



La consolidación del programa adaptacionista

Gustavo CAPONI



RESUMEN

Eso que hoy llamamos *programa adaptacionista* no jugó un papel relevante, ni en la *biología evolucionaria* del siglo XIX, ni tampoco en aquella que se desarrolló durante las cuatro primeras décadas del siglo XX. Allí, sólo los estudios sobre las coloraciones animales, fundamentalmente de insectos, estaban orientados por una agenda *adaptacionista*. Fue durante el periodo que va de 1940 a 1970, con los desarrollos de la genética ecológica de poblaciones y de la ecología evolucionaria, que ese programa cobró perfiles nítidos y realmente se consolidó.

PALABRAS-CLAVE • Adaptacionismo. Programa adaptacionista. Ford. Lack. Poulton.

PRESENTACIÓN

En la biología evolucionaria del siglo XIX, la consigna más oída y acatada fue *tracen filogenias y no, identifiquen adaptaciones*. Reorganizadas por el impacto del darwinismo, y fundamentalmente por la idea de *filiación común*, tanto la anatomía y la embriología comparadas, como la paleontología, la biogeografía y la sistemática, se comprometieron en la reconstrucción del *árbol de la vida* y convergieron en lo que aquí denominaré *programa filogenético* (cf. Kellogg, 1907, p. 20; Huxley, 1954, p. 1; Ruse, 1983, p. 287; Mayr, 1992, p. 36; Bowler, 1996, p. 7, 2010, p. 37; Caponi, 2009a, p. 420; Futuyma, 2010, p. 12). Mientras tanto, aunque algunos “tipos de estudios de campo”, como Bowler afirma, “fueron inspirados por la visión general que Darwin tenía sobre cómo operaba la evolución” (1996, p. 9-10), lo cierto es que, como Bowler también apunta, “hay poca evidencia de que, en los años que siguieron a la publicación de la teoría de Darwin, ese tipo de trabajo haya sido parte de una tradición de investigación realmente substancial” (p. 9-10). Pero fue ahí precisamente, en ese frente marginal de las investigaciones evolucionistas, que comenzó a tomar cuerpo eso que hoy ha recibido el rótulo, no siempre peyorativo (cf. Gould & Lewontin, 1979; Mayr, 1988a), de *programa adaptacionista*.

Dicho programa, por otra parte, tampoco tuvo un desarrollo importante durante las cuatro primeras décadas del siglo xx. Allí, más allá de los por mucho tiempo cuestionados estudios sobre las coloraciones animales, tampoco se registró un progreso sostenido en las tentativas de apelar a la selección natural como un recurso para explicar la conformación efectiva de los seres vivos. Fue durante el periodo que va de 1940 a 1970, primero con los desarrollos de la genética ecológica de poblaciones y, posteriormente, por el influjo ejercido sobre los estudios evolucionistas por la ecología evolucionaria, que el *programa adaptacionista* cobró las dimensiones, el alcance y el reconocimiento que hoy posee.

I CONSIDERACIONES PRELIMINARES

Hubo en el siglo xix una segunda agenda evolucionista que, casi en sordina, se fue configurando paralelamente al más notorio y pujante desarrollo del *programa filogenético*; y en ese frente de investigaciones, además del propio Darwin, militaron otros naturalistas como Henry Bates, Fritz Müller y Alfred Russel Wallace.¹ Darwin inauguró el *programa adaptacionista* en su obra de 1877 (cf. Ghiselin, 1983, p. 151 ss.; Glick & Kohn, 1996, p. 278 ss.; Drouin, 2009, p. 75-86; Hoquet, 2010, p. 119-28), cuya primera edición apareció en 1862 y continuó desarrollándolo, en 1876 y 1877 (cf. Darwin, 1878a, 1878b).² Pero, ya en 1862, las observaciones sobre el *mimetismo* realizadas y publicadas por Henry Bates (1862) también se habían constituido en otro jalón de ese insipiente programa que siguió dando resultados como los presentados por el propio Wallace (1871), por Fritz Müller (1879), por August Weismann (1882) y por Edward Poulton (1890) (cf. Darwin, 1977 [1863], 1892 [1862]; Carpenter & Ford, 1933, p. 5 ss., 10, 12 ss.; Mayr, 1988a, p. 151, 1988b, p. 137; Gayon, 1992, p. 190, 199; Poulton, 1897, p. 517, 1928, p. 180, 1938, p. 3; West, 2003, p. 221; Bowler, 1989, p. 250).

Sin embargo, esa *agenda adaptacionista* sólo se consolidó en la segunda mitad del siglo xx; y lo cierto es que las condiciones epistemológicas que posibilitaron dicha consolidación no han sido claramente analizadas, porque se tendió a confundir la con-

¹ Analicé esta etapa inaugural del *programa adaptacionista* en un trabajo publicado aquí.

² Sobre el valor que estos trabajos de Darwin tuvieron como *ejemplares del programa adaptacionista*, cf. Poulton (1908a, p. xxvii ss.). Es digno de ser apuntado, además, que, aunque lo que en *Sobre el origen de las especies* se proponga como una verdadera conquista sea 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 y la anatomía y la embriología comparadas (cf. Mayr, 1992, p. 107; Caponi, 2009a, p. 418-9), lo cierto es que, como observa Bowler (2010, p. 37), Darwin no se comprometió, él mismo, en investigaciones empíricas destinadas a reconstruir el árbol de la vida (cf. Osborn, 1909, p. 212). Puede decirse, en ese sentido, que en el periodo posterior a 1859, Darwin se ocupó más, aunque no exclusivamente, con el desarrollo del *programa adaptacionista* que con el desarrollo del *programa filogenético*.

sagración de la *perspectiva seleccionista*, propiciada por la *nueva síntesis*, con la consolidación del propio *programa adaptacionista*. No se vio que una cosa es legitimar, teórica y experimentalmente, a la selección natural como causa de los cambios evolutivos, y otra cosa distinta es valerse de ese mecanismo para efectivamente explicar las más diversas configuraciones de los seres vivos considerándolas como adaptaciones. Y tampoco se comprendió que una cosa es aceptar que la selección natural es capaz de explicar el surgimiento de estructuras complejas, y obviamente funcionales, como un ojo, y otra cosa es sospechar que hasta los más insignificantes caracteres morfológicos y comportamentales pueden ser entendidos como respuestas a presiones selectivas que sería menester individualizar.

La legitimación de la *perspectiva seleccionista*, pero no necesariamente *panseleccionista* (cf. Gould, 2002, p. 523, 555), fue fundamentalmente el resultado de la convergencia, ocurrida a partir de la tercera década del siglo pasado, entre los modelos matemáticos desarrollados por Ronald Fisher, Sewall Wright y John Haldane, y los trabajos experimentales de Theodosius Dobzhansky (cf. Lewontin, 1980; Leigh, 1990 [1932]; Gayon, 1992). Por su parte, la aceptación de que la selección natural es capaz de explicar estructuras funcionales complejas resultó de una convergencia mucho más intrincada de investigaciones que abarcaron los más diferentes campos de la investigación biológica (cf. Nilsson & Pelger, 1994, p. 58; Delsol & Exbrayat, 2002, p. 91 ss.; Dawkins, 2006, p. 126). Tal es el caso, por ejemplo, de los comportamientos *altruistas* y *cooperativos*. Las pautas comportamentales así calificadas, que son obviamente funcionales, pero no inmediatamente inteligibles en términos darwinistas, fueron finalmente comprendidas a la luz de la *teoría de la selección natural* en virtud de una complementación entre ésta y la *teoría de los juegos* (cf. Maynard Smith, 1979, p. 115 ss.; Wilson, 1980, p. 109 ss.; Axelrod & Hamilton, 2010 [1981], p. 257 ss.; Cronin, 1991, p. 253 ss.; Brewer, 1994, p. 151-4).

Pero insisto que una cosa fue ampliar y refrendar el poder explicativo de la *teoría de la selección natural*, y otra cosa era movilizarla para explicar los más diversos rasgos morfológicos y comportamentales de los seres vivos. Una cosa era mostrar que la selección natural podía construir un ojo, y otra es analizar los más nimios detalles morfológicos y etológicos, muchos de ellos sin ninguna funcionalidad evidente, en base a la sospecha de que esa selección natural está siempre, directa o indirectamente, involucrada en la evolución de los mismos. Y es esto último, y no lo primero, lo que funda y orienta al *programa adaptacionista*.

Por eso, para entender como fue que ese programa se consolidó, es necesario trazar una historia distinta de aquella que nos deja ver cómo la selección natural fue reconocida como un factor evolutivo eficaz y capaz de cumplir con el papel que ella le asigna el darwinismo. Para entender esa consolidación, es necesario examinar cómo

fue que se desarrolló y legitimó un saber sobre las complejas relaciones que los seres vivos guardan con su entorno y sobre cómo los diferentes linajes de esos seres responden a los heterogéneos y perentorios desafíos que ese entorno les plantea. Porque es sólo sobre la base de un saber de esa índole, que prácticamente no existía en la historia natural pre-darwiniana y que apenas comenzó a perfilarse después de ella, que pudo afianzarse una visión adaptacionista de las estructuras biológicas (cf. Caponi, 2006, p.34 ss., 2008a, p. 130 ss.). Por eso, para contribuir a la comprensión de esa faceta algo empañada de la historia de la biología evolucionaria, en este trabajo distinguiré tres vectores de desarrollo del conocimiento biológico que convergieron en el *programa adaptacionista* y condujeron a su consolidación.

El primero de esos vectores lo configuraron las indagaciones de esos naturalistas que continuaron trabajando más o menos dentro de los esquemas ya previstos por Wallace (1889) y cuyos *ejemplares*, en el sentido kuhneano del término, habían sido establecidos por los trabajos aquí ya citados de Darwin, Bates y Müller (cf. Poulton, 1938; Huxley, 1965 [1943], p. 398 ss.). El segundo de esos vectores, mientras tanto, es más tardío; y está dado por la genética ecológica de poblaciones (cf. Gayon, 1992, p. 371 ss.) y por los trabajos que en ese marco propició Edmund Ford (1954). Tal el caso, por ejemplo, de las investigaciones de Kettlewell (cf. 1955, 1956a; 1956b) sobre *melanismo industrial* en *Lepidoptera* (cf. Ford, 1980b; Ruse, 1996, p. 339-49; Gould, 2002, p. 541-3).

Pero, ya antes del surgimiento de esa genética ecológica de poblaciones, que desde un inicio se enmarcó dentro del espacio disciplinar de la biología evolutiva, la propia ecología fue produciendo, para sí misma, conocimientos, métodos y técnicas de observación y experimentación (cf. Acot, 1988, p. 70 ss.; Brown, 1991; Bowler, 1998, p. 222 ss.; Cooper, 2003, p. 32 ss.), cuyo perfeccionamiento también fue clave para la consolidación del *programa adaptacionista*. Porque fue por la mediación de esos ecólogos que se atrevieron a valerse de dichos conocimientos y métodos para introducir la perspectiva evolucionista en su propia disciplina (cf. Orians, 1962, p. 262; Lack, 1965, p. 237), y por la repercusión que sus trabajos tuvieron en la biología evolucionaria, que la agenda adaptacionista pudo cobrar la forma y los alcances que hoy tiene. He ahí el tercero de los *tres vectores* a los que antes aludí, o sea, aquel que tiene que ver con el surgimiento de la ecología evolucionaria.

2 LA CIUDADELA DE POULTON

Los estudios sobre el significado adaptativo de las coloraciones animales y, en algunos casos, también de plantas fueron la línea de investigación del *programa adaptacionista* que más se desarrolló en el siglo XIX. Los ya citados trabajos de Bates, Wallace, Müller,

Weismann y Poulton marcaron una senda que toda una pléyade no despreciable, pero tampoco demasiado notoria, de naturalistas se atrevió a recorrer. Esto lo muestran Wallace (1889, cap. 8, 9, 10, 11) y Poulton (1890, p. 342-5), al comentar y al intentar capitalizar, como evidencias a favor de sus posiciones, toda una creciente red de observaciones convergentes y también de discusiones sobre el valor adaptativo de dichas coloraciones³ y, eventualmente, de otros rasgos morfológicos.⁴ Pero, de esas dos obras, la que definitivamente constituye el mejor epítome de los resultados alcanzados por esa vía hacia fines del siglo XIX es *The colours of animals* (*Los colores de los animales*), de Poulton.

