler, 1996, p. 40).

La visión adaptacionista de los rasgos orgánicos, en cambio, quedó inicialmente en un segundo y menos cómodo lugar, y los naturalistas que la consideraron como motivo de investigación empírica efectiva fueron muchos menos que aquellos que se comprometieron con las reconstrucciones filogenéticas. “Ciertos tipos de estudios de campo”, como afirma Peter Bowler (1996, p. 9) “fueron inspirados por la visión general que Darwin tenía sobre como operaba la evolución”, pero, como Bowler (1996, p. 10) también apunta, “hay poca evidencia de que, en los años que siguieron a la pu-

¹ Se pueden encontrar ejemplos de esa lectura *adaptacionista* de Darwin en los más diversos autores. Cito algunos: Cassirer (1948, p. 205); otra vez Ayala (1970, p. 2); Montalenti (1983, p. 33); Sober (1984, p. 171); Ruse (1987, p. 19); Cronin (1991, p. 15); Maynard Smith (1993, p. 26); Lennox (1993, p. 418); Dennett (1995, p. 35); Dawkins (1996, p. 21); Martínez (1998, p. 37); Gould, (2002, p. 157); Lewens (2007, p. 268); y Ginnobili (2009a, p. 8, 2009b, p. 145, 2010, p. 54). Pero yo también incurri en ese error (cf. Caponi, 2000, p. 20).

blicación de la teoría de Darwin, ese tipo de trabajo haya sido parte de una tradición de investigación realmente substancial”. Y fue ahí, precisamente, en esa línea relativamente marginal de las investigaciones evolucionistas, que comenzó a tomar cuerpo el *programa adaptacionista*. Hubo en el siglo XIX, en efecto, una segunda agenda evolucionista que, casi en sordina, se fue configurando paralelamente al más notorio y pujante desarrollo del *programa filogenético*; y el objetivo de este trabajo será precisamente mostrar que dicha agenda tiene una historia propia y relativamente autónoma de aquella que Peter Bowler (1996) trazó.

Pero que no se vea en esto un intento de relativizar las tesis de Bowler. Por el contrario, mi objetivo es, en cierto modo, el de complementarlas y reforzarlas poniendo en evidencia el carácter secundario, y hasta marginal, que el *programa adaptacionista* jugó en los albores de la biología evolucionaria. Allí, la consigna más oída y acatada fue, sin duda, *tracen filogenias y no identifiquen adaptaciones*. Sin embargo, y dado que efectivamente hubo quienes siguieron esta última línea de trabajo, creo que es pertinente comenzar a discutir por qué fue que lo hicieron y también por qué fue que, en el siglo XIX, dicho emprendimiento cognitivo permaneció en ese segundo plano al que antes me referí. Por eso, en las próximas páginas, después de examinar la relación existente entre la problemática adaptacionista y la *teoría de la selección natural*, daré algunas indicaciones sobre cómo, el propio Darwin, pero también otros naturalistas como Henry Bates, Fritz Müller, Karl Semper y, sobre todo, Alfred Russel Wallace, fueron delineando los perfiles de ese *programa adaptacionista* que, por razones que discutiré brevemente, sólo se consolidó en algún momento del siglo XX y ciertamente mucho más tarde que el *programa filogenético*.

I EL PROBLEMA DE DARWIN

Según muchos autores, de los cuales mencioné varios en la nota 1, Darwin habría sostenido lo que Peter Godfrey-Smith (2001, p. 336) llamó *adaptacionismo explanatorio*, que es la posición según la cual: “el patente diseño de los organismos, y las relaciones de adaptación entre los organismos y su ambiente” serían “las grandes cuestiones, los hechos verdaderamente sorprendentes, en biología”. Para el *adaptacionismo explanatorio* “explicar esos fenómenos es la misión intelectual central de la teoría evolucionaria”, y la *teoría de la selección natural* sería “la clave para resolver esos problemas”. Ella sería, por eso, *la gran respuesta* para el mayor de todos los problemas biológicos, y Darwin, según piensan los que le atribuyen ese *adaptacionismo explanatorio*, la habría formulado, principalmente, para cumplir con ese cometido. Creo, sin embargo, que la lectura atenta de *Sobre el origen de las especies* abona otra solución de esa cuestión.

Aun sin poner duda que, efectivamente, la *teoría de la selección natural* resuelve, y no disuelve, satisfactoriamente el *problema del diseño*, permitiendo explicar también la adaptación de los seres vivos a las exigencias ambientales, pienso que ella fue, sí, *la gran respuesta*, pero lo fue para otra pregunta, a saber, aquella que plantea la formación del *árbol de la vida*, y eso puede verse en este párrafo de *Sobre el origen de las especies* en el que Darwin apunta el *nudo gordiano* que esa obra procuraba desatar.

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 sucesión geológica, y otros hechos semejantes, pueda llegar a la conclusión de 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 co-adaptación que justificadamente suscita nuestra admiración (Darwin, 1859, p. 3).

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, y es en ésta que aquélla encuentra su explicación (cf. Darwin, 1859, p. 206; Cramer, 1896, p. 215; Ruse, 2008, p. 65). Con todo, y ahí está el problema, la postulación de cualquier mecanismo capaz de hacer derivar diferentes formas de seres vivos a partir de una única forma primitiva, debería también explicar cómo es que ese proceso puede ocurrir atendiendo a esas co-adaptaciones previstas por Cuvier en su *principio de la correlación de los órganos* “Todo ser organizado forma un conjunto, un sistema único y cerrado, en el cual todas las partes se corresponden mutuamente, y convergen a la misma acción definitiva por una reacción recíproca” (Cuvier, 1992 [1812], p. 97). Y cito aquí ese principio de Cuvier porque, como ya hace mucho lo remarcó Marck Ridley (1972, p. 46), en el momento en el que Darwin escribe el párrafo antes citado, “*co-adaptación* significaba”, justamente, “el exacto ajuste mutuo entre cada una de las diferentes partes del cuerpo”.

Co-adaptación no significaba, y lo subrayo, la adecuación entre las estructuras de diferentes seres vivos. De hecho, cuando Darwin (1859, p. 3) alude a la adecuación entre, por un lado, las patas, la cola, el pico y la lengua y, por otro lado, la actividad de capturar insectos escondidos bajo la corteza de los árboles, la palabra que él usa es *adaptado*. *Co-adaptación* significaba, en suma, esa *coherencia y correspondencia funcional* de

los órganos sobre la que Cuvier había centrado sus estudios de anatomía comparada (cf. Russell, 1916, p. 34; Grene, 2001, p. 188; Caponi, 2008a, p. 41). Y, me apuro a decirlo, es ese mismo interés, focalizado en la organización interna del viviente, el que también guía los análisis sobre las correlaciones entre estructura y función que encontramos en las reflexiones de los teólogos naturales como William Paley (1809), William Kirby (1837), Charles Bell (1837), Peter Roget (1840). Como ocurre con los trabajos de Cuvier, muy poco hay en ellas que se aproxime a esos pormenorizados análisis de Darwin (1877) sobre los variados recursos con los que las orquídeas suelen facilitar su fecundación por parte de un insecto (cf. Cronin, 1991, p. 102; Caponi, 2008a, p. 32).

En los escritos de esos teólogos, es cierto, podemos encontrar más referencias puntuales a las relaciones entre estructuras orgánicas y ambiente que las que de hecho encontramos, ellas no están totalmente ausentes, en Cuvier (cf. Blanco, 2008). Pero, aun así, el espíritu general de sus trabajos continúa siendo *cuvieriano* (cf. Whewell, 1837, p. 472, 1847, p. 633). Lo que en ellos realmente importa son, primeramente, las correlaciones funcionales de los órganos entre sí y, secundariamente, cierta correspondencia de éstos con el entorno físico inmediato y no con el entorno biótico (cf. Caponi, 2006a, p. 12, 2008a, p. 99, 2010, p. 128).² Sin embargo, y aquí volvemos al *tour de force* darwiniano, aun esas correlaciones destacadas tanto por los naturalistas como por los teólogos de la primera mitad del siglo XIX, le planteaban una seria dificultad a las tesis transformistas (cf. Ridley, 1972, p. 46-7).

Conforme Darwin lo apuntaba, estas últimas debían ser capaces de explicar cómo las transformaciones orgánicas podían ocurrir sin conspirar contra esas correlaciones, permitiendo, inclusive, que ellas sean globalmente preservadas o, si se prefiere, armónicamente reformuladas. Y eso es precisamente lo que permite hacer la *teoría de la selección natural*. Ella postula un mecanismo de transformación que es, simultáneamente, un mecanismo *adaptador* y también *co-adaptador* (cf. Waters, 2003, p. 118; Caponi, 2010, p. 130; Ginnobili, 2010, p. 41). O mejor, ella postula un mecanismo, la propia selección natural, que, produciendo y preservando el ajuste de los seres vivos a sus *condiciones de existencia*, genera casi inevitablemente, conforme Darwin (1859, p. 111 ss.) lo muestra cuando presenta su *principio de divergencia*, la radiación de formas supuesta en la hipótesis de la filiación común (cf. Ruse, 2008, p. 45; Kohn, 2009, p. 89; Sober, 2009, p. 61; Caponi, 2009a, p. 411).

² De los cuatro teólogos naturales citados (Paley, Kirby, Bell y Roget), William Kirby es el único en el que puede encontrarse alguna referencia más clara a la relación entre las estructuras orgánicas y el medio biótico (cf. Kirby & Spence, 1858, letter 21). El eje organizador de sus reflexiones, sin embargo, continúa siendo la temática cuvieriana de la *correlación de los órganos* (cf. Kirby, 1837, p. xxvi).

En un enfoque conceptual casi tan inesperado y sorprendente como la maniobra de un prestidigitador, pero no por eso dudoso o ilegítimo, la dificultad que la adecuación funcional de las estructuras orgánicas planteaba a la *tesis de la filiación común*, fue erigida así en la clave para explicar la diversificación de las formas vivas a partir de un ancestro común. La selección natural produce, preserva y reformula esa adecuación, generando, casi simultáneamente, dicha diversificación. Pero ese papel clave e imprescindible que la selección natural desempeña en el conjunto de la argumentación darwiniana, no debe hacernos perder de vista el carácter relativamente subalterno que ella tiene con relación a la *tesis de la filiación común*. Ésta es la que convoca y le da su *razón de ser* a aquélla. Si no era para completar y darle plausibilidad a la *tesis de la filiación común*, Darwin nunca hubiese apelado a la selección natural como mecanismo del cambio evolutivo. Por eso, y contrariando a Mayr (1992, p. 102), creo que no cabe considerar a la *teoría de la selección natural* como si fuese una teoría independiente de la *tesis de la filiación común*.

Esta última, claro, es independiente y anterior a aquélla y, por eso, pudo ser aceptada con relativa independencia de lo ocurrido con la otra. Pero la recíproca no es válida. La *teoría de la selección natural*, entendida sólo como hipótesis sobre un mecanismo y no como una teoría general sobre la evolución (cf. Gayon, 1995, p. 129 ss.), no tiene mayor significado, o importancia, sino es en el contexto de esa teoría más abarcadora cuya tesis fundamental es la idea de que todas las formas orgánicas descienden de una única forma ancestral o, en todo caso, de un grupo relativamente reducido de tales formas (cf. Darwin, 1859, p. 484, 490). No creo, sin embargo, que eso nos obligue a dejar de designar toda la teoría darwiniana con la fórmula abreviada de *teoría de la selección natural*. Ella, después de todo, no deja de ser una teoría *sobre el origen de las especies* (a partir de un o de unos pocos ancestros comunes) *por medio de la selección natural*; y hasta mi aclaración entre paréntesis es redundante. En clave darwiniana, *origen de las especies* no significa otra cosa que diversificación a partir de una forma ancestral.

2 EL ADAPTACIONISMO COMO COROLARIO

En la *Crítica de la facultad de juzgar*, Kant (1992 [1790], § 80) había dicho que “la concordancia de tantas especies animales en un cierto esquema común que no sólo parece subyacer a su esqueleto, sino también a la disposición de las demás partes” alentaba una débil esperanza sobre la posibilidad de que las ciencias naturales llegasen a dar una explicación del origen de las diferentes especies de seres organizados. Esa *analogía de las formas*, decía Kant, parece indicar que ellas fueron “generadas conforme un arquetipo común”, y esa *unidad de tipo* (uso una expresión que sólo sería usual en el siglo

xix), además de reforzar “la conjetura de un efectivo parentesco de ellas en la generación a partir de una madre originaria común”, también insinuaría la posibilidad de explicar su origen, a partir de un ancestro común, “según leyes mecánicas”. Y, aunque en sentido estricto no ofrecía una explicación mecánica (cf. Sober, 1993, p. 83; Martínez, 1997, p. 172; Caponi, 2003a, p. 1008), la teoría de Darwin parecía haber logrado ese cometido postulando un proceso, la propia selección natural, que, además de estar regido por factores puramente naturales, también podía dar cuenta de la *técnica de la naturaleza* y del hecho de que los seres vivos fuesen algo próximo de lo que Kant (1992 [1790], § 66) llamaba *productos organizados*.

Ese proceso, sin embargo, no podía limitarse a operar sobre la correlación interna de las partes orgánicas y sobre esas correlaciones genéricas entre los órganos y el entorno, sobre todo físico, que ya habían sido apuntadas por la historia y la teología natural anteriores a 1859. Urgida y presionada por una *lucha por la existencia*, 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, 2006a, p. 31, 2008a, p. 125), la selección natural no sólo se limitará a operar sobre la organización funcional interna de los seres vivos y sobre sus correlaciones más obvias con el entorno físico sino que, además, ella acabará premiando cualquier modificación de estructura o de comportamiento que, independientemente de su importancia organizacional (cf. Guillo, 2007, p. 80), confiera a sus portadores alguna ventaja, por mínima que ella sea, en dicha *lucha* (cf. Caponi, 2010, p. 130 ss.). Y es ahí en donde sienta sus bases el *programa adaptacionista*.

Explicando más que la mera preservación y reformulación de las correlaciones organizacionales fundamentales, la *teoría de la selección natural* nos lleva a sospechar que puede existir una *razón de ser* hasta para los más nimios detalles morfológicos y hasta para las más *bizarras* pautas comportamentales (cf. Dennett, 1995, p. 229-8). Y eso es, precisamente, lo que cabe designar con el rótulo de *adaptacionismo*, esto es, la presunción de que, directa o indirectamente, y aun cuando existan otros factores que también deban ser considerados para dar una explicación completa de las formas orgánicas, todos los rasgos morfológicos y comportamentales obedecen, en alguna medida a ser determinada en cada caso particular, a las contingencias pasadas o presentes de la *lucha por la existencia*. He ahí ese *adaptacionismo empírico*, en el sentido de Godfrey-Smith (2001, p. 336), pero formulado de una forma mitigada, del cual no puede hurtarse nadie que le otorgue algún papel a la selección natural en la génesis de las estructuras biológicas. Un adaptacionismo empírico mínimo que no deja de traducirse, al mismo tiempo, en una heurística (cf. Lewontin, 1982, p. 145; Ruse, 1987, p. 19; Resnik, 1997, p. 48; Ginnobili & Blanco, 2007, p. 44).

Lo interesante, sin embargo, es que en *Sobre el origen de las especies* y, sobre todo en su primera edición, esa consecuencia de su argumentación no es explorada, ni tampoco explotada, en pro de la confirmación y del desarrollo de la teoría propuesta. Por el contrario, ella es vista y presentada como una dificultad a ser remontada, como si ella fuese una derivación incomoda y no muy fácil de justificar; y eso, me parece, pone en evidencia el hecho de que esa supuesta omnipresente, o por lo menos muy difundida, *utilidad*, no pertenecía, como en cambio sí ocurría, por ejemplo, con las afinidades morfológicas, al conjunto de esas *grandes evidencias*, ya antes reconocidas por la historia natural, que Darwin proponía explicar con su *teoría de la descendencia con modificaciones* (cf. Gayon, 1992, p. 190). Darwin, en efecto, tenía que argumentar en defensa de esa utilidad, sin poder contabilizarla entre los hechos *manifiestos* que, por simple consiliencia de inducciones a la *Whewell* (1989 [1858], § XIII) le darían sustento a su teoría (cf. Ruse, 1983, p. 229, 2000, p. 15, 2008, p. 85; Hodge, 2000, p. 41).

3 NARRACIONES ADAPTACIONISTAS Y DESAFÍOS A LA PALEY

En *Sobre el origen de las especies*, Darwin (1859, p. 90 ss.) no deja de ofrecer algunas *ilustraciones de la acción de la selección natural*. Es significativo, sin embargo, que se trate de *ejemplos imaginarios* (Darwin, 1859, p. 95), ilustraciones que, como James Lennox (1991, p. 230, 2005, p. 90) ha observado, funcionan a la manera de *experimentos de pensamiento* destinados a poner a prueba, y a confirmar, el potencial explicativo de la *teoría de la selección natural*; y es también muy significativo que dichas *ilustraciones imaginarias* (Darwin, 1859, p. 90) apunten menos a la capacidad de la selección natural para esculpir estructuras adaptativas que a su capacidad de producir cambios y divergencias morfológicas. Estos cambios y divergencias, claro, son explicados por su hipotético carácter ventajoso, adaptativo, pero lo que más parece importarles ahí a Darwin es mostrar cómo la aparición de modificaciones ventajosas puede producir divergencia de caracteres a partir de una forma originaria.

Darwin (1859, p. 186 ss.), en realidad, sólo discute la capacidad que la selección natural tendría de producir adaptaciones, y sobre todo la capacidad que ella tendría de esculpir estructuras adaptativas complejas, en el apartado sobre *órganos de extrema perfección* que integra ese capítulo sexto titulado “Dificultades de la teoría”; y es ahí en donde él enfrenta el *problema de Paley*, el *sacrosanto misterio del ojo*, trazando las líneas generales que debería tomar toda explicación posible de la historia evolutiva de una estructura adaptativa de cualquier grado de complejidad (cf. Ridley, 1972, p. 47; Caponi, 2009a, p. 415). Me parece significativo, sin embargo, que esa cuestión sólo aparezca planteada como *una dificultad* y no como el problema u objetivo explicativo central de

la teoría. Si *Sobre el origen de las especies* fuese principalmente, como Ayala (2004, p. 52-3) sugiere, “un esfuerzo sostenido para resolver el problema de Paley (...) dentro de un marco explicativo científico”, uno esperaría que esa cuestión ocupase un lugar de mayor relevancia en el desarrollo de la obra.

Por otro lado, también es importante subrayar que el *programa adaptacionista* va mucho más allá del problema general del diseño orgánico. Asumir la adecuación de estructura y función que encontramos en los seres vivos e intentar dar una explicación naturalista de la misma no conduce *ipso facto* al adaptacionismo. Lo que nos lleva a él, en todo caso, es haber adoptado una solución para ese problema que, como la propuesta por Darwin, nos induce también a considerar “toda estructura compleja y todo instinto como [siendo] el compendio de muchas artimañas, cada una de ellas útil para su poseedor” (Darwin, 1859, p. 485-6). Y una cosa no debe ser confundida con la otra.

En una *narración adaptacionista*, uso la expresión sin ninguna carga peyorativa, el naturalista parte de una estructura cuyo estatuto de adaptación debe ser probado y, para conseguir ese cometido, le atribuye una función, pasada o presente, cuyo cumplimiento pueda haber sido premiado por una presión selectiva a ser identificada. En cambio, en el caso de una estructura como un ojo y semejantemente a cómo lo hacían los *teólogos naturales*, el naturalista parte de la constatación de su obvia adecuación y complejidad funcional, para después, en lugar de apelar al artífice supremo, emprender la dura tarea de construir una explicación por selección natural de la evolución de dicha estructura. Es decir, en este último caso, se encara un problema distinto al que enfrenta una *narración adaptacionista*. En el caso del ojo, se reconoce primero la existencia del *diseño* y, de algún modo, se pone a prueba la capacidad que la selección natural tendría de producirlo. Mientras tanto, en el planteo de un *rompecabezas adaptacionista*, el carácter adaptativo de la estructura en análisis está tácitamente cuestionado, tiene que ser objeto de prueba.

El investigador, si es un *adaptacionista*, lo presupone, claro. Pero él tiene que probarlo identificando la presión selectiva a la que esa estructura respondería (cf. Dennett, 1995, p. 233 ss.). Ahí, diferentemente de lo que ocurre con los desafíos *a la Paley* o *a la Behe*, lo que está en cuestión no es la capacidad explicativa de la *teoría de la selección natural*, sino el poder causal de la selección natural; y eso está en juego porque, si se fracasase sistemáticamente en el intento de construir una *narración adaptacionista* plausible, se podría comenzar a sospechar que la estructura analizada no es una adaptación y que, por lo tanto, ella es resultado de otros factores de cambio. Críticos del adaptacionismo a ultranza, como Gould y Lewontin, jamás cuestionaron que la *teoría de la selección natural* pueda responder al desafío de Paley, o de Behe. Lo que ellos cuestionaron es que toda estructura orgánica deba ser considerada, a la manera de Cain (1989 [1964], p. 26), como si ella fuese una adaptación, es decir, un producto de la selección natural.

Pero, además, ser adaptacionista tampoco exige concederle una importancia central al *desafío de Paley*. Éste puede ser considerado sólo como una dificultad a ser superada antes de acometer un problema considerado mayor o más fundamental, como puede serlo el del origen de las especies y, aun así, si la solución propuesta para ese problema nos lleva a sospechar que todas o casi todas las estructuras tienen o tuvieron alguna *razón de ser*, que están ahí por que traen alguna ventaja para sus portadores o la trajeron para sus ancestros, entonces seremos llevados a tener que asumir una posición adaptacionista que se nos impondrá como corolario, querido o no, de nuestra propia estrategia de argumentación. Y es justamente ese corolario el que estoy diciendo que, en *Sobre el origen de las especies*, es tratado más como una dificultad que como una consecuencia empíricamente confirmada de la teoría allí defendida. Aunque siempre fue menos célebre que el apartado sobre *órganos de extrema perfección*, en ese sexto capítulo de *Sobre el origen de las especies* dedicado a las *dificultades de la teoría*, también hay otro apartado *sobre órganos de poca importancia aparente* (Darwin, 1859, p. 194 ss.) que pone eso en evidencia.

4 EL ADAPTACIONISMO COMO DIFICULTAD

Darwin (1859, p. 194-5) confesaba ahí que, “como la selección natural actúa a vida o muerte, – por la preservación de los individuos con cualquier variación favorable y por la destrucción de aquellos con cualquier desviación estructural desfavorable”, él percibía cierta dificultad para entender el origen de ciertas estructuras “cuya importancia no parecía suficiente para causar la preservación de los individuos sucesivamente variantes”. Darwin, podemos decir nosotros, estaba reconociendo ahí el peso de ese corolario adaptacionista entrañado por su teoría. La selección natural, él veía eso con toda claridad, no puede producir formas sólo viables, o sólo funcionalmente coherentes como las exigidas por la *ley de Cuvier*. Si ella actúa conforme la teoría lo prevé, su accionar debe redundar en formas y detalles siempre útiles y ventajosos.

Pero no era evidente que todos los perfiles orgánicos fuesen tan útiles y tan ventajosos como la teoría podría hacernos pensar que ellos deberían ser. Lo que era evidente, como mucho, era que ellos satisfacían esas *condiciones de existencia* más generales ya subrayadas por Cuvier (1817, p. 6): una estricta correlación entre sí y un mínimo de compatibilidad ineludible con el entorno (cf. Russell, 1916, p. 34; Grene, 2001, p. 188; Caponi, 2008a, p. 41). Más allá de eso, y como el propio Cuvier (1805, p. 58) lo había afirmado, los *seres organizados* parecían estar plagados de estructuras superfluas e inútiles (cf. Caponi, 2008a, p. 53, 2010, p. 136); y eso, Darwin lo sabía, podía tomarse como una evidencia de que los perfiles orgánicos no eran realmente el producto de la

selección natural. Porque, si lo fuesen, no debería haber mucho lugar en ellos para lo inútil, lo superfluo o, incluso, lo poco beneficioso.

Pero, como el mismo Darwin decía, esa aparente dificultad, suscitada por la existencia de estructuras a primera vista inútiles, o de utilidad demasiado escasa como para considerar que ella fuese captada por la selección natural, podía explicarse por nuestra ignorancia “en lo referente a la totalidad de la *economía orgánica* de cualquier ser vivo”. Si dicha *economía de vida*, a la que hoy nos referiríamos con el término “ecología”, fuese más conocida, confiaba Darwin (1859, p. 195), esa utilidad podría ser mejor estimada, lo que nos permitiría entender cómo la selección natural pudo empujar el proceso que condujo a la constitución de esas estructuras aparentemente poco o nada ventajosas. Darwin defiende así el *utilitarismo*, el *adaptacionismo* derivado de su teoría, apelando a un hecho innegable. Hasta ese momento, la historia natural poco o nada había estudiado, y poco y nada sabía, de las duras condiciones en la que los seres vivos desarrollan sus siempre amenazadas existencias (cf. Caponi, 2006a, p. 35, 2008a, p. 125).