En ella, Poulton (1890, p. 15-23, 336-9) no sólo reseña y sistematiza el trabajo de la mayor parte de los naturalistas que hasta ese momento habían investigado el tema de las coloraciones animales, básicamente las de los insectos, desde una perspectiva darwinista,⁵ sino que además él presenta sus resultados consagrando la distinción en-

3 Sobre la lenta, pero firme, formación de un colegio invisible de naturalistas que investigaban las coloraciones y otros rasgos morfológicos en términos darwinianos (cf. Caro *et al.*, 2008a, 2008b, p. 145-60). A este respecto, pero en lo que atañe al caso específico de las arañas, es también muy informativo el trabajo de revisión que hizo Elizabeth Peckham (1889).

4 Wallace destaca las observaciones de Grant Allen y John Lubbock sobre la relación entre la conformación de las hojas y las necesidades de las plantas (cf. Wallace, 1889, p. 133-7). Pero él también menciona observaciones de otros naturalistas sobre la relación entre la conformación de los picos de las aves y sus hábitos alimentares (p. 135) y sobre el valor funcional de la cola y los cuernos en mamíferos (p. 136-7). Es curioso, sin embargo, que Wallace no mencione ahí las interesantes observaciones sobre el valor adaptativo del pico del tucán que su antiguo compañero de aventuras en el Amazonas, Henry Bates (1989 [1863]), dejó consignadas. Allí Bates (1989 [1863]) sugiere que la razón de ser de la conformación y del tamaño de esa estructura está vinculada con la dieta de ese pájaro, pero, como buen darwinista que ya era a la hora de publicar ese libro, él también muestra ahí que había entendido muy bien una lección que Darwin (1877, p. 284) había dado sobre el modo de operar de la selección natural. En “El pico del tucán”, reconoce Bates, “escasamente puede ser considerado un instrumento perfectamente formado para el fin al que él se aplica (...), pero la naturaleza no inventa los órganos de una vez para las funciones a las que ellos ahora están adaptados, sino que ella se aprovecha aquí de una estructura o instinto ya existente, y allá de otra, en la medida en que ellas estén a mano cuando la necesidad de su modificación aparece” (Bates, 1989 [1863], p. 334).

5 Al respecto, ver también, Poulton (1908b, p. 282-92, 1908c p. 293). Poulton fue el papa de la *iglesia batesiana*, pero nunca dejó de subrayar las contribuciones de todo un bajo clero de naturalistas menores, y hoy mayormente olvidados, que, a fuerza de observaciones en campo y memorias leídas en sociedades entomológicas y publicadas en *journals* de importancia como los *Proceedings* y las *Transactions* de la *Entomological Society of London*, mantenían encendida la llama de la *fe mimetista*. Muchos de esos naturalistas, quizá la mayoría, eran aficionados que, al abrazar la causa darwinista, le daban un nuevo sentido a esa pasión por la entomología a la que Darwin, ya de muy joven, también se había entregado. Así, mientras el *programa filogenético* prosperaba en museos de *historia natural* y en cátedras de *anatomía comparada*, aquel primordio del *programa adaptacionista* era sostenido, en gran parte, por el empeño de un puñado de *naturalistas curiosos*. Y quizá el ejemplo más notorio de esos *naturalistas amateurs* lo podemos encontrar en el ingeniero Thomas Belt. Su obra *The naturalist in Nicaragua* (Belt, 1888), cuya primera edición fue publicada en 1874, denuncia claramente el impacto que el darwinismo tuvo sobre la mirada de los naturalistas de campo, lo que se patentiza, fundamentalmente, en las observaciones que allí encontramos sobre mimetismo (cf. Belt, 1888, p. 7-8, 314-5), sobre coloraciones y conformaciones cripticas (cf. Belt, 1888, p. 197, 381) y sobre coloraciones de advertencia (cf. Belt, 1888, p. 320-1). Belt (1888), además, asume y defiende explícitamente la explicación darwinista de esas coloraciones y conformaciones (cf. p. 381-4), e intenta extenderla a otros fenómenos como el de la conformación de las bromelias (cf. p. 184).

tre cuatro tipos de coloraciones pasibles de ser explicadas como adaptaciones producidas por la selección natural (cf. Poulton, 1908d, p. 226, 1908e, p. 214-5; Carpenter & Ford, 1933, p. 1-2):

- (1) las coloraciones de valor fisiológico directo, como aquellas que permiten una mejor absorción del calor solar;
- (2) las coloraciones *apatéticas* protectivas y agresivas, que serían los diversos tipos de camuflajes usados por presas o predadores;
- (3) el *mimetismo protectivo*, como pueden serlo la semejanza de coloración que una culebra guarda con una coral,⁶ o *agresivo*, como lo es la semejanza visual, o incluso aromática, del predador con su presa que se da en las arañas que depredan hormigas;⁷
- (4) las coloraciones *aposemánticas*, o de advertencia, como la de la coral, que son las que sirven de modelo en el mimetismo protectivo.

Pero, además de esas cuatro categorías, Poulton también acepta una quinta clase de coloraciones que serían las *epigámicas*, que son aquellas vinculadas con los comportamientos de cortejo y, de ese modo, en lo que atañe al tema de la selección sexual, su posición se aproxima a la de Darwin y se aparta de la de Wallace (cf. Poulton, 1890, p. 21-2, 325-33). Ésta, sin embargo, era una disidencia secundaria; en lo que atañe a las coloraciones, tanto Wallace, como Darwin y Poulton concordaban en el hecho de que la mayor parte de ellas, al igual que casi todos los detalles de estructura, debían tener una *razón de ser* vinculada con la economía de vida de cada especie o variedad.⁸ Y era eso

⁶ Los clásicos mimetismos *batesiano* (por su descubridor Henry Bates) y *mülleriano* (por su descubridor Fritz Müller) caen dentro de la categoría del *mimetismo protectivo*. El primero, siguiendo a Edmund Ford, puede ser definido como “la semejanza de una especie a otra que está mejor protegida por cualidades venenosas o desagradables, o por defensa activa como, por ejemplo, un aguijón”. El segundo, mientras tanto y siguiendo al mismo autor, puede ser entendido como “la semejanza entre dos especies bien protegidas que reduce la destrucción por enemigos que aprenden sus cualidades inconvenientes” (Ford, 1981, p. 142-3).

⁷ El *mimetismo agresivo* también es conocido como *peckhamiano*, por su descubridora Elisabeth Peckham (1889), que lo registró en arañas predadoras de hormigas. En él, el predador se torna semejante a su presa, o a una presa de su presa, sea visualmente, auditivamente u olfativamente. Además, en 1925, posteriormente a la publicación de los principales trabajos, el naturalista austriaco Erich Wasmann apuntó también una suerte de *mimetismo comensalista*, en el cual una especie se torna semejante a otra para usufructuar los recursos alimenticios que ella produce o para valerse de la protección que su convivencia con dicho modelo pueda brindarle (cf. Campón, 2007, p. 258-9). Nótese, por otra parte, como progresivamente, la noción de *mimetismo* fue perdiendo un significado exclusivamente visual y comenzó a asociarse con otros tipos de semejanzas. Al respecto, ver también, Carpenter & Ford (1933, p. 54-5).

⁸ Cabría afirmar, además, que la *teoría de la selección sexual* que Darwin presenta en *La filiación del hombre*, cuya primera edición data de 1871, también constituye un aporte a la edificación del *programa adaptacionista* (cf. Darwin, 2004 [1879], p. 241 ss.). Por intermedio de esa complementación de la *teoría de la selección natural*, caracteres que sin duda alguna hubiesen podido ser considerados de nula o escasa utilidad, o incluso desventajosos, pasan a ser

precisamente lo que ponía a los estudios sobre coloraciones justo en el centro de las investidas de los aguerridos *anti-seleccionistas*.

Como es sabido, y como lo reflejó Vernon Kellogg (1907), en las últimas décadas del siglo XIX y en las primeras del siglo XX se da ese proceso que Julian Huxley (1965 [1943], p. 22) llamó *eclipse del darwinismo* (cf. Bowler, 1985, p. 13). Un nombre quizá no del todo apropiado para referirse a la insatisfacción que entre muchos naturalistas generaba la idea de que la selección natural pudiese ser considerada como un mecanismo lo suficientemente poderoso como para explicar los procesos evolutivos (cf. Largent, 2009). Así, sin que nadie se atreviese ya a cuestionar seriamente la tesis de la filiación común, y sin que los esfuerzos mancomunados por reconstruir el árbol de la vida se viesen afectados, muchos evolucionistas se empeñaron en buscar mecanismos de cambio evolutivo que pudiesen complementar, y hasta sustituir, a la selección natural. Y fueron esos evolucionistas *no seleccionistas*, sobre todo aquellos comprometidos con posiciones *mutacionistas* (cf. Davenport, 1909; Osborn, 1909) u *ortogeneticistas* (cf. Coulter, 1909), los que más se ensañaron con la perspectiva adaptacionista que alentaba a los estudios sobre coloraciones que Poulton, y otros naturalistas como Raphael Meldola (cf. Travis, 2010), bregaban por sostener (cf. Bowler, 1998, p. 260, 1985, p. 208).⁹

Para los *evolucionistas no seleccionistas*, los estudios sobre coloraciones fomentados por Poulton, constituían lo que Gayon (1992, p. 190) caracterizó como *una estrategia de corroboración indirecta de la eficacia de la selección natural*. Por eso, intentaban desacreditarla mostrando su carácter no conclusivo (cf. Dean, 1902). Ellos también sugerían la plausibilidad de explicaciones alternativas, *no seleccionistas*, de esos fenómenos, pero, en general, sus argumentos sobre ese punto eran puramente negativos y sólo buscaban menoscabar lo que hasta ese momento constituía la única fuente de datos capaces de corroborar la eficacia de la selección natural (cf. Poulton, 1908b).

Un ejemplo representativo de esa línea de críticas a los resultados obtenidos por la vía de las investigaciones sobre coloraciones lo constituyen algunos de los argumentos esbozados por Thomas Morgan (1908, p. 23-4, 358-60; cf. Bowler, 1985, p. 221,

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 tiene mucho más que hacer en el austero mundo darwiniano que aquel dispendioso y engorroso ornamento. Por eso, las diferencias que sobre este punto surgieron entre Darwin y Wallace 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. Cramer, 1896, p. 150 ss.; Poulton, 1890, cap. 15, 16; Cronin, 1991, p. 123 ss.; Caro *et al.*, 2008b, p. 157 ss.).

⁹ Como es de imaginarse, los naturalistas que sustentaban posiciones *neolamarckianas* no estaban interesados en discutir la *perspectiva adaptacionista* (cf. Eigenmann, 1909; MacDougal, 1909). Su foco estaba en la incapacidad de explicar la adaptación que tendría la selección natural (Bowler, 1985, p. 76-7).

1989, p. 277).¹⁰ Pero la obra paradigmática de esa contra-estrategia anti-adaptacionista es la de Reginald Punnett (1915). Su tesis central era el carácter no conclusivo de las explicaciones seleccionistas del mimetismo (cf. Punnett, 1915, p.153) y su contrapuesta era de carácter *mutacionista* (cf. Bowler, 1985, p. 231-2, 1998, p. 263). Además, su presentación general del modo *adaptacionista* o *utilitarista* de razonar, aunque breve, parecía anticipar y condensar todas las críticas de la que fue objeto el *programa adaptacionista* en el siglo xx, incluida la hoy clásica, y no demasiado esclarecedora, comparación entre la selección natural y el dios de la teología natural inglesa (cf. Punnett, 1915, p. 6-7).

Por otro lado, aunque algo próximo de la visión adaptacionista de los rasgos orgánicos poco a poco se abría paso en los estudios *ecológicos*, también desde ese campo se levantaban voces de duda sobre esa ubicuidad de la adaptación que era pretendida por los seguidores de Wallace. Una muestra de lo primero podemos encontrarla en Lancelot Alexander Borradaile (1923) y, un caso muy claro e influyente de lo segundo, lo constituye la *opera prima* de Charles Elton (1927).

Aunque no perseguía el objetivo de discutir la teoría de la evolución, la obra de Borradaile (cf. 1923, p. 8) estaba orientada por la suposición de que los seres vivos habían evolucionado en respuesta a las cambiantes exigencias de su entorno biótico y abiótico;¹¹ y esa idea servía como un *leitmotiv* para procurar y destacar las correlaciones funcionales existentes entre los más diversos rasgos de los seres vivos y las particularidades de los distintos ambientes en los que ellos desarrollaban sus existencias. Así, sin llegar a una visión que realmente mereciese el rótulo de *adaptacionista*, y aun estando más cerca de la *fisiología de los organismos* de Semper (1881, p. 33) que de las posiciones de Wallace o Poulton, Borradaile mostraba cómo era que los más diversos aspectos de los seres vivos podían tener relevancia en su *economía de vida* y, entre esos aspectos, él ya contaba, como establecidos, a los camuflajes, a las coloraciones de advertencia y a las miméticas (cf. Borradaile, 1923, p. 93-101). Pero, así como la obra de Borradaile podía propender a la consolidación del *programa adaptacionista*, la de Elton parecía apuntar en la dirección contraria.

Elton afirmaba que uno de los mayores argumentos a favor de la *teoría de la selección natural* se basaba en la presunción de que “todos los animales son simplemente masas de adaptaciones” (1927, p. 81). Pero, apelando justamente al ejemplo de las colo-

¹⁰ Aunque en realidad Morgan no tardó mucho en revisar su posición, y en 1916 (p. 188-90) abandonó las posiciones mutacionistas a la *De Vries* y asumió un punto de vista utilitarista para explicar la difusión de las nuevas variantes. Allí, aun prescindiendo de la idea de *lucha por la existencia*, él ya se aproximaba de las posiciones *adaptacionistas* (cf. Bowler, 1985, p. 232).

¹¹ Borradaile asume explícitamente una posición evolucionista, pero considera que, para los fines de su libro, es innecesario comprometerse con un punto de vista propiamente *darwinista* o con un punto de vista *lamarckiano* (cf. Borradaile, 1923, p. 375).

raciones protectivas, y a conocidos casos de dimorfismo donde, dentro de una misma población, se daba tanto la coloración considerada protectora como otra que no lo era, él apuntaba que “el hecho de que la adaptación exista en un número de casos no afecta en modo alguno el hecho de que en ciertos otros casos ella no exista en modo alguno” (p. 183).¹² Y así, sin negar los hechos que un naturalista como Borradaile podía apuntar, Elton (1927, p. vii), que conocía y apreciaba la obra aquí citada de aquél, impugnaba el estricto adaptacionismo propugnado por los seguidores de Wallace y Poulton. Para Elton (cf. 1927, p. 187) era necesario admitir algún mecanismo que explicase la diseminación de caracteres no-adaptativos dentro de una población y “la existencia de tantos caracteres aparentemente no adaptativos en los animales” (Elton, 1938, p. 135; cf. Bowler, 1985, p. 233, 1998, p. 383; Cooper, 2003, p. 47).¹³

Y es en el contexto de esas dificultades por las que atravesaba la explicación *adaptacionista* de las coloraciones que tenemos que insertar aquél comentario que Edgar Roquette Pinto hizo sobre ese tema el 20 de mayo de 1929, cuando de la inauguración de una estatua de Fritz Müller en Blumenau. “Todas las viejas explicaciones del mimetismo propuestas en los *tiempos heroicos* del transformismo”, decía ahí Roquette Pinto (2000 [1929], p. 41), habían *casi* perdido su valor porque, en ese momento, ya nadie aceptaba explicaciones *teleológicas* (esto es, *utilitarias*). Por eso, las teorías del mimetismo, sean ellas de Darwin, de Wallace, de Bates o de Müller, ya no eran “mais o que dantes foram”.¹⁴ Pero el comentario de Roquette Pinto no era del todo fiel a la verdad. La cuestión del mimetismo distaba mucho de ser *cosa juzgada* y los seguidores de Müller y de Bates no se daban, ni se iban a dar, por vencidos.

Sus observaciones sobre coloraciones, y algunos otros rasgos morfológicos, seguían acumulándose (cf. Carpenter & Ford, 1933, p. 21-5, 125-8); y sus modos de razonar y argumentar, como lo muestra Poulton (cf. 1938) continuaban siendo los mismos

¹² En su introducción a la edición facsímil de *Animal ecology* publicada por The University of Chicago Press, y ya instruidos por los desarrollos de la genética ecológica de poblaciones, Leibold y Wootton nos advierten que los casos de polimorfismo apuntados por Elton “han evolucionado bajo escenarios evolutivos más complejos que los entrevistados por él, incluyendo, por ejemplo, selección sexual” (2001, p. XLIV).

¹³ De hecho, el mecanismo que Elton sugiere ahí para explicar ese hecho es análogo al mecanismo evolutivo que Wallace (1977 [1858], p. 10-8) había propuesto. Como mostré en un trabajo anterior, el mecanismo propuesto ahí por Wallace estaba muy distante de lo que Darwin entendía por selección natural y era mucho más permeable al surgimiento de estructuras no adaptativas (cf. Caponi, 2009b, p. 62; Nicholson, 1960, p. 491). Es de notar, por otra parte, que las tesis de Sewall Wright, formuladas en los inicios de los años treinta (cf. Gayon, 1992, p. 340), también parecen guardar alguna semejanza con las de Elton. Ambas contemplan la proliferación y la diferenciación aleatoria de *demes* menores al interior de una población como fenómeno desencadenador de los cambios evolutivos (cf. Wright, 1960); y ambas contemplan la proliferación de estructuras no-adaptativas. Wright pudo haber leído, y considerado, la obra de Elton.

¹⁴ Comenté ese discurso de Roquette Pinto en Caponi (2006, p. 25, nota 12). Un comentario muy semejante puede ser encontrado en Gualtieri (2009, p. 55).

que los de Wallace. Edmund Ford, es cierto, contribuyó con un capítulo *mendeliano* a la redacción de *Mimicry* (cf. Carpenter & Ford, 1933, p. 103 ss.). Ese capítulo ponía en evidencia la convergencia entre *mendelismo* y *teoría de la selección natural* que se venía gestando desde fines de la primera década del siglo xx (cf. Gayon, 1992, p. 313). Pero el tono general, el modo de argumentación de esa obra, definido por Carpenter y no por Ford, sigue siendo el mismo que encontramos en los escritos de Poulton.

Se trata, como lo dice el propio Geoffrey Douglas Hale Carpenter, de un modo de razonar que es propio del naturalista de campo (cf. Carpenter & Ford, 1933, p. viii). Es desde la autoridad que le dan las *botas embarradas*, que él rechaza las críticas de los detractores de las tesis que en ese libro serán defendidas.

Una crítica que ha sido hecha es que el mimetismo es el producto de la imaginación de un *filósofo de sillón*. De hecho, lo inverso es lo verdadero. El primer hombre que describió y explicó el fenómeno fue un renombrado naturalista de campo que se formó sus opiniones a partir de ejemplos vivientes. Las objeciones a la teoría han emanado copiosamente desde el sillón, pero no las observaciones en las que ella está fundada (Carpenter & Ford, 1933, p. 3).¹⁵

Y puede decirse que la mayor parte del libro, sobre todo la segunda parte, es un conjunto de instrucciones sobre qué evidencias buscar, y sobre cómo *cruzarlas* entre sí, para establecer genuinos casos de mimetismo.

Lo cierto, de todos modos, es que el antagonismo entre los *naturalistas de campo*, defensores de las explicaciones *darwinistas* del mimetismo, y sus críticos *a la Punnett* se mantuvo, estático y monótono como una guerra de trincheras, hasta el periodo en el que la *nueva síntesis* comenzaba a perfilarse claramente en el horizonte de la *biología evolucionaria*; y de eso nos sirven como testimonio otras dos obras *anti-seleccionistas* como la de Franklin Shull (1936) y de Guy Robson y Owain Richards (1936).

Las críticas que, en la primera de ellas, se realizaban a las explicaciones adaptacionistas de las coloraciones, y que llevaban a su autor a afirmar que ellas debían “ser desechadas como productos de la fantasía pertenecientes a tiempos faltos de crítica” (Shull, 1936, p. 146; cf. Huxley, 1965 [1943], p. 395), fueron respondidas por Carpenter (2006 [1937]) en un artículo publicado en *Science*, al que rápidamente le seguiría la

¹⁵ La objeción que Carpenter está respondiendo podría ser muy bien la de Bateson. Según este último, las hipótesis sobre el valor adaptativo de las coloraciones eran meros ejercicios de imaginación sólo limitados por el ingenio de sus autores (cf. Bateson, 1894, p. 79). El naturalista de renombre al que Carpenter se refiere como descubridor del fenómeno del mimetismo es, claro, Henry Bates. En 1950, Marston Bates (p. 216) irá a decir que dudar sobre el mimetismo era una cosa de biólogos de laboratorio de una región templada. Según M. Bates, para el naturalista de campo familiarizado con los trópicos, el mimetismo era un hecho evidente. Roquette Pinto sería una excepción de esta *regla de Bates*.

réplica del propio Shull (cf. 2006 [1937]). Lo que ese cruce de argumentos denuncia es cierta incongruencia entre los objetivos de proponentes y oponentes de las explicaciones darwinianas de las coloraciones. Los primeros simplemente asumían la *teoría de la selección natural* y la aplicaban en lo que, a la luz de dicha teoría, se mostraba como un campo muy fértil para investigar las relaciones entre la evolución de las formas y las exigencias de la *lucha por la existencia*. Para ellos, además, dada y asumida dicha teoría, la hipótesis del mimetismo constituía la mejor explicación posible de muchas coloraciones (cf. Poulton, 1928, p. 182). Sus oponentes, en cambio, querían discutir si, además de poder recibir una explicación plausible en términos de la *teoría de la selección natural*, esas coloraciones constituían una corroboración fehaciente de dicha teoría.

Dentro de la *ciudadela de Poulton*, las investigaciones sobre coloraciones se desarrollaban como un fecundo ejercicio de *ciencia normal* darwiniana. Cada coloración era considerada como un *rompecabezas adaptacionista* que se suponía soluble según las coordenadas indiscutidas de la *teoría de la selección natural*, que podían estar o no complementadas por la *teoría de la selección sexual*. Pero, fuera de ese ámbito, los resultados de esas investigaciones eran generalmente juzgados en virtud de su capacidad de proveer evidencias que permitiesen confirmar la teoría que les daba soporte. Eso era algo que dichos resultados no parecían conseguir. Como lo recordé en la sección anterior, la legitimación de la explicación por selección natural de los cambios evolutivos no vino por ahí, y sí, por la mediación de esa confluencia entre *mendelismo* y *teoría de la selección natural* que posibilitaron los trabajos de Fisher, Wright, Haldane y Dobzhansky (cf. Bowler, 1985, p. 233-4). Éstos, para usar una imagen *hollywoodiana*, fueron la caballería que salvó al bastión de Poulton de un sitio que sus defensores, por sí mismos, por la fuerza de sus propios métodos, no parecían poder romper.

Pero insisto en que, no obstante el hecho de mostrarse insuficientes como *estrategias de corroboración indirecta* de la selección natural, las *investigaciones adaptacionistas* de los darwinistas *a la Poulton*, nunca se detuvieron. Eso se percibe incluso en la obra de Guy Robson y Owain Richards que mencioné poco más arriba. Ahí son discutidas y criticadas las explicaciones *adaptacionistas* de las semejanzas protectivas (cf. Robson & Richards, 1936, p. 233-42), de las coloraciones de advertencia (p. 243-551) y del mimetismo (p. 251-65). Pero, además, ahí también son analizadas explicaciones semejantes para otros rasgos morfológicos, que algunos naturalistas también se estaban atreviendo a proponer (p. 265-71, 283-309). Y eso nos permite ver cómo, poco a poco, y pese a la andanada permanente de críticas, la línea de razonamiento *adaptacionista* era extendida más allá de las simples coloraciones.¹⁶ Con todo, tanto en lo que

¹⁶ Un ejemplo de esto último lo constituyen las consideraciones *adaptacionistas* sobre algunos caracteres morfológicos y etológicos de hormigas que encontramos en William Wheeler (1928, p. 222).

atañe a esos aspectos menos explorados, como en lo concerniente a las coloraciones, la conclusión de Robson y Richards (1936, p. 313) es idéntica a la de Punnett, o sea, las explicaciones *adaptacionistas* de esas peculiaridades morfológicas no resultaban convincentes, y los rasgos por ellas destacados podrían ser explicados sin suponer que se trataba de adaptaciones (cf. Bowler, 1985, p. 233).

Esa posición, sin embargo, se hacía a cada momento menos sostenible. Los mecanismos de cambio evolutivo alternativos a la selección natural, propuestos durante ese periodo que Julian Huxley caracterizó como de *eclipse del darwinismo*, referidos a la *ortogénesis* y a aquellos enarbolados por *mutacionistas* y *neolamarckianos* (cf. Bowler, 1989, p. 246 ss.), no terminaban por mostrarse plausibles y sus defensores eran cada vez menos. Además, los desarrollos de la genética de poblaciones tendían a mostrar que, por lo menos desde un punto de vista teórico, esos mecanismos alternativos eran prescindibles y que, en principio, todo podía ser explicado en la base de un esquema que combinase la ocurrencia de pequeñas variaciones sometidas a una legalidad mendeliana, con otros factores como migración, deriva genética y, sobre todo, selección natural y sexual (cf. Bowler, 1989, p. 311 ss.; Gayon, 1992, p. 314 ss.). Así, los reparos teóricos contra los trabajos de Poulton y sus seguidores se iban atenuando, y las explicaciones adaptacionistas comenzaron a verse como la primera hipótesis a ser considerada para explicar la filigrana de muchas coloraciones y de otras peculiaridades morfológicas.