Centrada en el problema de la organización, que Cuvier había destacado en su *principio de la correlación de las partes*, la historia natural predarwiniana no se detuvo en esa cuestión que la *teoría de la selección natural* llevaba a considerar como algo crucial (cf. Caponi, 2010, p. 133); y esto se patentiza en los trabajos de los *naturalistas viajeros*. Antes de Darwin, lejos de ser ecólogos *avant la lettre*, los naturalistas de campo solamente estaban comprometidos con la tarea de identificar, describir, dibujar y recolectar ejemplares que después serían analizados y clasificados en los museos metropolitanos (cf. Agassiz, 1938 [1869], p. 26; Laissus, 1995, p. 51; Lopes, 1995, p. 721; Blanckaert, 1997, p. 160; Bourguet, 1997, p. 186); y en esa *marcha del campo a la ciudad*, poco quedaba, poco se registraba, de las condiciones de vida efectivas de esos seres vivos (cf. Caponi, 2006b, p. 142, 2008a, p. 130).³ Por eso, en 1866, Haeckel (p. 286-7) todavía podía afirmar que, no obstante la importancia que revestía el análisis de las complejas relaciones que los seres vivos guardan con su ambiente, ese tema había sido desconsiderado por la *fisiología*: la ciencia que, a su entender, debía estudiarlo en un capítulo especial para el cual él propuso el nombre de *ecología* (cf. Stauffer, 1957, p. 140-3; Acot, 1988, p. 44-6; Cooper, 2003, p. 4-6).⁴

³ La fuerte vinculación, casi la equivalencia, que Marston Bates (1950, p. 7) establece entre ecología e historia natural, sólo puede aceptarse como una aclaración de lo que la expresión *historia natural* pasó a significar en el siglo xx. Ella poco o nada nos dice de esa ciencia predominantemente de museos que era la historia natural antes de la revolución darwiniana (cf. Caponi, 2008a, p. 136 ss.). Y lo mismo vale para la afirmación de Gregory Cooper (2003, p. 31), según la cual los historiadores naturales estarían interesados en *cómo los organismos viven*.

⁴ Aunque Haeckel, vale aclararlo, nunca aportó nada al desarrollo efectivo de esos estudios (cf. Stauffer, 1957, p. 144). Como biólogo evolucionario, lo suyo fueron las filogenias basadas en la anatomía comparada y, sobre todo, en la embriología comparada (cf. Russell, 1916, p. 247 ss.; Bowler, 1996, p. 57 ss.; Richards, 2008, p. 118 ss.). Sus trabajos no contribuyeron a eso que aquí estamos llamando *programa adaptacionista*.

Darwin, se puede entonces decir, tenía buenas razones para reclamar alguna prudencia en la evaluación de esas putativas, y quizá sólo aparentes, dificultades de su teoría. Hasta 1859, la historia natural había estudiado demasiado poco de la *economía orgánica* de los seres vivos, y eso le restaba valor a muchos veredictos relativos a la *inutilidad* de ciertas estructuras orgánicas. Por otro lado, la teoría defendida en *Sobre el origen de las especies* hacía entrar en juego una *historia de los seres vivos* en la que también habría margen para considerar que muchas estructuras que actualmente no tenían mayor utilidad para sus portadores, sí la habían tenido para sus ancestros (cf. Darwin, 1859, p. 200); y, además de eso, Darwin (1859, p. 199) tampoco tenía mayores reticencias para admitir la intervención de otras variables, como las *correlaciones del crecimiento* y el efecto directo de las condiciones físicas sobre los perfiles orgánicos, que podrían explicar la existencia de algunos rasgos y estructuras sin “ningún uso directo para sus poseedores”. Darwin no fue un *adaptacionista empírico* en el sentido fuerte que Godfrey-Smith (2001, p. 336) le da a ese término. Él no pensaba que era “posible prever y explicar el resultado de los procesos evolutivos atendiendo solamente al papel jugado por la selección” (cf. Shanahan, 2004, p. 109).

La selección natural había sido llamada para superar la dificultad planteada por las adecuaciones funcionales de las estructuras orgánicas. Si se reconocía que algunas estructuras no tenían función, y que eran inútiles, se podía muy bien aceptar otras explicaciones para ellas. Darwin (1859, p. 6, 206) nunca abandonó cierto pluralismo con respecto a los factores evolutivos (cf. Kellogg, 1907, p. 374; Gould, 2002, p. 254; Ginobili & Blanco, 2007, p. 45). Eso le ahorró la dificultad de tener que defender el adaptacionismo estricto que se derivaría del hecho de sostener a la selección natural como motor exclusivo de los cambios evolutivos. La única limitación a este respecto era que esas *hipótesis complementarias* no fuesen incompatibles con la *tesis de la filiación común*, que era el punto innegociable de la argumentación darwiniana, ni tampoco postulasen mecanismos capaces de anular o limitar la selección natural al punto de tornar inexplicables las adecuaciones de función y estructura exhibidas por los seres vivos. Pero, por esta última razón, Darwin tenía que defender, aunque sea parcialmente, cierto adaptacionismo no demasiado mitigado. No hacerlo sería lo mismo que restarle todo poder explicativo a la selección natural.

En mayor o menor grado, no hay como escapar de eso, la *teoría de la selección natural* conduce a una visión utilitaria de las estructuras orgánicas y, por eso, para sostener dicha teoría, esa visión tenía que ser corroborada, aunque sea parcialmente. Si los ejemplos de estructuras o rasgos aparentemente inútiles se multiplicasen, y no pudiesen ser contrabalanceados con ejemplos de rasgos ventajosos, la tesis darwiniana perdería fuerza; y de hecho, en los años inmediatamente posteriores a 1859, no faltaron algunas, pocas, investigaciones tendientes a inclinar la balanza a favor de Darwin. Pero,

por ahora, prefiero dejar ese tema momentáneamente de lado y volver a subrayar que, en la primera edición de *Sobre el origen de las especies*, esa visión utilitaria fue tratada como una dificultad a ser superada y que esa misma cuestión retornó en el capítulo séptimo sobre “Objeciones misceláneas a la teoría de la selección natural” que Darwin (1998 [1872], p. 266) redactó para la sexta edición de *Sobre el origen de las especies* (cf. Darwin, 1959, p. 226-7).

Y eso me parece importante de ser subrayado, porque, si la *maravillosa adaptación* de los seres vivos a sus condiciones de vida, y el carácter adaptativo de la mayor parte de los perfiles orgánicos, hubiesen sido hechos ya reconocidos y para los cuales la *teoría de la selección natural* sólo habría procurado dar una explicación no-teológica, esas objeciones, formuladas por naturalistas como Broca, Broon y Nägeli, nunca hubiesen sido levantadas y tampoco hubiesen persistido, durante décadas, como uno de los más comunes argumentos en contra de la *teoría de la selección natural* (cf. Kellogg, 1907, p. 38 ss.). El adaptacionismo, insisto, era una consecuencia, y no un punto de partida, de la teoría. Una consecuencia que, por no ser muy fácil de aceptar y de confirmar, podía transformarse en una dificultad y dar lugar a objeciones difíciles de responder. Creo, por eso, que cuando Darwin (1859, p. 3) retoma el ejemplo de Paley (1809, p. 250) y nos invita a mirar hacia los detalles de estructura del pájaro carpintero, lo hacía no tanto para mostrar el objetivo explanatorio fundamental de su teoría, sino que más bien lo hacía para señalarnos un conjunto de hechos, mayormente desconsiderados por la historia natural anterior, en los cuales su teoría encontraba una confirmación crucial.

5 EL ADAPTACIONISMO COMO PROGRAMA

El pájaro carpintero, “con sus patas, cola, pico y lengua, tan admirablemente adaptado a capturar insectos bajo la corteza de los árboles” (Darwin, 1859, p. 3), era, en efecto, todo un teorema de la visión adaptacionista de las formas orgánicas que surgiría como corolario de la teoría del origen de las especies que sería presentada en *Sobre el origen de las especies*. Pero una golondrina no hace verano, ni un pájaro basta para consolidar el adaptacionismo y así corroborar la *teoría de la selección natural*. Para ello, era necesario ofrecer más, y más contundentes, evidencias. Eso es lo que Darwin hace en lo que puede considerarse como la verdadera obra fundacional del *programa adaptacionista*, o sea, “Los varios dispositivos por los cuales las orquídeas son fertilizadas por insectos” (Darwin, 1877), cuya primera edición apareció ya en 1862.

Darwin analiza ahí las conformaciones florales de distintas especies de orquídeas considerándolas como recursos adaptativos vinculados con la fertilización (cf.

Ghiselin, 1983, p. 151 ss.; Glick & Kohn, 1996, p. 278 ss.); y, de ese modo, despliega lo que, siguiendo a Jean Gayon (1992, p. 186), podríamos caracterizar como una *estrategia de corroboración indirecta de la teoría de la selección natural*. Una estrategia que sería complementada, en 1876 y 1877 (cf. Darwin, 1878a, 1878b). Pero aquí, la expresión *corroboración de la teoría de la selección natural* debe tomarse en el sentido preciso y restringido de confirmación de la visión *utilitarista o adaptacionista* que de ella se deriva, y es por eso que digo que *Los varios dispositivos* (Darwin, 1877) puede ser considerada como la obra fundacional del *programa adaptacionista*. Allí el problema de la filiación común, sin estar ausente, queda en un segundo plano y todo el esfuerzo argumental apunta a poner en evidencia el carácter adaptativo de las más caprichosas conformaciones florales.

Allí, en efecto, los mismos detalles morfológicos que quizá un botánico cuvieriano hubiese considerado como menudencias de escaso o nulo valor funcional (cf. Cuvier, 1805, p. 58; Caponi, 2008a, p. 53), y tan carentes de cualquier importancia en la *economía orgánica* de esos seres como lo eran para Thomas Huxley (1898 [1856], p. 311), antes de Darwin, la coloración llamativa de algunas aves y mariposas, son presentadas como *contrivances*, artilugios o artimañas, para facilitar una operación fundamental como lo es la fertilización (cf. Darwin, 1877, p. 284). Caso a caso, Darwin se esfuerza en mostrar que cada conformación particular, lejos de ser un capricho de la naturaleza o un efecto secundario de la intervención de otros factores, obedece a la economía de vida particular que cada especie o variedad de planta debe enfrentar. Eso le permite concluir que el estudiar “el uso de cada insignificante detalle de estructura está lejos de ser una búsqueda infecunda para aquellos que creen en la selección natural” (Darwin, 1877, p. 286).

Por el contrario, para quienes creen en la eficacia de esa fuerza, cada pequeña conformación puede ser una marca dejada por las contingencias pasadas o presentes de la *lucha por la existencia* y, por eso, dichas marcas pueden servir tanto para revelar-nos secretos de la historia evolutiva de cada especie, como para darnos a conocer su economía actual de vida, lo que hoy llamaríamos *su ecología*. Pero esos secretos, Darwin (1877, p. 286) lo sabe, no se revelan fácilmente. Para conocerlos, hay que hacer lo que los naturalistas hasta ese momento en general no habían hecho, o sea, analizar puntualmente las condiciones de vida de cada ser vivo, incluyendo ahí sus relaciones con el entorno físico y, sobre todo, sus relaciones con “los otros seres orgánicos con los cuales [él] entra en competición por comida o residencia, o de los cuales tiene que escapar o a los cuales tiene que apresar” (Darwin, 1859, p. 77). Y, en el caso de las plantas, a la lista de esas complejas relaciones bióticas, se podría agregar la de aquellos seres que algunas plantas precisan para ser fertilizadas (Darwin, 1859, p. 73).

Así, focalizándose en un grupo particular de seres vivos, Darwin (1877, p. 286) exhibe el poder heurístico de su teoría y también le responde tácitamente a aquellos críticos que veían una dificultad en la concepción utilitarista de los perfiles orgánicos que se desprendía de la *teoría de la selección natural*. Darwin, en efecto, muestra en esos trabajos lo difícil que era emitir un juicio bien fundado sobre el valor adaptativo de muchos detalles de estructura y, al mismo tiempo, apunta hechos que ayudan a sopesar, y a reconocer, la fuerza y el carácter minucioso de la selección natural. Por eso, y contradiciendo la interpretación que Ghiselin (1983, p. 157) propone de esa carta a Asa Gray en la cual Darwin (1903 [1862], p. 202) afirma que “nadie más se ha dado cuenta de que el objetivo principal de mi libro sobre las orquídeas ha sido lo que se llama un movimiento de flanco sobre el enemigo”, creo que no hay razón para pensar que el objetivo de semejante trabajo haya sido *satirizar* la teología natural (cf. Lennox, 1993; Drouin, 2009; Hoquet, 2010). Me parece, en todo caso, que los enemigos que Darwin está queriendo *flanquear* son precisamente los críticos de la visión utilitarista de los perfiles orgánicos; y es en favor de esa misma visión que, en las últimas páginas de ese libro, él escribe este breve *manifiesto adaptacionista*:

aunque un órgano pueda no estar originalmente formado para un propósito especial, si ahora él sirve para ese fin, estamos justificados en decir que el mismo está especialmente adaptado para ello. En base al mismo principio, si un hombre fuese a construir una máquina para un cierto propósito, pero usando para eso ruedas, resortes y poleas viejas, sólo un poco modificadas, toda la máquina, con todas sus partes, podría ser descripta como estando especialmente armada para su propósito presente. Así, en la naturaleza toda, casi todas las partes de cada ser vivo hayan probablemente servido, con una forma ligeramente modificada, para propósitos diversos, y hayan actuado en la máquina viviente de muchas, y muy antiguas, formas diferentes (Darwin, 1877, p. 283-4).

Cabría afirmar, además, que el desarrollo de la idea de *selección sexual* que Darwin (2004 [1879], p. 241 ss.) presenta en *La filiación del hombre*, cuya primera edición data de 1871, también constituye un aporte a la edificación del *programa adaptacionista*. Por intermedio de esa complementación de la *teoría de la selección natural*, caracteres y detalles que sin duda alguna también hubiesen podido ser considerados de nula o escasa utilidad, o incluso desventajosos, pasan a ser vistos como muy importantes en la *economía orgánica* de sus portadores. Para un adaptacionista, en realidad, resolver el enigma de la cola del pavo real es mucho más importante y urgente que resolver el enigma del ojo, pues éste, a primera vista, tiene mucho más que hacer en el austero mundo darwiniano que aquél dispendioso y engorroso ornamento. Y, en este

sentido, las diferencias que sobre este punto surgieron entre Darwin y Wallace (cf. Wallace, 1889, p. 285 ss.) pueden ser consideradas como una primera polémica al interior del *programa adaptacionista*. Lo que ahí estaba en juego era la correcta identificación de la presión selectiva que, directa o indirectamente, podía ser considerada como explicación válida de determinados rasgos o comportamientos (cf. Cronin, 1991, p. 123 ss.).

Pero, más allá de esta última cuestión, lo cierto es que, en 1862, Darwin ya no estaba sólo en su defensa del adaptacionismo. Las observaciones sobre *mimetismo* que Henry Bates (1862) publicaría en ese mismo año traían a luz una serie de intrincados fenómenos que Darwin no había considerado en *Sobre el origen de las especies* y que, sin embargo, funcionaban como poderosas corroboraciones de ese corolario de la *teoría de la selección natural* (cf. Darwin, 1892 [1862], p. 266; Gayon, 1992, p. 190). Esas observaciones, como el propio Bates (1862, p. 513) lo pretendía y Darwin (1977 [1863], p. 91) lo refrendó, pusieron ante los ojos de los naturalistas hechos que no parecían tener una mejor explicación que la selección natural (cf. Ruse, 1983, p. 261); y lo mismo puede decirse de las observaciones sobre el mismo tópico que, diecisiete años más tarde, serían dadas a conocer por Fritz Müller (1879), no desde el valle del Amazonas, pero sí desde el más austral valle del Itajaí (cf. Gayon, 1992, p. 199; West, 2003, p. 221).⁵

En la primera edición de *Sobre el origen de las especies*, es cierto, ya se aludía a la posibilidad de explicar adaptativamente ciertas coloraciones considerándolas como camuflajes, pero los ejemplos que Darwin (1859, p. 84) llega a citar no tienen demasiado valor demostrativo. El color verde de los insectos que comen hojas y las motas grises de aquellos que comen cortezas podían ser explicados, justamente, por el color de esas sustancias que los nutren; y la coloración blanca de un animal que habita en zonas nevadas podía entenderse como un efecto directo del clima o de la luminosidad. Así por lo menos lo consideraban los naturalistas anteriores a Darwin (cf. Buffon, 1749, p. 528; Cuvier, 1992 [1812], p. 113);⁶ y, según el otro Bates, Marston Bates (1950,

⁵ Fritz Müller fue un darwinista cabal, integral. *Für Darwin* (Müller, 1864), su primer aporte a la *biología evolucionaria*, fue una temprana contribución al desarrollo del *programa filogenético* (cf. Bowler, 1996, p. 106 ss.). Pero Müller también contribuyó al desarrollo del *programa adaptacionista*, no sólo con sus observaciones sobre mimetismo, sino también con otros estudios, como aquellos sobre la función, en el cortejo y en la defensa, de las escamas olorosas de ciertas mariposas (cf. West, 2003, p. 218 ss.). Müller (1864, p. 26) comprendió rápidamente que “una de las realizaciones más importantes de la teoría de Darwin” era “el haber despojado de sus exageraciones místicas a las consideraciones utilitarias, *innegables en la ciencia de la vida*” (el subrayado es mío) y, por eso, no tubo empacho en formularlas.

⁶ De hecho, las teorías que Wallace (1871a, p. 48) enumera como siendo posibles alternativas a la explicación darwiniana de las coloraciones protectivas son dos: una es la teológica y la otra es justamente aquella que apelaba a “la acción directa del clima, del suelo o de la comida” y esta última es la única hipótesis que Darwin (1977 [1863], p. 90) considera como una posible alternativa a la explicación propuesta por Bates. Un ejemplo de esa explicación teológica de la coloración protectora lo encontramos en la ya citada carta 21 de la *Introducción a la entomología* de

p. 209), esa sería más o menos la explicación que, todavía a mediados del siglo xx, podría dar de una coloración críptica un biólogo de laboratorio sólo familiarizado con las regiones templadas de la Tierra. Un biólogo de esa condición, dice en efecto Marston Bates, sin negar la protección que el color verde le brinda a las orugas, podría intentar explicar esa coloración por el hecho de que ellas ingieren grandes cantidades de clorofila que se acumularían en su epidermis.

En cambio, los ejemplos de mimetismo registrados por Henry Bates y Fritz Müller, no se prestaban, por lo menos no lo hacían tan fácilmente, a ser explicados por la acción directa de factores como la dieta, el clima o la luminosidad. Una mariposa, cuya ingestión sería *agradable* para un pájaro, pero cuya coloración imita la (por lo general compleja) *coloración de advertencia* de una mariposa de otro género cuya ingestión resultaría desagradable para ese mismo pájaro, no parece algo fácil de explicar por el efecto directo de factores como el clima o la alimentación. Sobre todo cuando en esa misma región, habitan otras mariposas que, comiendo más o menos lo mismo que la mariposa mimética y su modelo, y estando emparentadas con una u otra, no presentan nada semejante a esa coloración. Es cierto que tal vez esa supuesta *coloración de advertencia* podría ser explicada aduciendo que ella es el efecto directo de la presencia en los tejidos de la mariposa-modelo de las sustancias que la hacen tóxica. Pero, aun así, la coloración, sorprendentemente conveniente para ella, de la *especie mimética*, permanecería como una coincidencia inexplicada.

Allí, salvo el recurso a una deidad taimada y traviesa, no parecía haber una mejor explicación disponible que aquella que ahora era ofrecida por la recientemente propuesta *teoría de la selección natural*. Con todo, además de corroborar el poder explicativo de la *teoría de la selección natural*, esos hechos refrendaban las presunciones adaptacionistas que se derivaban de esa teoría. Una coloración llamativa, que a primera vista podría ser considerada como un detalle inútil, sin mayor significado biológico y carente de toda utilidad, de pronto se mostraba como un recurso valioso en la *lucha por la existencia* y, finalmente, no parecía haber otra alternativa que considerarla como una adaptación. Por eso, los estudios sobre coloraciones protectivas de todo tipo, acabaron siendo el frente más importante en el que se desarrolló el *programa adaptacionista* (cf. Bowler, 1985, p. 38, 1998, p. 259; Caro *et al.*, 2008a, 2008b); y no es por acaso que

Kirby y Spence (1858, p. 404). Como ya lo referí en la nota 2, esa sección del libro de Kirby y Spence, dedicada a los *recursos por medio de los cuales los insectos se defienden*, constituye uno de los pocos textos de la teología natural en los que se anticipa algo del interés por la correlación entre formas orgánicas y exigencias del medio biótico que después sería destacada por el darwinismo. También encontramos algo de eso en las brevísimas referencias que esos autores hacen a la posible utilidad protectora de los destellos de las luciérnagas (cf. Kirby & Spence, 1858, p. 514; Hudson, 1984 [1892], p. 119). Mientras tanto, un ejemplo de las tentativas de relacionar color con factores físicos como la intensidad de la luz, lo podemos encontrar en *Viajes por la América meridional* de Felix de Azara (1998 [1809], p. 167).

Alfred Russel Wallace (1889) le haya dedicado a ese tema tres de los quince capítulos de su libro *Darwinism*. Pero ya nos ocuparemos de Wallace un poco más adelante; ahora creo más oportuno analizar brevemente la formulación del *programa adaptacionista* propuesta por Karl Semper (1881).

6 KARL SEMPER Y UNA PRIMERA FORMULACIÓN DEL PROGRAMA ADAPTACIONISTA

Por el hecho de haber esbozado una teoría sobre la pirámide ecológica comúnmente conocida como *pirámide de Elton*, Semper (cf. 1881, p. 52) es considerado como uno de los precursores de la ecología moderna (cf. Acot, 1988, p. 115; Bowler, 1998, p. 268). Pero también se lo recuerda por sus tesis sobre la genealogía de los vertebrados, que, contrariamente a la mayor parte de sus contemporáneos, Semper (1881, p. 3) remontaba a los anélidos y no a los artrópodos (cf. Russell, 1916, p. 279; Bowler, 1996, p. 159). Aquí, sin embargo, me limitaré a considerar su propuesta de una *fisiología de los organismos*, una idea que sería retomada por Wallace (1889, p. vi) en su propio delineamiento del *programa adaptacionista* y cuya formulación recuerda las consideraciones de Haeckel sobre ese capítulo *subdesarrollado* de la fisiología que él, Haeckel, había propuesto que fuese llamado *ecología* (cf. Cooper, 2003, p. 31).

Dando por sentado que las investigaciones filogenéticas ya conformaban una empresa consolidada y bien encaminada dentro de los marcos de referencia establecidos por Darwin (cf. Semper, 1881, p. 1-2, 25-6), Semper (1881, p. 3) apunta la necesidad de estudiar los mecanismos que presidían los procesos filogenéticos, y es con ese objetivo que el propone centrarse en los modos en que las *condiciones externas de existencia* afectan las formas de los seres vivos en general. Es ahí, “en cada influencia, aunque sea insignificante y difícil de detectar, que pueda afectar la aptitud para sobrevivir de una especie”, que Semper (1881, p. 34) ve la clave última para explicar la morfología de los animales. Esas influencias, que incluyen tanto factores bióticos como abióticos (Semper, 1881, p. 35), se transmiten, claro, hereditariamente; y es por eso que la forma de cualquier animal actual depende de la forma de sus ancestros. Pero reconocer eso, lógicamente, no implica negar que fueran esas *condiciones de existencia* las que pautaron las sucesivas modificaciones de esa forma ancestral (cf. Semper, 1881, p. 16-7).

En cierto sentido, Semper no está haciendo más que repetir, en otros términos, aquello que Darwin decía en *Sobre el origen de las especies*.

Es generalmente reconocido que todos los seres orgánicos se han formado en virtud de dos grandes leyes – *unidad de tipo* y *condiciones de existencia*. Por unidad de tipo se entiende la semejanza general de estructura que vemos en los seres

orgánicos de la misma clase, y que es mayormente independiente de sus hábitos de vida. En mi teoría, la unidad de tipo se explica por unidad de filiación. La expresión condiciones de existencia (...) es plenamente abarcada por el principio de selección natural. Porque la selección natural actúa, o bien adaptando las partes variantes de cada ser a sus condiciones orgánicas e inorgánicas de vida, o bien habiéndolas adaptado durante periodos de tiempo anteriores (...). Por lo tanto, en la medida en que ella incluye a la unidad de tipo por mediación de la herencia a las adaptaciones anteriores, la ley de las condiciones de existencia es, de hecho, la ley superior (Darwin, 1859, p. 206).⁷

Pero, como lo haría Cain en 1964, Semper está proponiendo que esa tesis sea efectiva y sistemáticamente aplicada en la explicación de los fenómenos evolutivos. Para Semper (1881, p. 17), como para Cain (1989 [1964], p. 4), en su origen toda estructura se constituyó como adaptación; y es ese mismo carácter adaptativo el que la preserva, aun modificada, en todos sus descendientes. Según Semper (1881, p. 17), en efecto, la adopción coherente y rigurosa de la perspectiva darwiniana llevaba a tener que reconocer que “todas las peculiaridades estructurales de los animales son verdaderos órganos que deben cumplir alguna función” (cf. Wallace, 1889, p. 137, nota 2). Eran los requerimientos derivados de esas funciones los que explicaban la historia, la evolución, de dichas estructuras. Lo que oscurecía ese hecho, sin embargo, e impedía aceptar ese corolario de la teoría darwiniana que serviría como base de una teoría explicativa y no meramente reconstructiva de la evolución, era la limitación de nuestro conocimiento *fisiológico*. Éste, decía Semper (1881, p. 34), se limitaba a una fisiología de los órganos centrada en el estudio de las relaciones que los órganos guardan entre sí al interior de cada organismo individual, y era necesario más que eso.