Las investigaciones sobre coloraciones desarrolladas desde un punto de vista adaptacionista estaban conquistando su postergado reconocimiento teórico. En 1940, Hugh Cott pudo compilar, sistematizar y ampliar los resultados que hasta ese momento habían sido obtenidos en ese campo, presentándolos como siendo un saber efectivo y ya legitimado (cf. Huxley, 1965 [1943], p. 395; Caro *et al.*, 2008a, p. 136 ss.). Además, esa legitimación de la perspectiva adaptacionista y de los resultados alcanzados mediante su adopción no se limitó al campo de los estudios sobre coloraciones. Como ya lo apunté al referirme al libro de Robson y Richards (1936), había también algunos naturalistas que se aventuraban analizar otros rasgos morfológicos, e incluso etológicos, desde esa misma perspectiva adaptacionista. Los resultados por ellos obtenidos también se vieron refrendados por esos cambios teóricos que venían a rehabilitar a la selección natural. Esto queda manifiesto en la reseña de algunos de esos trabajos que Huxley hace en el capítulo octavo de su obra de 1943.

Durante algunos años, la moda entre ciertas escuelas de pensamiento biológico fue despreciar el estudio o hasta negar el hecho de la adaptación [pero] quien trabaja en plena naturaleza puede reírse de los incrédulos que desprecian la significación adaptativa de las coloraciones miméticas o protectoras y de las actitudes de amenaza (Huxley, 1965 [1943], p. 393).

Y, en las páginas siguientes, él irá a justificar ese comentario no sólo citando las observaciones sobre coloraciones y conformaciones protectoras que naturalistas como G. Carpenter, H. Cott, F. Süffert, J. Cornes y E. Ford habían realizado en los quince años anteriores, sino también enumerando observaciones y análisis de cuño adaptacionista que otros muchos naturalistas como A. Miller, H. Böcker, W. Engels, P. Buxton, F. Wood-Jones, C. Stonor, E. Cameron, R. Blair, B. Tucker, W. Thompson, G. Ranger, y él propio J. Huxley habían realizado, en ese mismo periodo, sobre los más variados aspectos morfológicos y etológicos de todo tipo de seres vivos. Ahí incluido el trabajo que Frederic Wood-Jones publicó en 1939 sobre el *pulgar del panda* (cf. Huxley, 1965 [1943], p. 407).¹⁷

A esa altura, evidentemente, el *programa adaptacionista* ya comenzaba a dar muestras de una insipiente consolidación. La *segunda agenda darwiniana* ya se insinuaba como una *promisoria industria de papers*. Ella, es verdad, no era aun tan respetada como el *programa filogenético*, esa primera agenda darwiniana, que, consagrada ya en el siglo XIX, continuaba produciendo resultados. Tampoco gozaba de ese prestigio de ciencia innovadora y rigurosa que la genética de poblaciones estaba conquistando. El *programa adaptacionista* seguía siendo un asunto de naturalistas al estilo de Fritz Müller, y eso no dejaba de constituir un estigma (cf. Bates, 1950, p. 7, 1960, p. 547). Pero, aun así, ya pocos dudaban que el estudio de la adaptación era una parte necesaria de la biología evolucionaria, y eso se percibe en el capítulo sobre ese tema de la obra de Marston Bates (1950, p. 204 ss.). Allí, se examinan las dificultades que ese estudio envuelve; pero, su pertinencia o necesidad ya no parece un asunto a ser discutido.

Las investigaciones sobre el posible carácter adaptativo de los más diversos detalles de estructura de los seres vivos, así como la formulación y evaluación de explicaciones relativas a cómo y a partir de qué estructuras preexistentes la selección natural pudo llegar a producirlas, devinieron así un capítulo legitimado y reconocido de la *biología evolucionaria* (cf. Caro, 2005a). Dentro de él, las investigaciones sobre coloraciones continuaron desarrollándose tal y como Wallace lo había previsto en *Darwinism*, tanto en el periodo inmediatamente posterior a la consolidación de la nueva síntesis (cf. Tinbergen, 1986 [1958], p. 79; Caro, *et al.*, 2008b, p. 161), como a lo largo de toda la segunda mitad del siglo XX (cf. Cott, 1954; Southern, 1954; Wickler, 1968; Edmund & Edmund, 1974; Eberhard, 1977; Edmund, 1993; Dettner & Liepert, 1994; Cushing, 1997)

¹⁷ Huxley cita ahí el artículo “The forearm and the manus of the Giant Panda, *Ailuropoda melanoleuca*”, publicado en 1939 por Frederic Wood-Jones, en el volumen 109, de los *Proceedings of the Royal Society of London B*. Es curioso que Gould no aluda ni a Wood-Jones ni a Huxley en su célebre ensayo sobre ese tema (cf. Gould, 1983). En su lugar, él cita un trabajo más reciente Davis (1964). Y es también curioso que Gould y Vrba (1982) tampoco citen este mismo capítulo del libro de Huxley. Porque en él se alude al concepto de *preadaptación* para referirse a algo que se aproxima bastante a lo que ellos describieron como *exaptaciones* (cf. Huxley, 1965 [1943], p. 428 ss.).

y también en lo que va del siglo XXI (cf. Edmund, 2000; Franks & Noble, 2004; Speed & Ruxton, 2005; Caro, 2005b; Holen & Johnstone, 2006; Endler, 2006; Endler *et al.*, 2007; Ruxton & Higginson, 2009; Pfenning & Mullen, 2010). Con todo, y pese a su insipiente consolidación, lo cierto es que, a fines de la década de 1940, el *programa adaptacionista* tenía todavía una importante batalla para dar.

3 LA MAYOR FUERZA DE LA SELECCIÓN NATURAL

Dentro de la misma *genética de poblaciones*, cuyos desarrollos habían silenciado a los detractores más encarnizados del insipiente *programa adaptacionista*, no dejaban de surgir algunos reparos que parecían ir en desmedro de esa supuesta ubicuidad de la adaptación, que Huxley (cf. 1965 [1943], p. 393) daba por descontada. Muchas variantes o peculiaridades morfológicas podían haberse difundido y fijado en algunas especies, o en poblaciones dentro de una especie, sin que la selección natural, o la selección sexual, hubiesen tenido un papel en ello. La *deriva genética* también podía haber incidido ahí. Fisher había previsto que eso podía ocurrir en poblaciones pequeñas (cf. Depew & Weber, 1995, p. 275), y Sewall Wright (1997 [1932], p. 35-7) propuso un modo de entender el cambio evolutivo que le otorgaba un papel central a ese elemento de contingencia (cf. Cain, 1970 [1954], p. 158 ss., 1989 [1964], p. 14; Maia, 1988, p. 217-8; Depew & Weber, 1995, p. 280-1; Gayon, 1998, p. 13; Sapp, 2003, p. 149; Grene & Depew, 2004, p. 252; Crow & Sewal, 2007, p. 94 ss.; Milstein & Skipper Jr., 2007, p. 24; McShea & Brandon, 2010, p. 95). Y si bien las tesis de Wright (1997 [1932], p. 38, 1960, p. 466) no redundaban en una impugnación de la importancia de la selección natural como agente del cambio evolutivo (cf. Dobzhansky, 1960, p. 417; Ford, 1975, p. 36; Futuyma, 1986, p. 304; Gould, 2002, p. 523, 555; Skipper Jr., 2009, p. 309), el hecho es que ellas permitían aventar la sospecha de que muchas explicaciones adaptacionistas podrían ser sólo una *racionalización*, forzada e ingenua, de lo que no era más que el fruto de una contingencia (cf. Ruse, 2006, p. 148-50).

Por eso, se imponía alguna cautela en el recurso a las *explicaciones adaptacionistas*, la cual se percibe claramente en la obra de David Lack (1947). Su objetivo era el de reconstruir la filogenia de los pinzones de Galápagos (cf. Lack, 1947, p. 102), intentando sugerir algunas hipótesis sobre los mecanismos involucrados en ese proceso de radiación filética (p. 161-2) y, aunque siguiendo una lógica darwinista reforzada por la tesis de la *exclusión competitiva* propuesta por Gause (1934), Lack (1947, p. 62) siempre considera una posible explicación *seleccionista* de las diferencias morfológicas entre los géneros, subgéneros, especies y subespecies del grupo estudiado y sus conclusiones a ese respecto distan mucho de ser taxativas. Para el caso de las diferencias entre

los picos de las diferentes especies, Lack (cf. 1947, p. 60, 64, 72) tiende a aceptar una explicación adaptacionista fundamentada en el conocimiento de las diferentes formas de alimentación. Pero, cuando se trata de explicar las diferencias en los picos y en la envergadura de las alas que se registran entre las poblaciones de una misma especie que se dan en las diferentes islas del archipiélago, Lack (p. 77-9) preserva esa explicación únicamente para el caso de las diferencias más marcadas entre el tamaño de los picos y desiste de hacerlo en los otros casos.

Lack (1947, p. 122) parece estar reconociendo que no todas las peculiaridades morfológicas de una especie o subespecie pueden, o precisan, ser entendidas como adaptaciones y, para reforzar su posición, que por otra parte confirmaba lo que Mayr (cf. 1942, p. 86) había dicho al respecto (cf. Gould, 2002, p. 534-5), él apela, aunque no exclusivamente, a las tesis de Sewall Wright (1997 [1932], p. 39). Éste, dice Lack, “mostró que si la población de una isla es lo suficientemente pequeña”, puede ocurrir que en ella, *accidentalmente*, “mutaciones ligeramente favorables sean eliminadas y mutaciones ligeramente desfavorables se establezcan” y “de esa manera, dos poblaciones pequeñas de una misma especie pueden adquirir diferencias genuinamente no-adaptativas” (1947, p. 124). Lo interesante, sin embargo, es que esa actitud de recelo, que Lack trasunta en 1947 para con las *explicaciones adaptacionistas*, desaparece en 1961. Su prefacio a la segunda edición de *Darwin's finches*, suena a una retractación por esa falta de fe en el *darwinismo ortodoxo*.

Lack dice ahí que, en 1944, cuando el libro había sido escrito, la creencia generalizada era que “casi todas las diferencias entre subespecies de una misma especie, y entre especies muy próximas dentro de un mismo género, carecían de significación adaptativa”. Pero “dieciséis años después”, según él mismo nos explica, “es generalmente aceptado que todas, o casi todas, las diferencias específicas y subespecíficas son adaptativas”; y por eso, en ese momento parecía probable que, “si mejor conocidas, la mayoría de las diferencias aparentemente no-adaptativas entre los pinzones de Darwin, acabasen mostrándose como siendo efectivamente adaptativas” (1983 [1961], p. xii). Algo había cambiado en las posiciones de Lack y algo parecía haber cambiado en toda la biología evolucionaria, aunque Gould (cf. 2002, p. 518 ss.) diría que lo que había ocurrido en esos 15 años que separan ambas ediciones del libro de Lack, fue el *endurecimiento de la síntesis*, a mí me parece mejor decir que lo ocurrido tiene que ver con los desarrollos de la *genética ecológica de poblaciones* liderados por Edmund Briscoe Ford.

Ya me referí a Ford en virtud de su contribución en la redacción de *Mimicry*. Conocedor de los desarrollos de Fisher, él se contó entre los primeros *naturalistas* que comenzaron a insistir sobre la relevancia del mendelismo para la *biología evolutiva* y en la compatibilidad entre esa perspectiva sobre la herencia y la *teoría de la selección natural* (cf. Ford, 1938, p. 52). Pero sus mayores contribuciones fueron los estudios de campo

tendientes a mostrar la eficacia de presiones selectivas efectivas en la evolución de poblaciones naturales (cf. Ruse, 1996, p. 340; Ford, 1975, 1980a, 1981; Sheppard, 1973 [1958]). Dichos estudios, desarrollados por él mismo o por seguidores suyos como Philip Sheppard, Arthur Cain y Henry Kettlewell en la década de 1950 (cf. Ruse, 1996, p. 340, 2006, p. 20; Gouyon *et al.*, 1997, p. 126; Sheppard & Cain, 1950, p. 275), parecían tener un único y reiterado objetivo: confirmar las tesis adaptacionistas de Fisher y confutar las de Sewall Wright (cf. Ruse, 1996, p. 341; Shanahan, 2004, p. 134; Ford, 1975, p. 39; Sheppard, 1954, 1973 [1958], p. 139 ss.; Cain, 1970 [1954], p. 161 ss., 1989 [1964], p. 15). “Asumiendo una posición fuertemente seleccionista”, dice Michael Ruse que “Ford constantemente reiteró el tema de que el mundo de los organismos muestra una ventaja biológica adaptativa ubicua” (1936, p. 340), y entre sus grandes logros se contó haber confirmado empíricamente la predicción de Fisher sobre la posibilidad de la selección natural sustentar un *polimorfismo estable* dentro de una misma población (cf. Ford, 1954, p. 106; Ruse, 1996, p. 341).