Para entender cómo las formas vivas evolucionan en virtud de sus *condiciones de existencia*, era necesaria, decía Semper, una *fisiología universal*, una *fisiología de los organismos*, que investigase “las relaciones recíprocas que ajustan el balance entre la existencia de cualquier especie y las condiciones naturales, externas, de su existencia, en el sentido más amplio del término” (1881, p. 33). Dicha ciencia comprendería así “todas esas leyes que nos son dadas a conocer por la investigación de las relaciones que las múltiples especies guardan entre sí y con esas condiciones de vida que mantienen, destruyen, o modifican sus existencias como especies”; y es para mostrar cómo esas

⁷ Lo que Darwin está diciendo ahí es que la forma de los seres vivos responde siempre y, en última instancia, a la selección natural. Él no está diciendo que la explicación de la adaptación de los seres vivos a lo que él entiende por *condiciones de existencia* sea un problema más importante que el planteado por el origen de las especies. Sobre la diferencia entre el concepto darwiniano y el concepto cuvieriano de *condiciones de existencia* (cf. Russell, 1916, p. 239; Caponi, 2008a, p. 43).

condiciones pueden afectar la morfología animal que Semper consagra los demás capítulos de la obra. Esos análisis, sin embargo, presentan una limitación que, considerada desde un punto de vista darwiniano, es bastante significativa.

Semper distingue dos tipos de influencias externas sobre la morfología animal: “(a) aquellas que pertenecen a la naturaleza inorgánica o inanimada y (b) aquellas que se deben a organismos vivos y sobre todo a los animales vivos de otras especies” (1881, p. 39), pero, de hecho, le da mayor peso al estudio de las primeras. De las más de cuatrocientas páginas de *Vida animal*, sólo las últimas setenta son destinadas a los factores bióticos. El resto se consagra al estudio de la influencia que factores como la luz, la temperatura, el agua, la atmósfera, la electricidad y la gravitación tendrían sobre la forma animal. El estudio de las relaciones de antagonismo y mutua dependencia entre los seres vivos, que Darwin (cf. 1859, p. 77) había puesto en destaque como un aspecto central para entender los perfiles de lo viviente (cf. Caponi, 2006a, p. 29-30), queda así en segundo plano, e incluso se nota en las reticencias que, en Semper (1881, p. 404-5), despiertan las observaciones sobre mimetismo.

Darwin, como señaló Canguilhem (1965, p. 137), nos condujo a aceptar que “la relación biológica fundamental es la relación entre el viviente y otros vivientes”, y que ésta “supera a la relación entre el viviente y el medio, concebido como conjunto de fuerzas físicas”. Para Darwin, en efecto, “lo esencial no es casi nunca el medio físico, ni siquiera el medio alimentario”, para él, lo esencial es “la vecindad de competidores y agresores” (Canguilhem *et al.*, 1962, p. 31). Pero en ese punto Semper parecía todavía un poco aferrado a lo que era característico de la historia natural anterior a 1859 (cf. Canguilhem, 1965, p. 131 ss.; Caponi, 2006a, p. 26 ss.). Ese elemento pre-darwiniano de su pensamiento se patentiza en el lugar destacado que él (Semper, 1881, p. 37) le concede a eso que llama las *influencias transformantes* del ambiente y que opone a las, no descartadas, *influencias selectivas*.

Semper (1881, p. 37), evidentemente, aceptaba la transmisión hereditaria de las modificaciones producidas por los efectos directos de la alimentación, la respiración, la luminosidad y otros factores físicos, entre los que se incluyen el contacto corporal directo con otros organismos (cf. Semper, 1881, p. 332; Wallace, 1889, p. 427; Bowler, 1985, p. 80), que es lo que él llamaba *influencias transformantes*. Pero eso, en sí mismo, no tiene nada de sorprendente; después de todo, Darwin (1859, p. 132) y muchos darwinistas del siglo XIX también aceptaban esos factores de modificación. Haeckel (1947 [1868], p. 172), por ejemplo, de forma decidida (cf. Bowler, 1985, p. 85) y Wallace (1889, p. 443), sin ir más lejos, no los descartaba totalmente. El problema de Semper estaba en el hecho de que sus tesis ignoraban uno de los argumentos más fuertes que Darwin presentó a favor de su *teoría de la selección natural*, a saber, lo difícil, o lo imposible, que era explicar cómo esas influencias, aun aceptadas, podían producir modifi-

caciones funcionales y, sobre todo, modificaciones capaces de incrementar el desempeño funcional de un órgano (cf. Darwin, 1859, p. 3, 132; Wallace, 1889, p. 418, 443; Kellogg, 1907, p. 273).

Así, no integrando esa importante lección darwiniana, las tesis de Semper estaban condenadas a no ser muy bien consideradas por aquellos naturalistas que, justamente por sus firmes compromisos darwinianos, podían empeñarse en el desarrollo del *programa adaptacionista*. Si este programa necesitaba de una formulación general y precisa, que integrase los resultados de Darwin, de Bates y de Fritz Müller en un marco de referencia mayor y los mostrase como los primeros pasos de una empresa que *sólo estaba comenzando*, era necesario algo que fuese más coherente con las tesis fundamentales de Darwin. Ese fue un logro que le cupo a Alfred Russel Wallace. Aunque los objetivos de su obra *Darwinismo* (Wallace, 1889) son más amplios que la mera presentación del *programa adaptacionista*, creo que ella es la primera obra en que dicho programa aparece delineado de una forma clara y totalmente coherente con los supuestos fundamentales de la *teoría de la selección natural*.

7 WALLACE Y LA FORMULACIÓN CANÓNICA DEL PROGRAMA ADAPTACIONISTA

Pero, cuando digo esto, no me refiero al rechazo de la transmisión de los caracteres adquiridos. Wallace, al final de cuentas y como ya dije, no estaba totalmente convencido sobre ese punto y, aunque miraba con simpatía a las tesis de Weismann, no llegó a comprometerse explícitamente con ellas, ni tampoco llegó a suponer que la *teoría de la selección natural* precisase de su confirmación para verse legitimada (cf. Wallace, 1889, p. 444). Cuando digo que *Darwinismo* es la primera obra en donde el *programa adaptacionista* aparece claramente delineado sobre bases estrictamente darwinistas, me refiero, simultáneamente, a la aceptación clara de que sólo la selección natural podía ser responsable de los cambios adaptativos, y a la afirmación explícita de que el corolario utilitarista de esa teoría no era una verdadera dificultad sino la apertura para un ancho e iluminador dominio de investigación. Esa, y no un dudoso co-descubrimiento de la *teoría de la selección natural* (cf. Bowler, 2001; Bock, 2009; Caponi, 2009b), fue, en realidad, la gran contribución conceptual de Wallace a la *biología evolucionaria*.

Wallace, de todos modos, no esperó a formular esa lectura del *corolario adaptacionista* hasta la publicación de *Darwinismo* en 1889. Ya en 1867, cuando ocurre la primera publicación de su artículo “Mimicry and other protective resemblances among animals”, Wallace (1871a, p. 47) introduce y fundamenta sus consideraciones sobre ese asunto formulando lo que él llama *principio de utilidad*; y vuelve sobre el mismo asunto un año más tarde cuando publica “A theory of birds nests” (1871b, p. 263), es-

crito que, al igual que el artículo anterior, también sería re-editado en *Contributions to the theory of natural selection* de 1871.⁸ Pero es en el primero de estos dos trabajos que Wallace explicita lo que él entiende por ese principio y afirma que el mismo es

una deducción necesaria de la teoría de la selección natural”, y no un supuesto de ella, que nos lleva a considerar que “ningún hecho específico de la naturaleza orgánica, ningún órgano especial, ninguna forma característica o remarcable, ninguna peculiaridad en los instintos o hábitos, ninguna relación entre especies o entre grupos de especies, puede existir sino es, o no ha sido alguna vez, útil para los individuos o las razas que lo poseen (Wallace, 1871a, p. 47).

Este principio, dice incluso Wallace (1871a, p. 47), opera como “una clave que podemos seguir en el estudio de inúmeros fenómenos recónditos y que nos conduce a procurar un significado y un propósito para muchos caracteres definidos”, llamándonos la atención sobre “minucias que de otro modo casi seguramente pasaríamos por alto considerándolas como insignificantes o como carentes de importancia” (cf. Shanahan, 2004, p. 108). Esto nos indica que, además de considerarlo como un corolario y no como un punto de partida de la *teoría de la selección natural*, Wallace también entendía ese *principio de utilidad* como una regla heurística que conducía a una búsqueda empírica del valor o de la utilidad de estructuras orgánicas que, en una primera aproximación, podrían parecer como desprovistas de todo valor adaptativo.

Así, aun contrariando la, a primera vista, evidente inutilidad de muchas estructuras orgánicas, por la mediación de ese corolario suyo que es el *principio de utilidad*, la *teoría de la selección natural*, apunta Wallace, nos compromete en indagaciones empíricas que, por lo general, no encontramos en las reflexiones de la teología natural. Dichas reflexiones, en todo caso, partían de utilidades manifiestas, como las del ojo o el pico del pájaro carpintero, y las usaban como evidencias de diseño. El naturalista darwiniano, en cambio, debe sospechar esa utilidad aun donde ella no se muestra inmediatamente, y debe intentar individualizarla considerándola como un recurso que sirve, o sirvió, para obtener alguna mínima ventaja en la lucha por la existencia. En el mundo cruel y despiadado de la *teoría de la selección natural*, las cosas no pueden ser como son por que sí, por un mero accidente. Allí, toda particularidad, toda diferencia, debe implicar, o debe haber implicado, algún lucro, o, en todo caso, ella debe resultar de alguna necesidad estructural ineludible, o debe ser el efecto colateral de algo que ya implicaba algún lucro (cf. Caponi, 2008a, p. 57).

⁸ Ambos textos también reaparecieron en Wallace (1891).

Y es a eso que Wallace se refiere en *Darwinismo* cuando escribe que “el dictamen de *inutilidad*, en el caso de cualquier órgano o peculiaridad que no sea un rudimento o una correlación, no es, y nunca podrá ser, la descripción de un hecho, sino la mera expresión de nuestra ignorancia sobre su propósito u origen” (1889, p. 137).⁹ Así, sin comprometerse con un *adaptacionismo empírico* extremo, porque de hecho él, al igual que Darwin, tampoco descarta la intervención de otros factores determinantes de las formas orgánicas, Wallace defiende explícitamente lo que Resnik (cf. 1997) llamaría de *heurística adaptacionista*. Pero yo creo que él, implícitamente, proponía algo más fuerte, algo más próximo de lo que Godfrey-Smith (2001, p. 337) llamó *adaptacionismo metodológico*. Para Wallace, podríamos tal vez decir, la noción de adaptación “sería un buen *concepto organizador* para la investigación evolucionaria” en general, lo que, me parece, se patentiza en la propia estructura de *Darwinismo*.¹⁰

Wallace presenta esta obra con un prefacio que parece anunciar las inminentes y *oprobiosas* décadas de *eclipse del darwinismo* (cf. Huxley, 1965 [1943], p. 22; Bowler, 1985, p. 13), de las cuales Kellogg (1907) daría su *valiente testimonio*, su *j'accuse*, en *Darwinism to-day* (cf. Largent, 2009). Eso explicaría su énfasis en la selección natural, que nunca había sido del todo reconocida como mecanismo evolutivo, y que parecía cada vez más sitiada por una pléyade murmurante de hipótesis explicativas alternativas. En ese contexto, insistir demasiado sobre la evidencia de la evolución en general y sobre las evidencias de la filiación común en particular podría parecer ocioso; al final de cuentas, ambas ideas habían sido ampliamente aceptadas y ya orientaban todo un próspero programa de investigaciones. Pero, sin desmentir esa lectura, creo que también se puede proponer otra que la complementaría. Según la misma, *Darwinismo* no sería sólo el desarrollo de un argumento mayormente defensivo, sino que también sería un escrito programático. En él, análogamente a como Darwin habría llamado a la reconstrucción del *árbol de la vida* en *Sobre el origen de las especies*, Wallace estaría llamando al desarrollo del *programa adaptacionista*.

⁹ Compárese esa afirmación de Wallace con la siguiente de Cain: “gradualmente se está reconociendo que si nosotros, personalmente, no podemos ver ningún significado adaptativo o funcional en algún rasgo, es más probable que eso se deba a nuestra ignorancia abismal que al hecho de que ese rasgo sea realmente no-adaptativo, selectivamente o sin función” (1889, p. 4). Lo significativo, sin embargo, no es la propia semejanza, sino más bien el hecho de que, todavía en 1965 pero también catorce años antes del célebre texto de Gould y Lewontin (1979) sobre los *spandrels*, haya sido necesario defender el *principio de utilidad*. Es obvio que, diferentemente del *programa filogenético*, el *programa adaptacionista* nunca dejó de ser cuestionado. No es correcto, por lo tanto, tratarlo como un dogma de la *biología evolucionaria*.

¹⁰ Es cierto, de todos modos, que el *adaptacionismo empírico* defendido por Wallace era menos mitigado que el defendido por Darwin. Aunque, como acabo de decir, Wallace no descartaba la intervención de otros factores distintos de la selección natural en la determinación de las formas orgánicas, su actitud en este punto era menos *negociadora* que la de Darwin (cf. Darwin, 2004 [1879], p. 81).

Los primeros capítulos de la obra, ciertamente, recuerdan a los primeros capítulos del libro de Darwin. Los temas tratados son la lucha por la existencia, la variabilidad de las especies domesticas y salvajes, la selección artificial y la selección natural. Y, del mismo modo en que *Sobre el origen de las especies* incluía un sexto capítulo sobre las “Dificultades de la teoría”, al cual en la sexta edición se le suma un séptimo respondiendo a “Objeciones misceláneas”, *Darwinismo* incluye un sexto capítulo sobre “Dificultades y objeciones”. En él, además, son inicialmente rediscutidas y respondidas las mismas dificultades y críticas que Darwin ya había examinado y respondido, y los argumentos de Wallace, en cierto sentido, son básicamente los mismos que los usados por Darwin. Con todo, y he ahí una diferencia que me parece crucial, a la hora de discutir el tópico anti-adaptacionista de las estructuras aparentemente inútiles o poco ventajosas, Wallace (1889, p. 131 ss.) no defiende la *teoría de la selección natural* invocando sólo la ausencia de conocimiento sobre el tema, sino que también lo hace invocando todo un nuevo y creciente repertorio de evidencias sobre el carácter adaptativo de estructuras antes consideradas de escaso o nulo valor biológico.

Wallace (1889, p. 133) menciona ahí los trabajos de Darwin sobre las estructuras florales y cita otros más recientes de naturalistas como Kerner, Allen y Lubbock, que los complementan ampliando la “extensión de la región de utilidad en el reino vegetal” (Wallace, 1889, p. 134). Pero esa región, dice también Wallace (1889, p. 134-5), tampoco dejó de ampliarse en el caso del reino animal y, en ese dominio, la mayor responsabilidad, conforme el propio Wallace lo apunta, le cupo a los estudios sobre coloraciones y señales en insectos y aves, sean ellas crípticas, de advertencia, de reconocimiento o miméticas. Con todo, otras observaciones sobre temas como las diferentes utilidades de la cola en los mamíferos (cf. Wallace, 1889, p. 136) o la función protectora de los cuernos del ciervo (cf. Wallace, 1889, p. 137), son también citadas como ilustraciones de todo lo que se puede aprender de los seres vivos, si los estudiamos asumiendo ese corolario de la *teoría de la selección natural* que es el *principio de utilidad*. Y esa es la idea que unifica los capítulos octavo, noveno, décimo y decimoprimeros de *Darwinismo*. Los tres primeros desarrollan el análisis de las coloraciones animales desde el punto de vista adaptacionista y el último hace otro tanto con las coloraciones vegetales (cf. Wallace, 1889, p. 187-337).

En esos capítulos, en efecto, Wallace despliega todo el arsenal de evidencias que pueden citarse a favor de la concepción utilitaria de las estructuras orgánicas. Ese arsenal, es cierto, no es ni demasiado grande ni demasiado variado, y ciertamente es mucho menor y definitivamente menos conspicuo que el arsenal de evidencias morfológicas, paleontológicas y biogeográficas que Darwin había desplegado en 1859 a favor de la *tesis de la filiación común*. Pero Wallace valoriza su módico tesoro adaptacionista mostrando que esas evidencias no eran hechos preestablecidos que simplemente con-

fluían para ser explicados por una nueva teoría. Ellos eran hechos que sólo habían sido descubiertos por la mediación de esa teoría, lo que hablaba en favor del poder explicativo de la misma. Es decir, los cuatro capítulos adaptacionistas de *Darwinismo* cumplen, en esa obra, un papel análogo al cumplido en *Sobre el origen de las especies* por los cuatro capítulos dedicados a la exposición de esa consiliencia de inducciones que corroboraría la filiación común: aludo al segundo capítulo sobre fósiles, a los dos sobre biogeografía y, sobre todo, al capítulo sobre clasificación, morfología y embriología (cf. Darwin, 1859, p. 312-458).¹¹

Pero, insisto, mientras Darwin consagra esa consiliencia de inducciones, hecha a partir de evidencias ya reconocidas por la historia natural anterior a 1859, a la cimentación de la tesis de la filiación común, Wallace consagra la suya, hecha a partir de evidencias obtenidas en los treinta años posteriores, a la cimentación de la interpretación adaptacionista de los rasgos orgánicos. En el caso de Darwin, por otra parte, esa argumentación sirvió también para mostrar cómo los análisis morfológicos, propios de la anatomía y la embriología comparadas, podían ser reinterpretados de forma tal que sirviesen a una reformulación de los objetivos cognitivos de dichos estudios y también de la sistemática de los estudios paleontológicos y biogeográficos. Asociando la unidad de tipo con la filiación común, Darwin indicó de qué forma todas esas disciplinas podían reorientarse hacia el trazado de filogenias, y esa fue la clave de lo que aquí llamé *programa filogenético*. Wallace, en cambio, se esforzó en mostrar de qué forma estudios como los realizados por Darwin sobre las estructuras florales, o como los realizados por Bates sobre el mimetismo, podían servir de modelos para eso que después se dio en llamar *programa adaptacionista*.

8 LA POSTERGACIÓN DEL PROGRAMA ADAPTACIONISTA

Puede decirse, por otra parte, que en esa comparación entre los modos en que fueron propuestos el *programa filogenético* y el *programa adaptacionista* ya está implícita la que creo es la mejor respuesta que se puede dar a la cuestión de por qué el primero de ellos se impuso y se consolidó rápidamente en los años posteriores a la publicación de *Sobre*

¹¹ Este último asunto, de todos modos, no deja de estar presente en el libro de Wallace. *Darwinismo* contiene un capítulo sobre biogeografía, el decimosegundo, y otro sobre paleontología, el decimotercero, ambos dedicados a mostrar como la tesis de la filiación común echaba luz sobre esos temas. Wallace, recordémoslo, había hecho importantes contribuciones a la biogeografía (cf. Wallace, 1876). Ellas, sin embargo, se insertaban en el marco del *programa filogenético* que el propio Darwin (cf. 1859, p. 406 ss.) había propuesto para esa disciplina (cf. Bowler, 1996, p. 371 ss., 1998, p. 257 ss.; Michaux, 2008, p. 177 ss.); y es sobre ese asunto que trata ese decimosegundo capítulo de *Darwinismo*.

el origen de las especies y el otro quedó relegado durante más de medio siglo. Al interpretar las homologías (Darwin, 1859, p. 450) y la existencia de órganos rudimentarios (Darwin, 1859, p. 454) como evidencia de filiación común, Darwin le dio un nuevo significado a lo que los naturalistas ya sabían hacer muy bien y hacían permanentemente, o sea, buscar afinidades morfológicas reales, jerarquizándolas en más o menos profundas o fundamentales, y descartando aquellas que sólo eran aparentes (cf. Russel, 1916, p. 246; Beer, 1997 [1971], p. 214; Mayr, 1992, p. 37; Bowler, 1996, p. 41; Amundson, 2005, p. 110; Caponi, 2009a, p. 420). Ahora sólo se trataba de usar esas discriminaciones para establecer filiaciones entre especies y géneros actuales o fósiles, y también entre las faunas y floras de los diferentes continentes.

Así, preservando sus métodos fundamentales, la morfología se orientaba hacia la filogenia (cf. Russell, 1916, p. 247) y arrastraba consigo a la sistemática, la paleontología y la biogeográfica en la misma dirección (cf. Bowler, 1996, p. 14). Pero, he ahí algo importante, la cooptación de esas disciplinas por parte de la biología evolucionaria ocurría sin exigir a los naturalistas habilidades muy diferentes que las que básicamente ya tenían. Y a eso precisamente se refería Florentino Ameghino (1915 [1884], p. 69) cuando, después de reconocer a Germán Burmeister y a Georges Cuvier (en este caso sin haber leído a Foucault) como precedentes del darwinismo, decía:

si Cuvier hubiera podido vivir treinta años más se habría fatigado al fin de aplicar sus leyes a la determinación de fósiles que venían siempre a llenar intermedios de la serie animal; habría concluido por preguntarse con insistencia el por qué de esas afinidades; sin duda habría descubierto el vínculo de parentesco por consanguinidad de todos los seres en las épocas pasadas, y el sabio, que dijo “dadme un hueso cualquiera del esqueleto y os daré el animal”, quizá hubiese repetido con igual atrevimiento: “dadme al acaso dos formas distintas de mamíferos y os restauraré los intermediarios (Foucault, 1994 [1970], p. 35).

El *programa adaptacionista*, en cambio, no tenía esa suerte. Él no podía apoyarse en esa continuidad de métodos que subsistía, no obstante la novedad de los objetivos cognitivos. Su desarrollo exigía destrezas inusuales y suponía el uso de métodos no canonizados, o sea, determinar el valor adaptativo de una estructura y, peor aun, intentar reconstruir las presiones selectivas que pudieron haber llevado a su conformación, exigía conocimientos, habilidades y técnicas de observación que los naturalistas de campo, como ya fue dicho aquí, no habían desarrollado. Ellos eran básicamente recolectores que trabajaban al servicio de los naturalistas de museo y sólo se ocupaban en acopiar datos y materiales que pudiesen ser analizados entre los muros de los edificios que abrigaban esas instituciones (cf. Caponi, 2008a, p. 130 ss.).

Y eso, como Wallace (1889, p. vi) lo apuntó en el prefacio de *Darwinismo*, no incluía las condiciones en que los seres vivos desarrollaban sus duras y, al mismo tiempo, frágiles existencias. Por eso, los conocimientos que hoy llamaríamos ecológicos eran escasos y no excedían algunas correlaciones generales entre factores físicos y formas orgánicas como las que Humboldt (1805) había señalado en su *Ensayo sobre la geografía de las plantas* (cf. Caponi, 2008b, p. 31).¹² Pero además de esa escasez de conocimientos positivos sobre ese asunto, tampoco existían métodos estandarizados para producirlos y legitimarlos. Quiénes se aventurasen en esas aguas, como Bates y Fritz Müller lo habían hecho, debían confiar en sus dotes personales para la observación y todavía arriesgarse a que los conocimientos de allí surgidos fuesen considerados como el endeble y cuestionable producto de registros ocasionales poco confiables (cf. Caponi, 2009a, p. 420).

Por otro lado, en la segunda mitad del siglo xix, el lugar privilegiado de la historia natural continuaba siendo el museo. Tanto Haeckel como Gegenbaur, pero también Florentino Ameghino, o cualquier otro de los tantos obreros del *programa filogenético* desparramados por el mundo, fueron tan naturalistas de museo cuanto lo había sido Cuvier; y, en ese orden de cosas, aunque los naturalistas de campo como Carlos Ameghino tuviesen un gran valor como recolectores, eran sus colegas de intramuros que continuaban detentando la autoridad. Estos últimos, claro, podían organizar y hasta presidir exploraciones, pero la verdad más fundamental sobre aquello que se recolectaba en el campo, todavía debía ser vista y dicha en el gabinete de anatomía comparada, y no en la selva o en el desierto. Y eso, además de conspirar contra la validación de las observaciones de naturalistas como Bates o Müller, también dejaba en una mala posición institucional a los estudios que el desarrollo del *programa adaptacionista* exigía. Incursionar en ellos, además de no ser sencillo y suponer demasiadas habilidades personales y no estandarizadas, resultaba en un reconocimiento profesional incierto y siempre menor al que podía obtenerse militando en el *programa filogenético*.

Por eso, para entender cómo fue que, finalmente y durante el siglo xx, el *programa adaptacionista* se consolidó no es suficiente con referirse al largo y controversial proceso de validación de la hipótesis de la selección natural que Jean Gayon (1992) examinó. Sin duda, la legitimación teórica de resultados como los que Peter Grant (1986) obtuvo sobre los pinzones de Darwin supone la previa aceptación de la eficacia de la selección natural, y eso sólo se logró en la década de 1940 con la articulación de la *síntesis neodarwiniana* (cf. Martínez, 1997, p. 143; Gayon, 1995, p. 130). Fue ahí, en efecto, cuando los modelos matemáticos de la *genética teórica de poblaciones* orientaron

¹² Otro ejemplo de esas correlaciones generales entre factores físicos y formas orgánicas se puede encontrar en Felix de Azara (1998 [1809], p. 87).

a la *genética experimental de poblaciones* en sus estudios en cajas de poblaciones (cf. Gayon, 1992, p. 377 ss.; Caponi, 2003b, p. 81 ss.), que la selección natural pudo ser finalmente reconocida como una *vera causa* en el sentido de Herschel (cf. 1846, p. 145). Y fue eso, en definitiva, lo que permitió que el *programa adaptacionista* conquistase su legitimidad conceptual. Pero la ciencia no sólo se hace de conceptos. Ella se hace también de datos considerados confiables y aceptables; y ahí, en lo que atañe a la formulación y a la contrastación de *narraciones adaptacionistas*, los estudios en *cajas de poblaciones* no tenían mucho a enseñar.