Para quienes son dados a las especulaciones metafísicas, o a las grandes teorizaciones cosmológicas, eso puede parecer poco importante. Pero el *poliformismo* de algunas poblaciones, recordemos a Elton, era una de las evidencias que más a menudo se esgrimían en contra de las explicaciones darwinistas de las coloraciones. Si la forma considerada adaptativa era explicada por selección natural, nunca quedaba muy en claro por qué, en muchas situaciones, se preservaban formas que diferían de ella. Tal vez ese polimorfismo, que ya había incomodado a los seguidores de Poulton (cf. Carpenter & Ford, 1933, p. 115 ss.; Robson & Richards, 1936, p. 126), fuese una prueba de que la contingencia, la *deriva* de Wright, también jugaba cartas importantes en la evolución (cf. Millstein, 2009).

Por esa razón, el hecho de haber propuesto y confirmado empíricamente, recurriendo a complejos dispositivos de observación y experimentación en campo (cf. Ford, 1981, p. 90 ss.; Ford & Dowdeswell, 1955; Ford *et al.*, 1964), varias explicaciones seleccionales posibles de ese polimorfismo, que se cumplían en diferentes condiciones, fue una contribución importante de Ford y sus seguidores (cf. Gouyon *et al.*, 1997, p. 129 ss.; Sheppard, 1951; Sheppard & Clarke, 1960). Una contribución que no sólo despejaba una *vieja anomalía*, sino que, además, ponía en evidencia la complejidad, la variedad y el entrelazamiento de los regímenes selectivos y sugería técnicas y estrategias para seguir estudiándolos (cf. Huxley, 1955, p. 42-3; Sheppard, 1973 [1958], p. 111; Gouyon *et al.*, 1997, p. 132).

Más allá de funcionar como corroboraciones del poder de la selección natural (cf. Gayon, 1992, p. 371 ss.), los trabajos de Ford y sus *muchachos* mostraron cómo hipótesis alternativas sobre presuntas presiones selectivas podían ser evaluadas y cómo

podía obtenerse un conocimiento confiable sobre los factores involucrados en la conformación de esas presiones. Un buen ejemplo de eso lo constituyen los resultados que Kettlewell (cf. 1955, 1956a, 1956b) obtuvo sobre el *resonante caso* del *melanismo industrial* en *Lepidoptera* (cf. Caponi, 2003, p. 71-2). Ellos pueden ser interpretados como argumentos sobre el poder de la selección natural (cf. Lubchenko & Real, 1991, p. 719), pero también pueden ser considerados como estrategias para determinar cuáles son las presiones selectivas efectivamente involucradas en esos cambios de coloraciones (cf. Hagen, 1999; Rudge, 1999, 2009).

Los temas analizados por los seguidores de Ford guardaban una estrecha continuidad con los estudiados por los seguidores de Poulton. Las coloraciones protectoras proveían la mayor parte de los casos estudiados por la genética ecológica (cf. Sheppard, 1973 [1958], p. 163-94; Ford, 1975, p. 250-83, 1980a, p. 43 ss., 1981, p. 35-68, 85-108). Pero, tanto los recursos matemáticos y los fundamentos genéticos usados en el planteo de los problemas, como los métodos de observación y experimentación usados para resolverlos eran totalmente innovadores y mucho más conclusivos que los usados por los naturalistas de la primera mitad del siglo. Con ellos, la propia naturaleza se transformaba en algo semejante a las *cajas de poblaciones* inventadas por Philippe L'Héritier y Georges Teissier en 1932 (cf. Gayon, 1992, p. 380) y sistemáticamente usadas por Dobzhansky en sus investigaciones experimentales (cf. Gayon, 1992, p. 383; Caponi, 2003, p. 84-6). Así, aunque los pinzones de Galápagos no sean mariposas británicas, los resultados obtenidos sobre éstas, y también sobre los caracoles ingleses (cf. Ford: 1975, p. 195 ss., 1980a, p. 45 ss.), podían dar claves sobre cómo despejar incógnitas como las que habían hecho vacilar a Lack.

Los años Ford fueron, por eso, los años de consagración de la perspectiva adaptacionista (cf. Ruse, 1996, p. 457; Shanahan, 2004, p. 134-5). Allí Huxley podía por fin asegurar que “prácticamente todos los caracteres de un animal son adaptativos, o en otros términos, que han sido moldeados por selección natural como para cumplir una función especial” (1959, p. 167), sin que por eso se lo acuse de simplista o ingenuo; y fue ese el espíritu que animó las conmemoraciones del primer centenario de la publicación de *Sobre el origen de las especies* (cf. Gould, 2002, p. 570 ss.; Amundson, 2005, p. 198 ss.). Pero, si hay algo que refleja claramente el adaptacionismo agresivo, y hasta petulante, que se había instalado entre muchos evolucionistas de ese momento, ese es, sin duda, el artículo publicado por el *fordista* Arthur Cain (1989 [1964]).

Dicho artículo parte de un presupuesto que es casi un eco de Wallace: “si nosotros, personalmente, no podemos ver cualquier significado adaptativo o funcional en un rasgo, eso se debe más a nuestra ignorancia abismal que al hecho de que ese rasgo sea realmente no-adaptativo, selectivamente neutral o carente de función” (Cain, 1989

[1964], p. 4).¹⁸ Pero, además de eso, Cain (1989 [1964], p. 11) también critica los reparos del propio Darwin (cf. 1859, p. 434) sobre la pertinencia de explicar en términos utilitarios la presencia en una forma actual de rasgos heredados de su forma ancestral (cf. Shanahan, 2004, p. 137). Para Cain (1989 [1964], p. 12), esos reparos de Darwin eran un residuo de las tesis de Owen; y, a su entender (p. 26), los mismos podían ser mayormente superados si se asumía que la selección natural era una fuerza lo suficientemente potente como para no dejar nada intacto y ajeno a su constante y perentorio escrutinio (cf. Shanahan, 2004, p. 136).

Pero, si bien es cierto que en los fines de la década de 1950 y a inicios de 1960, el *programa adaptacionista* se había consolidado y legitimado como un capítulo central y reconocido de los estudios evolucionistas, para entender cómo fue que el mismo pudo desarrollarse y ampliarse más allá de los límites de la *genética ecológica de poblaciones*, es necesario considerar la entrada en juego de otros actores. Las investigaciones de Ford y sus seguidores, es verdad, habían mostrado que las *indagaciones adaptacionistas* tenían un sustento teórico y observacional muy sólido, y podían ser conducidas con el mismo rigor metodológico de cualquier otra investigación de campo. Pero, la estrategia metodológica por ellos usada presentaba una cierta limitación (cf. Gouyon *et al.*, 1997, p. 132), suponía el previo conocimiento de las bases genéticas de los caracteres analizados (cf. Sheppard & Cain, 1950, p. 290; Kettlewell, 1955, p. 324; Ford, 1960, p. 181). Eso no siempre es posible a la hora de analizar rasgos complejos como el tamaño corporal, el tamaño medio de las camadas o incluso coloraciones, y otros rasgos morfológicos, que no obedezcan a un padrón mendeliano simple (cf. Collins, 2000 [1986], p. 297).

Por eso, para que el *análisis adaptacionista* de ese tipo de cuestiones conquistase una confiabilidad y una estandarización más o menos próxima a la que había conseguido la genética ecológica de poblaciones, fue necesario que los propios ecólogos se decidiesen a aplicar, y a adecuar, a los estudios evolucionistas, toda la parafernalia metodológica que habían desarrollado y perfeccionado desde inicios del siglo xx. Y eso sólo comenzó a ocurrir a fines de la década de 1950 con el surgimiento de la ecología evolucionaria.

¹⁸ Wallace había dicho: “el veredicto 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 constatación de un hecho, sino meramente una expresión de nuestra ignorancia sobre su propósito u origen” (1889, p. 137).

4 DE LA ECOLOGÍA EVOLUCIONARIA A LA ESCALADA ADAPTACIONISTA

Como es sabido, el término “ecología” fue amonedado por Haeckel (cf. 1866, p. 286; 1947 [1868], p. 574) para designar un capítulo de la *fisiología* cuyo objetivo sería el de analizar las complejas relaciones que los seres vivos guardan entre sí y con su ambiente (cf. Pires, 1999, p. 18-9). Haeckel reconocía (cf. 1866, p. 287), sin embargo, que dicho dominio de estudios, no obstante su enorme importancia, era prácticamente inexistente en la época (cf. Stauffer, 1957, p. 140-3; Acot, 1988, p. 44-6; Cooper, 2003, p. 4-6); y él mismo tampoco realizó ninguna contribución efectiva a su desarrollo (cf. Stauffer, 1957, p. 144). Como la mayor parte de los evolucionistas del siglo XIX (cf. Bock, 2003, p. 279), Haeckel estaba comprometido en el *programa filogenético* y lo suyo fueron las filogenias basadas en la anatomía y en la embriología comparadas (cf. Russell, 1916, p. 25; Piñero, 1992, p. 42-3; Richards, 2008, p. 158-62). Sus trabajos no contribuyeron a eso que aquí estamos llamando *programa adaptacionista* y, por eso, él no precisó ocuparse en el estudio de esas complejas relaciones que los seres vivos guardan con su ambiente.

Por otro lado, y como pertinentemente lo señaló Pascal Acot, aunque “*hoy* sea posible considerar al darwinismo como una teoría ecológica de la evolución de las especies, de ahí no se sigue que pueda considerarse legítimamente a la ecología de fines del siglo XIX como una teoría darwiniana de las relaciones entre el viviente y su medio” (1988, p. 46; cf. Bates, 1960, p. 547; Mateos, 2000, p. 566). De hecho, el dominio de estudios que a fines del siglo XIX estaba comenzando a ser designado con ese nombre, guardaba más continuidad con la *Geografía de las plantas* de Humboldt (1805), o con la *Geografía botánica* de Alphonse de Candolle (1855), que con la biogeografía darwiniana (cf. Acot, 1988, p. 51-2; Drouin, 1991, p. 84; Caponi, 2008b) y, en general, se aproximaba más a una *fisiología de extramuros* (cf. Acot, 1988, p. 56-62; Bowler, 1998, p. 383; Mateos, 2000, p. 568; Cooper, 2003, p. 36), que a los estudios sobre mimetismo de Bates, Müller y Poulton.

Y fue ese enfoque *fisiológico*, que prevaleció en la *ecología* de las primeras décadas del siglo XX (cf. Futuyama, 1986, p. 304, 306; Acot, 1988, p. 64-75). La obra de Clements (1905) es una muestra de eso; y lo mismo puede decirse de la mayor parte de los capítulos de Lancelot Borradaile (1923). En todos los casos, por otra parte, la historia de la naturaleza apenas, o nunca, entraba en consideración. Los ecólogos tendían a ver los fenómenos biológicos como conformando un orden estable y recurrente, cuyos actores estaban predeterminados a jugar los papeles que en cada situación debían jugar (cf. Bates, 1960, p. 548).

Con todo, y más allá del hecho de que la ecología se haya desarrollado inicialmente en función de objetivos que eran distintos a los de la biología evolucionaria, e incluso diferentes de aquellos objetivos perseguidos por el *programa adaptacionista*,

lo cierto es que los inevitables entrecruzamientos entre ambos dominios disciplinares no demoraron en ocurrir (cf. Bates, 1960, p. 547; Collins, 2000 [1986], p. 290; Futuyma, 1986, p. 306). La obra de Georgy Gause (1934) es una muestra de ello; y otra es la ya mencionada, y decisiva, *Ecología animal* de Charles Elton (1927). La primera de estas dos obras, es cierto, no trata de la problemática evolutiva, pero aun así ella destaca un punto de contacto crucial entre la ecología y la biología evolucionaria (cf. Bowler, 1998, p. 390; Cooper, 2003, p. 51-2); y la obra de Elton, aun conllevando una actitud crítica hacia la *teoría de la selección natural*, plantea claramente la necesidad de un dialogo entre ambas disciplinas. Pero, una cosa es el diálogo y el reconocimiento de puntos de contacto entre las dos disciplinas y otra cosa es una confluencia entre ellas como la que ocurrió con el surgimiento de lo que se dio en llamar *ecología evolucionaria* (cf. Mayhew, 2006).