Para que resultados de un naturalista de campo como Peter Grant pudiesen ser considerados un conocimiento científico tan válido como la determinación de un fósil o la reconstrucción de una filogenia, tuvieron que ocurrir otras cosas. Una, sin duda, también tiene que ver con la historia de la genética de poblaciones; y está vinculada con las técnicas de observación desarrolladas por la genética de poblaciones naturales (cf. Gayon, 1992, p. 374). Pero creo que la parte más importante del proceso que llevó al total reconocimiento del estatuto científico del tipo de resultado presentado en una *narración adaptacionista* tiene que ver con la historia de la ecología. En los últimos años del siglo XIX, en el seno de esta disciplina, comenzó a delinearse una verdadera tradición de observaciones sobre las condiciones efectivas en la que los seres vivos desarrollan sus existencias (cf. Acot, 1988, p. 70 ss.; Bowler, 1998, p. 222 ss.; Cooper, 2003, p. 32 ss.); y es ahí, conjeturo, que esa forma de trabajo comenzó a institucionalizarse y a conquistar su debido reconocimiento como una forma más de investigación biológica. Pero también creo que la relación entre el *programa adaptacionista* y la ecología es más íntima aun.

Pienso, en efecto, que fue entre aquellos ecólogos que dejaron que sus trabajos sean iluminados y orientados por la *teoría de la selección natural* y, sobre todo, por la genética de poblaciones naturales, que ese programa fue consolidándose definitivamente (cf. Collins, 2000 [1986], p. 290 ss.). Gestado en las entrañas de la *biología evolucionaria*, el *programa adaptacionista* medró a la sombra del *programa filogenético* y sólo pudo desplegarse en el marco de ese otro espacio de saber que es la ecología (cf. Collins, 2000 [1986], p. 297). Pero no quiero decir que él se haya incorporado a esa disciplina. La ecología es y seguirá siendo una ciencia de causas próximas y el *programa adaptacionista* alude al dominio de las causas remotas (cf. Caponi, 2008c, p. 126 ss.).

Me parece mejor decir, en todo caso, que, al irrumpir en la ecología, el *programa adaptacionista* y la genética de poblaciones naturales fueron cimentando ese capítulo de los estudios evolutivos que hoy llamamos *ecología evolucionaria* (cf. Orians, 1962, p. 262; Collins, 2000 [1986], p. 294; Cooper, 2003, p. 277; Mayhew, 2006, p. 183). Así, de modo análogo a como el *programa filogenético* cooptó los métodos y los resultados de la anatomía comparada y los puso al servicio de la biología evolucionaria, el *programa*

adaptacionista hizo lo mismo con algunos métodos y resultados de la ecología. La diferencia está en que esta última disciplina, diferentemente de lo ocurrido con la anatomía comparada, siguió teniendo un desarrollo relativamente autónomo del desarrollo de la *biología evolucionaria*.⁹

Gustavo CAPONI

Professor Associado do Departamento de Filosofia,
Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil.
caponi@cfh.ufsc.br

ABSTRACT

Recognizing that the adaptationist program played a secondary role in the beginnings of evolutionary Biology, I examine the proper relationship between the adaptationist problematic and the theory of natural selection. Then, I offer reflections on how the profiles of the adaptationist program were delineated, and attempt to identify the reasons why it only became consolidated in the twenty century – much later than the phylogenetic program that, based on the idea of common descent and not on the acceptance of the idea of natural selection, effectively guided the first evolutionary studies.

KEYWORDS • Darwin. Semper. Wallace. Adaptationism. Adaptationist program.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACOT, P. *Histoire de l'écologie*. Paris: PUF, 1988.
- AGASSIZ, L. *Viagem ao Brasil (1865-1866)*. São Paulo: Companhia Editora Nacional, 1938 [1869].
- AMEGHINO, F. *Filogenia*. Buenos Aires: La Cultura Argentina, 1915 [1884].
- AMUNDSON, R. *The changing role of the embryo in evolutionary thought*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- AYALA, F. Teleological explanations in evolutionary biology. *Philosophy of Science*, 37, p. 1-15, 1970.
- _____. In William Paley's shadow: Darwin's explanation of design. *Ludus Vitalis*, 12, 21, p. 50-66, 2004.
- _____. En el centenario de Darwin. *Ludus Vitalis*, 17, 32, p. 1-16, 2009.
- _____. There is no place for *intelligent design* in the philosophy of biology: *intelligent design* is not science. In: AYALA, F. & ARP, R. (Ed.). *Contemporary debates in philosophy of biology*. Oxford: Wiley-Blackwell, 2010. p. 364-90.
- AYALA, F. & ARP, R. (Ed.). *Contemporary debates in philosophy of biology*. Oxford: Wiley-Blackwell, 2010.
- AYALA, F. & DOBZHANSKY, T. (Ed.). *Estudios sobre filosofía de la biología*. Barcelona: Ariel, 1983.
- AZARA, F. *Viajes por la América Meridional*. Buenos Aires: El Elefante Blanco, 1998 [1809]. t. 1.
- BARAHONA, A. et al. (Ed.). *Filosofía e historia de la biología*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, 2001.
- BARBOZA, M. et al. (Ed.). *150 años después: la vigencia de la teoría evolucionista de Charles Darwin*. Rosario: Universidad Nacional de Rosario, 2009.

- BARRET, P. (Ed.). *The collected papers of Charles Darwin*. Chicago: The University of Chicago Press, 1977 [1863]. v. 2.
- BATES, H. Contributions to an insect fauna of the amazon valley. *Transactions of the Linnean Society*, 23, p. 495-566, 1862.
- BATES, M. *The nature of natural history*. New York: Scribners, 1950.
- BELL, C. *The hand: its mechanism and vital endowments as evincing design*. London: W. Pickering, 1837. (The Bridgewater treatises iv).
- BEER, G. Homology: an unsolved problem. In: RIDLEY, M. (Ed.). *Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 1997 [1971]. p. 215-21.
- BLANCKAERT, C. Collecter, observer, classer. In: BLANCKAERT, C. et al. (Ed.). *Le Muséum au premier siècle de son histoire*. Paris: Editions du Muséum National d'Historie Naturelle, 1997. p. 159-62.
- BLANCKAERT, C. et al. (Ed.). *Le Muséum au premier siècle de son histoire*. Paris: Editions du Muséum National d'Historie Naturelle, 1997.
- BLANCO, D. La naturaleza de las adaptaciones en la teología natural británica: análisis historiográfico y consecuencias metateóricas. *Ludus Vitalis*, 16, 3, p. 3-26, 2008.
- BOCK, W. The Darwin-Wallace myth of 1858. *Proceeding of the Zoological Society*, 62, 1, p. 1-12, 2009.
- BOURGUET, M. Voyage et historie naturelle. In: BLANCKAERT, C. et al. (Ed.). *Le muséum au premier siècle de son histoire*. Paris: Editions du Muséum National d'Historie Naturelle, 1997. p. 163-96.
- BOWLER, P. *El eclipse del darwinismo: teorías evolucionistas anti-darwinistas en las décadas en torno a 1900*. Barcelona: Labor, 1985.
- _____. *Life's splendid drama: evolutionary biology and the reconstruction of life ancestry*. Chicago: The University of Chicago Press, 1996.
- _____. *Historia Fontana de las ciencias ambientales*. México: Fondo de Cultura Económica, 1998.
- _____. La salida al público. In: BARAHONA, A. et al. (Ed.). *Filosofía e historia de la biología*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, 2001. p. 219-36.
- BUFFON, G. *Histoire naturelle générale et particulière*. Paris: Imprimerie Royal, 1749. t. 3.
- BURKHARDT, F. (Ed.). *Charles Darwin's letters, a selection (1825-1859)*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996 [1859].
- BRZEZINSKI, M. et al. (Ed.). *Filosofia e história da biologia 1*. São Paulo: MackPesquisa, 2006.
- CAIN, A. The perfection of animals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 36, 3, p. 3-29, 1989 [1964].
- CAIN, J. & RUSE, M. *Descended from Darwin: insights into the history of evolutionary biology, 1900-1970*. Philadelphia: American Philosophical Society, 2009.
- CANGUILHEM, G. *La connaissance de la vie*. Paris: Vrin, 1965.
- CANGUILHEM, G. et al. *Du développement à l'évolution au XIX siècle*. Paris: PUF, 1962.
- CAPONI, G. Le bricolage de l'évolution. *Science et Avenir*, hors série, p. 18-23, 2000.
- _____. Darwin: entre Paley y Demócrito. *História, Ciência, Saúde*, 10, 3, p. 993-1023, 2003a.
- _____. Experimentos en biología evolutiva. ¿Qué tienen ellos que los otros no tengan? *Episteme*, 16, p. 61-98, 2003b.
- _____. El viviente y su medio: antes y después de Darwin. *Scientiae Studia*, 4, 1, p. 9-43, 2006a.
- _____. O impacto do darwinismo no trabalho dos naturalistas de campo. In: BRZEZINSKI, M. et al. (Ed.). *Filosofia e história da biologia 1*. São Paulo: MackPesquisa, 2006b. v. 1. p. 137-46.
- _____. *Georges Cuvier: un fisiólogo de museo*. México: Universidad Nacional Autónoma de México/Limusa, 2008a.
- _____. De Humboldt a Darwin: una inflexión clave en la historia de la biogeografía. *Geosul*, 23, 45, p. 27-41, 2008b.
- _____. La biología evolucionaria del desarrollo como ciencia de causas remotas. *Signos*, 10, 20, p. 121-42, 2008c.

- CAPONI, G. Sobre la génesis, estructura y recepción de *El origen de las especies*. *Scientiae Studia*, 7, 3, p. 403-24, 2009a.
- _____. Definitivamente no estaba ahí: la ausencia de la teoría de la selección natural en 'Sobre la tendencia de las variedades a apartarse indefinidamente del tipo original' de Alfred Russel Wallace. *Ludus Vitalis*, 17, 32, p. 55-73, 2009b.
- _____. El adaptacionismo como corolario de la teoría de la selección natural. *Endosa*, 24, p. 123-42, 2010.
- CARO, T. et al. The colors of animals: from Wallace to the present day, I. In: SMITH, C. & BECCALONI, G. (Ed.). *Natural selection and beyond: the intellectual legacy of Alfred Russel Wallace*. Oxford: Oxford University Press, 2008a. p. 125-43.
- _____. The colours of animals: from Wallace to the present day, II. In: SMITH, C. & BECCALONI, G. (Ed.). *Natural selection and beyond: the intellectual legacy of Alfred Russel Wallace*. Oxford: Oxford University Press, 2008b. p. 144-65.
- CASSIRER, E. *El problema del conocimiento*. México: Fondo de Cultura Económica, 1948. t. 4.
- COLLINS, J. Evolutionary ecology and the use of natural selection. In: KELLER, D. & GOLLEY, F. (Ed.). *The philosophy of ecology*. Athens: The University of Georgia Press, 2000 [1986]. p. 288-303.
- COOPER, G. *The science of the struggle of existence*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.
- CREATH, R. & MAIENSCHIN, J. (Ed.). *Biology and epistemology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- CRAMER, F. *The method of Darwin*. Chicago: McClurg & Company, 1896.
- CRONIN, H. *The ant and the peacock*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- CUVIER, G. *Leçons de anatomie comparée*. Paris: Baudouin, 1805. t. 1.
- _____. *Le règne animal*. Paris: Deterville, 1817. t. 1.
- _____. *Discours préliminaire a las recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes*. Paris: Flammarion, 1992 [1812].
- DARWIN, C. *On the origin of species*. London: Murray, 1859.
- _____. *The various contrivances by which orchids are fertilized by insects*. 2 ed. London: Murray, 1877.
- _____. *The effects of cross and self fertilization in the vegetable kingdom*. 2 ed. London: Murray, 1878a.
- _____. *The different forms of flowers and plants of the same species*. 2 ed. London: Murray, 1878b.
- _____. Letter to Henry Bates: down, 26/11/1862. In: DARWIN, F. (Ed.), *The autobiography of Charles Darwin and selected letters*. New York: Appleton & Company, 1892 [1862]. p. 266-7.
- _____. Letter to Asa Gray: down, 23/07/1862 [letter n. 139]. In: DARWIN, F. & SEWARD, A. (Ed.). *More letters of Charles Darwin*. London: Murray, 1903 [1862]. v. 2, p. 202-3.
- _____. *The origin of species: a variorum edition*. Philadelphia: University of Pennsylvania Press, 1959.
- _____. A review of H. W. Bates' paper on *mimetic butterflies*. In: BARRET, P. (Ed.). *The collected papers of Charles Darwin*. Chicago: The University of Chicago Press, 1977 [1863]. v. 2. p. 87-93.
- _____. Letter to Charles Lyell: down, 20/09/1859. In: BURKHARDT, F. (Ed.). *Charles Darwin's letters, a selection (1825-1859)*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996 [1859]. p. 205.
- _____. *The origin of species*. 6. ed. New York: The Modern Library, 1998 [1872].
- _____. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: Penguin, 2004 [1879].
- DARWIN, F. (Ed.). *The autobiography of Charles Darwin and selected letters*. New York: Appleton & Company, 1892 [1862].
- DARWIN, F. & SEWARD, A. (Ed.). *More letters of Charles Darwin*. London: Murray, 1903 [1862]. v. 2.
- DAWKINS, R. *The blind watchmaker*. London: Norton & Company, 1996.
- DENNETT, D. *Darwin's dangerous idea*. London: Penguin, 1995.
- DROUIN, J. Darwin et la beauté des fleurs. *Ludus Vitalis*, 17, 32, p. 75-86, 2009.
- FOSTER, M. & LANKESTER, E. (Ed.). *Scientific memoirs of Thomas Huxley*. London: Macmillan, 1898 [1856].