Dicha confluencia, pese a haber sido tempranamente avisorada por John Baker (1938, p. 161-3),¹⁹ y no obstante el hecho de que el trabajo de Lack sobre los *pinzones de Darwin* haya significado un gran paso en esa dirección (cf. Collins, 2000 [1986], p. 293), sólo se substanció hacia fines de la década de 1950 e inicios de la década de 1960 (cf. Collins, 2000 [1986], p. 294; Futuyma, 1986, p. 307). Un signo de esa demora podemos encontrarlo en el hecho de que la ecología no se cuenta entre las disciplinas que inicialmente convergieron en la articulación de la *nueva síntesis* (cf. Futuyma, 1986, p. 305). Gayon (cf. 2009, p. 1), por ejemplo, lo menciona a Lack entre los protagonistas de ese proceso, y Mayr (cf. 1980, p. 42) lo cita como participante del encuentro que los *arquitectos* de la síntesis realizaron en Princeton en enero de 1947. Es significativo, sin embargo, que en los simposios sobre la fundación de la síntesis, que el propio Mayr presidió en 1974, no haya estado previsto ningún lugar para la discusión del papel que la ecología podría haber tenido en ella. Allí hubo sesiones sobre genética, citología, sistemática, paleontología, y hasta sobre morfología y embriología, pero ninguna sobre ecología.²⁰

No es de extrañar, de todos modos, que la ecología evolucionaria sólo haya comenzado a perfilarse a fines de 1950. Ecología y evolución engranan, se entrelazan, en la selección natural (cf. Bates, 1960, p. 547; Futuyma, 1986, p. 306). El poder que ésta podía tener como factor capaz de modelar las poblaciones naturales sólo quedó definitivamente establecido y elucidado en esa década con los ya mencionados desarrollos

¹⁹ Baker (1938, p. 162) señala la distinción entre *causas próximas y últimas*, o *remotas*, de los fenómenos biológicos, que sería retomada en 1961 por Ernst Mayr (cf. 1961, p. 1503, 1998 p. 134). Dicha distinción, sin embargo, ya había también sido señalada por Poulton (cf. 1908a, p. XLVI) bajo la forma de la oposición entre preguntas *¿Cómo?* y *¿Por qué?*; y, en 1943, Julian Huxley (1965 [1943]), antes de Mayr, también la retomó al decir que “todo problema biológico tiene un aspecto evolutivo y un aspecto inmediato” (p. 393).

²⁰ Estoy refiriéndome a los simposios cuyo contenido quedó documentado en Mayr & Provine (1980). Sobre esta cuestión, Futuyma (1986, p. 310) apunta que, mientras la *nueva síntesis* estaba prácticamente completa hacia 1947, el primer trabajo importante de ecología que incorporó una visión neodarwinista fue el de Lack (1954a).

de la genética ecológica de poblaciones (Futuyma, 1986, p. 307). Estos desarrollos, además, no sólo confirmaban la eficacia de una fuerza que podía ser importante para entender los fenómenos que le interesan al ecólogo, sino que además ponían a la selección natural dentro de parámetros espaciales y temporales más próximos a los que la ecología estaba acostumbrada a manejar. Con Dobzhansky, la selección natural se dejó ver fuera del tiempo geológico, pero lo hacía recluida en una caja de vidrio. Con Ford (cf. 1960), en cambio, ella se mostró en dimensiones que, tanto temporal cuanto espacialmente, eran ecológicamente accesibles y relevantes (cf. Collins, 2000 [1986], p. 294; Futuyma, 1986, p. 309). Y fue ahí que un número creciente de ecólogos comenzó a apelar sistemáticamente a ella para explicar gran parte de los fenómenos que les interesaban.

El *paper* publicado por Gordon Orians en 1962, que es en donde aparece en público la expresión “ecología evolucionaria” (Orians, 1962, p. 262; cf. Collins, 2000 [1986], p. 294), es quizá el *manifiesto* de esa ecología escrita en clave darwinista (cf. Orians, 1962, p. 260). En él, la distinción entre *explicaciones evolutivas* por *causas remotas* y *explicaciones funcionales* por *causas próximas*, que Mayr (1961) acababa de recuperar, es usada para establecer una línea demarcatoria que atraviesa toda la ecología y que define el territorio, y los derechos, de la ecología evolucionaria (cf. Collins, 2000 [1986], p. 296 ss.; Futuyma, 1986, p. 307). Pero dije *manifiesto* y no *programa*: a esa altura la ecología evolucionaria, aun sin haber recibido ese nombre, ya era una realidad. Orians (cf. 1962, p. 261) podía referirse a los trabajos de Lack (cf. 1954a; 1954b), y de otros investigadores, como referencias de ese nuevo espacio disciplinar en el que muchas líneas preexistentes de investigación podían confluir.

El propio Lack (cf. 1965, p. 237), por otra parte, tampoco tardó en asumir explícitamente las tesis de Orians sobre la especificidad de la ecología evolucionaria;²¹ y en enero de 1965, en ocasión de su discurso como presidente de la *British Ecological Society*, él defendió vehementemente ese dominio de estudios, apuntando tanto la especificidad y la pertinencia de sus problemas (cf. Lack, 1965, p. 238, 244), como la peculiaridad de los métodos y estrategias de investigación de campo que había que seguir para abordarlos (p. 239, 244). Métodos y estrategias con los cuales Lack no había podido contar en su investigación sobre los pinzones de los años 1940, y que sí estuvieron después disponibles para Peter Grant (cf. 1984, 1998, 1999).

Métodos y estrategias que, además, Lack sabía que no podían ser los mismos que los usados por la genética ecológica de poblaciones. “Concernida principalmente con adaptaciones complejas dependientes de numerosas estructuras, mecanismos fisiológicos y cadenas de comportamiento” (1965, p. 238), la ecología evolucionaria, decía Lack, tenía que estudiar fenómenos cuyas bases genéticas eran muy complejas y, por

²¹ Aunque, para referirse a la distinción *próximo-remoto*, Lack cite a Baker (1938) y no a Mayr (1961).

eso, muy diferentes de aquellas estudiadas por Ford (1960) y sus seguidores (cf. Collins, 2000 [1986], p. 297). Esas bases debían poder ser presumidas (cf. Lack, 1954b, p. 145), pero no siempre podían ser determinadas. Por eso, otras precauciones metodológicas debían ser tomadas para que los estudios de campo de la ecología evolucionaria no incurriesen en los errores que, según Lack (cf. 1965, p. 243), habían cometido los naturalistas que habían desarrollado los primeros trabajos sobre coloraciones.

Pero la nota más saliente de esa alocución de Lack (cf. 1965, p. 238, 244) reside, sin ninguna duda, en el compromiso indisoluble que, a su entender, existía entre ecología evolucionaria y *teoría de la selección natural*. Esta aparece ahí, al igual que en el *paper* de Orians (cf. 1962, p. 262), como la teoría fundamental de ese campo de estudios, como su clave articuladora (cf. Lack, 1965, p. 244), lo que corrobora el comentario de Futuyma: “la nueva ecología evolucionaria vio la mano de la selección natural por todas partes” (1986, p. 307). Pero, ver la mano de la selección en todas partes es lo mismo que ver adaptaciones en todas partes y, por eso, puede decirse que la ecología evolucionaria es ya, en gran medida y por sí misma, una expansión del *programa adaptacionista* (cf. Collins, 2000 [1986], p. 297; Futuyma, 1986, p. 306).

No debe quedar la impresión, sin embargo, que Orians, Lack o George Evelyn Hutchinson (cf. 1959, 1965; Collins, 2000 [1986], p. 297; Bowler, 1998, p. 397-8), para mencionar a otro protagonista importante de ese proceso de integración entre ecología y biología evolucionaria, hayan estado pensando que toda estructura biológica, pasible de ser entendida como una adaptación, fuese asunto de la ecología evolucionaria (cf. Futuyma, 1986, p. 307). Ellos no entendían la convergencia entre ecología y biología evolucionaria en el sentido global en que la entendía Marston Bates (1960, p. 547). Para Orians, Hutchinson y Lack, los fenómenos a ser estudiados por la ecología evolucionaria tenían una cierta especificidad, y ellos eran más o menos los mismos que aquellos apuntados por Elton (1927, p. vii), como concernidos con una *sociología* y una *ecología de los animales* que dejaba de lado el estudio de esas adaptaciones morfológicas analizadas por Borradaile (cf. 1923).

Orians (1962, p. 257) y Lack (1965, p. 244) aluden particularmente a la distribución y a la densidad de las poblaciones animales. Hutchinson (1959, p. 149-50) trabajaba sobre los factores que determinaban la biodiversidad presente en las redes tróficas. Todos ellos, en suma, se ocupan de una cuestión clásica de la ecología, a saber, los factores que determinan la presencia o la ausencia, la abundancia o la escasez, de una especie en una región. Pero lo que era peculiar en esos trabajos, era la idea, previamente poco considerada (cf. Bates, 1960, p. 548), de estudiar esos fenómenos entendiéndolos como el resultado de procesos evolutivos pautados por la selección natural.

Lack hablaba de *adaptaciones ecológicas* (1965, p. 244), y con ello quería aludir a rasgos como el tamaño de las camadas (p. 239-40), la distancia entre los nidos (p. 241),

las épocas de crías (p. 242), o las tasas reproductivas (cf. Lack, 1954b) que se daban en una determinada especie de aves. Rasgos esos que no pueden ser caracterizados como *morfológicos* y que están más inmediata y evidentemente vinculados con el aprovechamiento de los recursos energéticos disponibles para cada población, entendida como subsistema de una comunidad, de lo que lo están, por ejemplo, las coloraciones u otras particularidades morfológicas individuales que pueden facilitar comportamientos de caza o de fuga. Pero el *punto fuerte* de Lack (1965, p. 244) era justamente el de mostrar que, contrariamente a lo sugerido por algunos ecólogos (cf. Emerson, 1960, p. 342; Nicholson, 1960, p. 519) esos aspectos poblacionales, esas *adaptaciones ecológicas*, podían y debían ser explicadas como efecto de la clásica selección individual darwiniana (cf. Futuyma, 1986, p. 308; Cooper, 2003, p. 58-9), del mismo modo en el que ocurriría con una coloración protectora.

Si Lack no hubiese considerado a los estudios sobre mimetismo como parte de la ecología evolucionaria – y para él, diferentemente de lo que dos autores como Keller y Golley (2000, p. 243) podrían decir casi cuarenta años después –, el “estudio del papel de las astas de los grandes rumiantes como el alce” tampoco sería asunto de dicha disciplina. Por eso, los trabajos etológicos de Niko Tinbergen (cf. 1954, 1960) no eran, según Lack (1965, p. 243), contribuciones específicas a la ecología evolucionaria. Dichas investigaciones, como, por ejemplo, aquella sobre el significado adaptativo de la *eliminación de la cáscara del huevo* por la gaviota reidora común (cf. Slater, 1988, p. 153), cuyos resultados Tinbergen (cf. 1975 [1961]) comenzó a publicar en 1961, pueden considerarse como uno de los trabajos fundacionales de ese *coto de caza* del *programa adaptacionista* hoy llamado ecología comportamental (cf. Davies & Krebs, 1987, p. 5, 1997, p. 7; Kokko & Jennions, 2010, p. 294, 303; Claro, 2010, p. 99), pero, cuando Lack y Orians hablaban de *ecología evolucionaria*, no estaban pensando en nada de eso.²²

²² Creo que Lack se sorprendería con el contenido de un libro como el de Bridget Stutchbury y Eugene Morton (2001). En él, temas que serían específicos de una ecología evolucionaria *en sentido restringido*, tales como el estudio de las épocas de cría (Stutchbury & Morton, 2001, p. 10) o el tamaño de las camadas (p. 28), son analizados en el mismo plano en el que son examinadas las coloraciones protectoras (p. 121 ss.), y todo ello, justamente, bajo el nombre de una disciplina, la ecología comportamental, cuyo precursor sería, justamente, Niko Tinbergen (cf. Bowler, 1998, p. 359; Claro, 2010, p. 117). En realidad, los estudios etológicos, sobre todo los de Tinbergen, podrían ser considerados como el cuarto de los vectores de desarrollo de las ciencias biológicas que contribuyeron a la consolidación del *programa adaptacionista*. Pero creo que su papel en la historia que aquí se está reconstruyendo estuvo mediado por la previa consolidación de la ecología comportamental; proceso este último que, a su vez, también es resultado del influjo ejercido por los desarrollos de la ecología evolucionaria. Sin la ampliación de los recursos metodológicos y de los horizontes teóricos, generada por esta última, y en parte también por la genética ecológica de poblaciones, los estudios etológicos, al igual que los estudios sobre coloraciones, habrían continuado desarrollándose con las mismas limitaciones que tenían en los primeros años de la *síntesis* (cf. Renk & Servais, 2002, p. 104-5; Kokko & Jennions, 2010, p. 298-9). En cierta forma, la ecología comportamental es etología *a la Tinbergen* potenciada por la ecología evolucionaria.

Por eso, aunque los límites disciplinares de la ecología evolucionaria hoy se hayan tornado difusos,²³ y aunque los trabajos sobre mimetismo hoy encuentren espacio en el periódico *Evolutionary Ecology* (cf. Candy & Guilford, 1999; Speed, 1999; Speed & Turner, 1999), e incluso en otras publicaciones de ecología (cf. Pasteur, 1982; Mallet & Joron, 1982; Allan *et al.*, 2002; Bond, 2007), ese significado más restringido que Orians y Lack le daban a la expresión “ecología evolucionaria” debe ser aquí recordado para no incurrir en el error histórico de pensar que la emergencia de ese espacio disciplinar redundó, por sí mismo, en el despliegue de todo aquello que podía ser asunto del *programa adaptacionista*. La ecología evolucionaria, no hay duda, contribuyó decisivamente a la consolidación de ese programa, pero no lo hizo por el hecho de haberse transformado en su espacio disciplinar exclusivo. Porque, si hoy va camino a serlo,²⁴ eso no era así en los años sesenta. La ecología evolucionaria contribuyó a la consolidación del *programa adaptacionista*, porque, además de ensanchar su cuestionario, ella también amplió y potenció sus recursos metodológicos.

Los ecólogos que, en las décadas de 1950 y 1960, adoptaron una perspectiva evolucionista, no sólo se *beneficiaron* al embeberse la sabiduría que manaba del *Santo Grial darwinista*. Ellos también llevaban consigo todo un rico bagaje de conocimientos y de recursos metodológicos que legaron a la propia biología evolucionaria. Ésta les dio a los ecólogos conceptos para comprender los fenómenos estudiados, pero los ecólogos

²³ Si prestamos atención a lo que, en 1986, Futuyma (p. 303) caracterizaba como el contenido *típico* de un manual de ecología evolucionaria, podemos decir que, en ese momento, el sentido originario de la expresión “ecología evolucionaria” todavía se preservaba; y creo que se podría afirmar lo mismo considerando el contenido de un manual más actual como *Discovering evolutionary ecology* (Mayhew, 2006). Pero, si prestamos atención a lo que John Endler propone en un su editorial de *Evolutionary Ecology*, de junio de 2010, se puede llegar a sospechar que la ecología evolucionaria va camino a convertirse en el estudio de “cualquier aspecto de las causas ecológicas de la evolución y de los efectos de la evolución sobre la ecología” (2010, p. 955). Es esa acepción amplia del término “ecología evolucionaria” que puede encontrarse en algunos trabajos también recientes (por ejemplo, Agraval *et al.*, 2010). En ese sentido, creo que la relación entre ecología y biología evolucionaria acabó siendo considerada del modo en el que Marston Bates la pensaba cuando decía que: “ecología y evolución están interrelacionadas de múltiples maneras (...). Todo el proceso de la selección natural es básicamente un proceso ecológico, los problemas de la adaptación en estructura y conducta son problemas ecológicos. Y podemos entender la evolución de los grandes grupos filéticos en función de la ocupación de nuevos y diferentes nichos” (1960, p. 566).

²⁴ Si se considera lo señalado en las cuatro notas anteriores, se puede llegar en efecto a la conclusión de que se está articulando un espacio disciplinar en el que convergen, y se unifican, los estudios clásicos sobre adaptaciones, la genética ecológica de poblaciones, los estudios de ecología evolucionaria *en sentido restringido* y la ecología comportamental. Ese espacio devendría así el dominio disciplinar privilegiado del *programa adaptacionista*. Creo que el hecho de que un manual de ecología comportamental se escoja al test de una hipótesis de mimetismo, como ejemplo de tests de hipótesis en dicha disciplina (cf. Claro, 2010, p. 101-6), es un indicador de esa inevitable atenuación de los límites disciplinares que parece preanunciar, o ya ser síntoma, del surgimiento de un espacio disciplinar propio y genérico de los estudios adaptacionistas. El programa habría devenido así una disciplina. Otro síntoma de esa tendencia unificadora puede encontrarse en el hecho de que en su antología *The philosophy of ecology*, Keller y Golley (2000) incluyan *papers* sobre la problemática del adaptacionismo en la sección dedicada a ecología y evolución.

retribuyeron con una moneda muy valiosa, a saber, datos y procedimientos de obtención de datos, que podían ser puestos al servicio del *programa adaptacionista*. Y cualquier ciencia, recordémoslo, se hace de datos y conceptos, o, como Kant decía, de *intuiciones* que son *ciegas sin conceptos*, y de *conceptos* que son *vacíos sin intuiciones*.

Desde fines del siglo XIX, los estudios ecológicos estaban desarrollando ese saber sobre las relaciones entre el viviente y su medio que prácticamente no existía en 1859, momento en el que Darwin publicó *Sobre el origen de las especies* (cf. Haeckel, 1866, p. 286-7; Wallace, 1889, p. 131 ss.; cf. Caponi, 2006, p. 35, 2008a, p. 125). Aunque sus investigaciones iniciales no hayan versado sobre las cuestiones más inmediatamente relevantes para el enfoque darwiniano de los fenómenos evolutivos (cf. Acot, 1988, p. 56-62; Bowler, 1998, p. 383; Mateos, 2000, p. 568; Cooper, 2003, p. 36), poco a poco, las investigaciones ecológicas comenzaron a producir un saber aplicable a los estudios evolucionistas (cf. Kingsland, 1991). Pero, conjuntamente con el desarrollo de esos conocimientos *substantivos* sobre las relaciones entre el viviente y su medio biótico y abiótico, que ciertamente eran relevantes para los evolucionistas que estuviesen interesados en analizar la acción de la selección natural en la naturaleza, desde Clements (1905) en adelante (cf. Acot, 1988, p. 71-2), los ecólogos desarrollaron algo todavía más importante, o sea, métodos y técnicas de investigación, ahí incluidos procedimientos de cálculo, para ampliar y tornar confiable ese saber (cf. Brown, 1991; Lubchenco & Real, 1991); métodos esos que fueron cruciales para el desarrollo del *programa adaptacionista*. Como ha dicho Peter Grant, si el naturalista moderno puede ser

caracterizado como siendo básicamente un explorador y un testador de ideas evolucionarias y ecológicas que son desarrolladas para revelar y explicar regularidades en la naturaleza, tanto en la estructura genética como en la estructura fenotípica, y en la función ecológica y comportamental más que en la función fisiológica (2000, p. 4),

entonces también hay que decir que los ecólogos contribuyeron mucho más que los naturalistas *a la Poulton* en el esfuerzo de dar rigor metodológico a ese campo de estudios y que éstos se beneficiaron enormemente por la panoplia de recursos metodológicos que aquellos desarrollaron y pulieron. Los métodos de la ecología fueron cooptados por la biología evolucionaria, y allí se comportaron como eficientes *exaptaciones* que no dejaron de evolucionar en virtud de los nuevos requerimientos teóricos a los que quedaron sometidas.

Como ya lo había dicho el propio Elton, para quien “ecología” significaba “historia natural científica” (Elton, 1927, p. 1), “los métodos ecológicos pueden ser aplicados en varias ramas de la biología animal. Ellos pueden ser empleados, por ejemplo,

en el estudio de la evolución y la adaptación” (Elton, 1927, p. VII, 162 ss.; cf. Leibold & Wooton, 2001, p. XLIII). Y los trabajos de los seguidores de Ford en el dominio de la genética ecológica de poblaciones fueron una primera prueba contundente de ello. Los mismos combinaban procedimientos mendelianos para determinar la genética de las características estudiadas con técnicas de observación y experimentación de campo oriundas de la ecología. Pero la limitación de esos estudios, que fue apuntada poco más arriba, exigía un uso de esas técnicas mucho más restringidas que las exigidas por la ecología evolucionaria. Ésta reclamaba técnicas de aplicación más amplia y flexible, y fue el progresivo perfeccionamiento de las mismas, producido por su uso, que acabó beneficiando a todos los estudios evolucionarios que exigiesen conocimiento de campo. Y ese era el caso de cualquier investigación encuadrada en el *programa adaptacionista*, más allá de cual fuese el espacio disciplinar en el que ella se estuviese desarrollando.

Pero la ecología contribuyó al desarrollo del *programa adaptacionista* con algo más básico y fundamental que métodos y técnicas para los estudios de campo. Ella también contribuyó a la estandarización de los inevitables e imprescindibles procedimientos de observación directa y a la homogeneización del lenguaje con los que los resultados surgidos de esas observaciones son presentados. La importancia de este último punto ha sido señalada por Claro (cf. 2010, p. 25-7), y creo que se trata realmente de una cuestión relevante: la homogeneización de un lenguaje es también un recurso metodológico. Ella permite la acumulación, la contrastación y el cruzamiento de informaciones. La estandarización de los procedimientos de observación, así como del propio lenguaje en el que ellos son descriptos, permite un examen crítico de la adecuación de dichos procedimientos y facilita su aplicación en diferentes circunstancias por diferentes investigadores.²⁵

La formación de una comunidad de investigadores que habla un lenguaje común, es, ya y por sí misma, un *avance metodológico*. Cuanto mayor es esa comunidad, más confiabilidad y objetividad pueden conquistar los conocimientos por ella producidos. Así, cuantos más naturalistas hayan observado a los seres vivos en sus ambientes naturales, y cuanto más unívoco y preciso sea el lenguaje por medio del cual ellos pueden comunicar sus resultados para someterlos al control de los pares, mayor *objetividad*

²⁵ La estandarización de un lenguaje con el cual describir las condiciones en las que los seres vivos desarrollan sus existencias, nunca hubiese sido una necesidad para los naturalistas de campo anteriores a la revolución darwiniana, pues la meta de su trabajo no era el conocimiento de esas circunstancias, sino la recolección de ejemplares que serían analizados y clasificados en los museos (cf. Caponi, 2006, p. 35-6; 2008a, p. 130-6). Los naturalistas darwinistas que trabajaron en la senda abierta por Henry Bates ya representan un alejamiento de ese modelo, pero es en la ecología en donde realmente se afirmó la figura del *naturalista moderno*. Y es por eso que fue ahí en donde comenzó a estandarizarse un lenguaje para comunicar las más variadas observaciones realizadas en campo. Esa estandarización de un lenguaje con el cual describir lo directamente observado también fue importante en el desarrollo de la medicina (cf. Foucault, 1963, cap. 7).

ganará el saber por ellos producido y acumulado. La ciencia no se escribe en primera persona del singular, lo cual no es más que el corolario de viejas lecciones popperianas y bachelardianas (cf. Bachelard, 1951, p. 216-7; Popper, 1961, p. 170-1) sobre la noción de *objetividad* (cf. Caponi, 1995, p. 75-6; 1996, p. 83-8).

Viejas lecciones que también valen para los naturalistas y que aquí importa rescatar para entender que, en gran medida, la consolidación del *programa adaptacionista* dependió de la conformación de una comunidad de investigadores, una *ciudadela* de naturalistas, dedicados a observar los seres vivos en sus *condiciones naturales de existencia*. En lo que atañe a ese punto, la contribución de los ecólogos fue crucial. Hasta la década de 1960, eran ellos, y no los biólogos evolucionarios, los que llevaban la delantera en ese terreno. Hasta ahí, y haciendo salvedad de los seguidores de Poulton y de los seguidores de Ford, los biólogos evolucionistas habían dedicado más energía al desarrollo del *programa filogenético* y al estudio de los aspectos genéticos de la evolución, que al estudio de sus aspectos ecológicos (cf. Bates, 1960, p. 547).