- FOUCAULT, M. La situation de Cuvier dans l'histoire de la biologie. In: _____. *Dits et écrits*. Paris: Gallimard, 1994 [1970]. t. 2. p. 30-66.
- GAYON, J. *Darwin et l'après-Darwin*. Paris: Kimé, 1992.
- _____. La biologie darwinienne de l'évolution est-elle réductionniste? *Revue Philosophique de Louvain*, 93, p. 111-39, 1995.
- GINNOBILI, S. Adaptación y función: el papel de los conceptos funcionales en la teoría de la selección natural. *Ludus Vitalis*, 17, 31, p. 3-24, 2009a.
- _____. El poder unificador de la teoría de la selección natural. In: BARBOZA, M. et al. (Ed.). *150 años después: la vigencia de la teoría evolucionista de Charles Darwin*. Rosario: Universidad Nacional de Rosario, 2009b. p. 141-54.
- _____. La teoría de la selección natural darwiniana. *Theoria*, 67, p. 37-58, 2010.
- GINNOBILI, S. & BLANCO, D. Gould y Lewontin contra el adaptacionismo: elucidación de críticas. *Scientiae Studia*, 5, 1, p. 35-48, 2007.
- GHISELIN, M. *El triunfo de Darwin*. Madrid: Cátedra, 1983.
- GLICK, T. & KOHN, D. *Charles Darwin on evolution*. Indianapolis: Hackett, 1996.
- GODFREY-SMITH, P. Three kinds of Adaptationism. In: ORZACK, H. & SOBER, E. (Ed.). *Adaptation and optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. p. 335-57.
- GOLDFARB, A. A. & MAIA, C. (Ed.). *História da ciência: o mapa do conhecimento*. São Paulo: EDUSP, 1995.
- GOULD, S. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Harvard University Press, 2002.
- GOULD, S. & LEWONTIN, R. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critic of the adaptationist program. *Proceedings of the Royal Society of London*, 205, p. 581-98, 1979.
- GRANT, P. *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton: Princeton University Press, 1986.
- GRENE, M. Darwin, Cuvier and Geoffroy: comments and questions. *Journal of History and Philosophy of Life Sciences*, 23, p. 187-211, 2001.
- GUILLO, D. *Qu'est-ce que l'évolution?* Paris: Ellipses, 2007.
- HAECKEL, E. *Generelle morphologie der organismen*. Berlin: Reimer, 1866. t. 2.
- _____. *Historia de la creación de los seres organizados según las leyes naturales*. Buenos Aires: Americana, 1947 [1868].
- 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. & MAIENS-CHEIN, 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.
- HOQUET, T. Darwin teleologist? Design in the orchids. *Comptes rendues biologiques*, 333, p. 119-28, 2010.
- HOROWITZ, T. & MASSEY, G. (Ed.). *Thought experiments in science and philosophy*, Savage: Rowman & Littlefield, 1991.
- HUDSON, G. Las luces nocturnas de la naturaleza: observaciones acerca de las luciérnagas y otros temas. In: _____. *Un naturalista en El Plata*. Buenos Aires: Libros de Hispanoamérica, 1984 [1892]. p. 119-39.
- HULL, D. & RUSE, M. (Ed.). *The philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 1998.
- HUMBOLDT, A. Essai sur le géographie des plantes. In: HUMBOLDT, A. & BONPLAND, A. (Ed.). *Voyage de Humboldt et Bonpland*. Paris: Levrault & Schoell, 1805. t. 15. p. 13-35.
- HUMBOLDT, A. & BONPLAND, A. (Ed.). *Voyage de Humboldt et Bonpland*. Paris: Levrault & Schoell, 1805. t. 15.
- HUXLEY, J. X. *La evolución: síntesis moderna*. Buenos Aires: Losada, 1965 [1943].
- HUXLEY, T. On natural history, as knowledge, discipline, and power. In: FOSTER, M. & LANKESTER, E. (Ed.). *Scientific memoirs of Thomas Huxley*. London: Macmillan, 1898 [1856]. p. 305-14.
- KANT, I. *Crítica de la facultad de juzgar*. Caracas: Monte Ávila, 1992 [1790].

- KELLER, D. & GOLLEY, F. (Ed.). *The philosophy of ecology*. Athens: The University of Georgia Press, 2000 [1986].
- KELLOGG, V. *Darwinism to-day*. New York: Henry Holt & Company, 1907.
- KIRBY, W. *On the power, wisdom and goodness of god as manifested in the creation of animals and in their history, habits and instincts*. Philadelphia: Carey, Lea & Blanchard, 1837.
- KIRBY, W. & SPENCE, W. *An introduction to entomology*. London: Longman, 1858.
- KITCHER, P. *El avance de la ciencia*. México: UNAM, 2001.
- KOHN, D. Darwin's keystone: 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.
- LAISSUS, Y. *Le Muséum National de Histoire Naturelle*. Paris: Gallimard, 1995.
- LARGENT, M. The so-called eclipse of darwinism. In: CAIN, J. & RUSE, M. *Descended from Darwin: insights into the history of evolutionary biology, 1900-1970*. Philadelphia: American Philosophical Society, 2009. p. 3-21.
- LENNOX, J. Darwinian thought experiments: a function for just-so stories. In: HOROWITZ, T. & MASSEY, G. (Ed.). *Thought experiments in science and philosophy*, Savage: Rowman & Littlefield, 1991. p. 223-45.
- _____. Darwin was a teleologist? *Biology & Philosophy*, 8, p. 409-21, 1993.
- _____. Darwin's methodological evolution. *Journal of the History of Biology*, 38, p. 85-99, 2005.
- LEWENS, T. *Darwin*. London: Routledge, 2007.
- LEWONTIN, R. La adaptación. In: *Evolución*. Barcelona: Labor, 1982. p. 139-52. (Los libros de Investigación y Ciencia).
- LOPES, M. As ciências dos museus: a história natural, os viajantes europeus e as diferentes concepções de museus no Brasil do século XIX. In: GOLDFARB, A. A. & MAIA, C. (Ed.). *História da ciência: o mapa do conhecimento*. São Paulo: EDUSP, 1995. p. 721-32.
- MARTINEZ, S. *De los efectos a las causas*. México: Paidós, 1997.
- _____. Sobre la relación entre teoría causalidad en la biología. In: MARTÍNEZ, S. & BARAHONA, A. (Ed.). *Historia y explicación en biología*. México: Fondo de Cultura Económica, 1998. p. 23-41.
- MARTÍNEZ, S. & BARAHONA, A. (Ed.). *Historia y explicación en biología*. México: Fondo de Cultura Económica, 1998.
- MAYHEW, P. *Discovering evolutionary ecology*. Oxford: Oxford University Press, 2006.
- MAYNARD SMITH, J. *The theory of evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1993.
- MAYR, E. How to carry out the adaptationist program? *American Naturalist*, 121, p. 324-33, 1983.
- _____. *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Barcelona: Crítica, 1992.
- MICHAUX, B. Alfred Russel Wallace: biogeographer. In: SMITH, C. & BECCALONI, G. (Ed.). *Natural selection and beyond: the intellectual legacy of Alfred Russel Wallace*. Oxford: Oxford University Press, 2008. p. 166-85.
- MONTALENTI, G. Desde Aristóteles hasta Demócrito vía Darwin. In: AYALA, F. & DOBZHANSKY, T. (Ed.). *Estudios sobre filosofía de la biología*. Barcelona: Ariel, 1983. p. 25-44.
- MÜLLER, F. *Für Darwin*. Leipzig: W. Engelmann, 1864.
- _____. Ituna and Thyridia: a remarkable case of mimicry in Butterflies. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1879, p. xx-xxix.
- ORIAN, G. Natural selection and ecological theory. *The American Naturalist*, 96, 890, p. 257-63, 1962.
- ORZACK, H. & SOBER, E. (Ed.). *Adaptation and optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- PALEY, W. *Natural theology*. 12. ed. London: Faulder, 1809.
- RESNIK, D. Adaptationism: hypothesis or heuristic? *Biology & Philosophy*, 12, p. 39-50, 1997.
- RICHARDS, R. *The tragic sense of life*. Chicago: The University of Chicago Press, 2008.
- RIDLEY, M. Co-adaptation and the inadequacy of natural selection. *British Journal for the History of Science*, 15, 1, p. 45-68, 1972.

- RIDLEY, M. (Ed.). *Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 1997 [1971].
- 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.
- _____. *Tomándose a Darwin en serio*. Barcelona: Salvat, 1987.
- _____. Darwin and the philosophers. In: CREATH, R. & MAIENSCHNEIN, J. (Ed.). *Biology and epistemology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. p. 3-26.
- _____. *Charles Darwin*. Buenos Aires: Katz, 2008.
- _____. The darwinian revolution: rethinking its meaning and significance. *Proceedings of the National Academy of Science*, 16, 1, p. 10040-7, 2009.
- RUSE, M. & RICHARDS, R. (Ed.). *The Cambridge companion to "The origin of species"*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009.
- RUSSELL, E. S. *Form and function*. London: Murray, 1916.
- SEMPER, K. *Animal life as affected by the natural conditions of existence*. New York: Appleton & Company, 1881.
- SHANAHAN, T. *The evolution of Darwinism*. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.
- SMITH, C. & BECCALONI, G. (Ed.). *Natural selection and beyond: the intellectual legacy of Alfred Russel Wallace*. Oxford: Oxford University Press, 2008.
- SOBER, E. *The nature of selection*. Chicago: The Chicago University Press, 1984.
- _____. *Philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 1993.
- _____. Six sayings about adaptationism. In: HULL, D. & RUSE, M. (Ed.). *The philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 1998. p. 72-86.
- _____. ¿Escribió Darwin el *Origen* al revés? *Teorema*, 28, 2, p. 45-69, 2009.
- STAUFFER, R. Haeckel, Darwin and Ecology. *Quarterly Review of Biology*, 32, p. 138-44, 1957.
- WALLACE, A. R. Mimicry, and other protective resemblances among animals. In: _____. *Contributions to the theory of natural selection*. London: Macmillan, 1871a. p. 45-129.
- _____. A theory of birds' nests. In: _____. *Contributions to the theory of natural selection*. London: Macmillan, 1871b. p. 231-63.
- _____. *The geographical distribution of animals*. London: Macmillan, 1876. 2 v.
- _____. *Darwinism: an exposition of the theory of natural selection with some of its applications*. New York: Macmillan, 1889.
- _____. *Natural selection and tropical nature, essays on descriptive and theoretical biology*. London: Macmillan, 1891.
- WATERS, K. The arguments in the *Origin of species*. In: HODGE, J. & RADICK, G. (Ed.). *The Cambridge companion to Darwin*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003. p. 116-37.
- WEST, D. *Fritz Müller: a naturalist in Brazil*. Blacksburg: Pocahontas Press, 2003.
- WHEWELL, W. *History of the inductive sciences*. London: Parker, 1837. v. 3.
- _____. *The philosophy of the inductive sciences*. London: Parker, 1847. v. 1.
- _____. *Novum organon renovatum*. In: _____. *Theory of scientific method*. Indianapolis: Hackett, 1989 [1858]. v. 2. p. 103-250.