Así, tanto en razón de sus métodos y técnicas, como en virtud de sus conocimientos positivos, y hasta de su propio lenguaje estandarizado, la ecología le brindó un importante servicio a la biología evolucionaria. Dado cualquier rasgo morfológico o comportamental del que se pudiese sospechar un valor adaptativo, y para cuya presencia en una determinada especie o subespecie se pudiese concebir una explicación por selección natural, la ecología evolucionaria ofrecía todo un saber legitimado, y en progresiva expansión, que podía ser usado para fundamentar, evaluar y eventualmente corroborar esas conjeturas.²⁶ Y ya se sabe como es que en ciencia la producción y la legitimación de resultados se realimenta a sí misma. La extensión exitosa de una técnica de un dominio a otro facilita, a su vez, su extensión a otro dominio conexo; y la aceptación de una explicación para determinado hecho induce a que una explicación semejante sea considerada, y eventualmente aceptada, en el caso de otro hecho también reputado como análogo. Así, cuando el *programa adaptacionista* pudo entrar en esa *escalada de legitimaciones*, tan típica de toda actividad científica, él finalmente se transformó en esa industria de *papers* que hoy continúa prosperando.²⁷

²⁶ En el tercer capítulo de Endler (1986), se puede encontrar una presentación completa de la estructura general de esos métodos. Con todo, para conocer las técnicas de campo que permiten su aplicación es necesario remitirse a los artículos en donde se presentan resultados concretos de investigaciones en campo. Aquí hemos citado varios de ellos, vinculados, sobre todo, con los estudios sobre mimetismo. La obra de Peter Grant (1999) es también un buen ejemplo de los resultados a los que se puede llegar con esos métodos codificados por Endler (cf. Mayr, 1988a, p. 153-4). Sobre los métodos, también Baum & Donoghue (2001); Orzack & Sober (2001); y Abrams (2001).

²⁷ Es en el marco de esa *escalada de legitimaciones*, en donde la analogía juega un papel central tanto en la formulación como en el test de hipótesis, que se debe entender la extensión del *programa adaptacionista* a la paleontología. En la medida en que se pueda establecer una analogía plausible entre una forma extinta y una actual, se puede justificar la explicación adaptacionista de un carácter de la primera, mostrando que ella se *cumple*, ha sido aceptada o

CONCLUSIÓN

Pero fue esa misma *prosperidad*, me parece, la que los dejó empalagados a Gould y Lewontin, llevándolos a decir, en 1979, que “el *programa adaptacionista* había dominado el pensamiento evolucionista de Inglaterra y Estados Unidos durante los últimos cuarenta años” (1979, p. 587). Pienso, en efecto, que esa afirmación es más una expresión de tedio, o de hartazgo, que de rigor histórico. En 1939, es verdad, había comenzado a instalarse la hegemonía de la *nueva síntesis*. Pero en esa época, el *programa adaptacionista*, entendido como una agenda de investigación empírica orientada a determinar las presiones selectivas, que se presumen responsables de gran parte de las estructuras biológicas, apenas medraba en los todavía marginales estudios sobre coloraciones adaptativas. Sólo en la década de 1950 ese programa sería realmente refrendado por los procedimientos metodológicos compatibles con las exigencias de la *nueva síntesis*, y sólo en la década de 1960 él comenzaría esa escalada que, justa o injustamente, Gould y Lewontin criticaron en su artículo de 1979.

Claro, el tango dice que *veinte años no es nada* y, en algunos casos, por lo menos, errar por un poco más que un par de décadas puede no ser demasiado grave. Pero creo que por detrás de la hipérbole de Gould y Lewontin hay dos errores conceptuales que sí me parecen perniciosos. Uno es el de confundir la historia del *programa adaptacionista* con la historia de la validación de la selección natural, y el otro es el de no reconocer que el *programa adaptacionista*, lejos de sostenerse en una convicción dogmática sobre el poder de la selección natural, es el resultado de la lenta maduración de una línea de investigación que, pese a haber sido iniciada por los primeros darwinistas, sólo se consolidó y se acabó de articular después de conquistar una sólida base teórica, metodológica y empírica. Que un libro como el de Endler (1986) haya sido escrito sólo en la década de 1980, habla de lo largo y difícil que fue ese proceso y también denuncia la imprecisión histórica y epistemológica de Lewontin y Gould. Estudiar el pasado de una ciencia puede contribuir a una clarificación de su presente, pero es necesario precaverse de no proyectar las polémicas actuales en ese pasado, por más reciente que él sea. ☞

resulta aceptable, en el caso de la segunda. Así como el desarrollo de la reconstrucción morfológica de los fósiles debió esperar a la consolidación de la anatomía comparada de los seres actuales (cf. Caponi, 2008a, p. 59 y ss.). La posibilidad de formular explicaciones adaptacionistas en el campo de la paleontología, debió esperar la conformación de una *enciclopedia* de estudios adaptacionistas sobre los seres actuales que le pudiese servir como *banco de analogías*.

Gustavo CAPONI

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

ABSTRACT

What we call today the adaptationist program did not play a prominent role in the Evolutionary Biology developed in the XIXth century, and during the first four decades of the XXth century. Until 1940, only studies on animal colorations, fundamentally of insects, were oriented by an adaptationist agenda. During the period 1940-1970, with the developments of ecological genetics of populations and evolutionary ecology this program gained clearer profiles and became consolidated.

KEYWORDS • Adaptationism. Adaptationist program. Ford. Lack. Poulton.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAMS, P. Adaptationism, optimality models, and tests of adaptive scenarios. In: ORZACK, S. & SOBER, E. (Ed.). *Adaptationism and optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. p. 273-302.
- ACOT, P. *Histoire de l'écologie*. Paris: PUF, 1988.
- AGRAVAL, A. et al. Tradeoffs and negative correlation in evolutionary ecology. In: BELL, M. et al. (Ed.). *Evolution since Darwin: the first 150 years*. Sunderland: Sinauer, 2010. p. 243-69.
- ALLAN, R. et al. Mimicry of host cuticular hydrocarbons by salticid spider *cosmophasis bitaeniata* that preys on larvae of tree ants of *oecophylla smaradigna*. *Journal of Chemical Ecology*, 28, 4, p. 835-48, 2002.
- AMUNDSON, R. *The changing role of the embryo in evolutionary thought*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- AXELROD, R. & HAMILTON, W. The evolution of cooperation. In: ROSENBERG, A. & ARP, R. (Ed.). *Philosophy of biology*. Malden: Wiley-Blackwell, 2010 [1981]. p. 257-347.
- BACHELARD, G. *L'activité rationaliste de la physique contemporaine*. Paris: PUF, 1951.
- BAKER, J. The evolution of breeding seasons. In: BEER, G. (Ed.). *Evolution*. Oxford: Oxford at the Clarendon Press, 1938. p. 161-78.
- BARRET, P. (Ed.). *The collected papers of Charles Darwin*. Chicago: The University of Chicago Press, 1977. v. 2.
- BATES, H. Contributions to an insect fauna of the amazon valley. *Transactions of the Linnean Society*, 23, p. 495-566, 1862.
- _____. *The naturalist on the river amazons*. New York: Penguin, 1989 [1863].
- BATES, M. *The nature of natural history*. New York: Scribner, 1950.
- _____. Ecology and evolution. In: TAX, S. (Ed.). *Evolution after Darwin*. Chicago: Chicago University Press, 1960. v. 1. p. 547-68.
- BATESON, W. *Materials for the study of variation treated with especial regard to discontinuity in the origin of species*. London: Macmillan, 1894.

- BAUM, D. & DONOGHUE, M. A likelihood framework for the phylogenetic analysis of adaptation. In: ORZACK, S. & SOBER, E. (Ed.). *Adaptationism and optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. p. 24-44.
- BEER, G. (Ed.). *Evolution*. Oxford: Oxford at the Clarendon Press, 1938.
- BELL, M. et al. (Ed.). *Evolution since Darwin: the first 150 years*. Sunderland: Sinauer, 2010.
- BELT, T. *The naturalist in Nicaragua*. 2 ed. London: Bumpus & Bars, 1888.
- BOCK, W. Ecological aspects of the evolutionary processes. *Zoological Science*, 20, p. 279-89, 2003.
- BOND, A. The evolution of color polymorphism: crypticity, searching images and apostatic selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 38, p. 489-514, 2007.
- BORRADAILE, L. *The animal and its environment: a text-book of the natural history of animals*. London: H. Frowde and Hodder & Stoughton, 1923.
- BOWLER, P. *El eclipse del darwinismo: teorías evolucionistas antidarwinistas en las décadas en torno a 1900*. Barcelona: Labor, 1985.
- _____. *Evolution*. Berkeley: University of California Press, 1989.
- _____. *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.
- _____. Rethinking Darwin's position in the history of science. In: BELL, M. et al. (Ed.). *Evolution since Darwin: the first 150 years*. Sunderland: Sinauer, 2010. p. 31-48.
- BREWER, R. *The science of ecology*. Philadelphia: Saunders, 1994.
- BROWN, J. New approaches and methods in ecology. In: REAL, L. & BROWN, J. (Ed.). *Foundations of ecology: classic papers with commentaries*. Chicago: The University of Chicago Press, 1991. p. 445-55.
- CAIN, A. *Las especies animales y su evolución*. Barcelona: Labor, 1970 [1954].
- _____. The perfection of animals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 36, p. 3-29, 1989 [1964].
- CAIN, J. & RUSE, M. (Ed.). *Descended from Darwin*. Philadelphia: American Philosophical Society, 2009.
- CAMPÓN, F. F. Aranhas que enganam: estratégias de ilusão utilizadas por espécies miméticas. In: GONZAGA, M. et al. (Ed.). *Ecologia e comportamento de aranhas*. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. p. 257-76.
- CANDOLLE, A. *Géographie botanique raisonnée*. Paris: Masson, 1855. t. 1.
- CANDY, R. & GUILFORD, T. The evolution of multimodal warning displays. *Evolutionary Ecology*, 13, 7, 8, p. 655-71, 1999.
- CAPONI, G. Epistemología en clave institucional. *Manuscrito*, 18, 1, p. 65-96, 1995.
- _____. De Viena a Edimburgo: Karl Popper e os dois programas da sociologia do conhecimento. *Reflexão*, 64, p. 77-106, 1996.
- _____. Experimentos en biología evolutiva: ¿qué tienen ellos que los otros no tengan? *Episteme*, 16, p. 61-97, 2003.
- _____. El viviente y su medio: antes y después de Darwin. *Scientiae Studia*, 4, 1, p. 9-43, 2006.
- _____. *Georges Cuvier: un fisiólogo de museo*. México: Unam-Limusa, 2008a.
- _____. De Humboldt a Darwin: una inflexión clave en la historia de la Biogeografía. *Geosul*, 23, 45, p. 27-41, 2008b.
- _____. 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.
- CARO, T. *Antipredator defenses in birds and mammals*. Chicago: University of Chicago Press, 2005a.
- _____. The adaptive significance of colorations in mammals. *BioScience*, 55, 2, p. 125-36, 2005b.

- CARO, T. et al. The colours 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.
- CARPENTER, G. Mimicry, as viewed by professor Shull. *Science*, 85, 2206, p. 356-9, 2006 [1937].
- CARPENTER, G. & FORD, E. *Mimicry*. London: Methuen, 1933.
- CLARO, K. *Introdução à ecologia comportamental*. Rio de Janeiro: Technical Books, 2010.
- CLEMENTS, F. *Research methods in ecology*. Lincoln: Nebraska University, 1905.
- COLLINS, J. Evolutionary ecology and the use of natural selection in ecological theory. 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.
- COTT, H. *Adaptive coloration in animals*. London: Methuen, 1940.
- _____. Allaesthetic selection and its evolutionary aspects. In: HUXLEY, J. et al. (Ed.). *Evolution as a process*. London: Allen & Unwin, 1954. p. 47-70.
- COULTER, J. The theory of natural selection from the stand point of Botany. In: POULTON, E. B. et al. (Org.). *Fifty years of darwinism (modern aspects of evolution)*. New York: Holt & Company, 1909. p. 57-71.
- CRAMER, F. *The method of Darwin*. Chicago: McClurg & Company, 1896.
- CRONIN, H. *The ant and the peacock*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- CROW, J. & SEWALL, W. In: MATTHEW, M. & STEPHENS, C. (Ed.). *Philosophy of biology*. Amsterdam: Elsevier, 2007. p. 87-100.
- CUSHING, P. Myrmecomorphy and myrmecophily in spiders: a review. *Florida Entomologist*, 80, 2, p. 165-93, 1997.
- 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.
- _____. 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.
- _____. *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].
- DAVENPORT, B. Mutation. In: POULTON, E. B. et al. (Org.). *Fifty years of Darwinism (modern aspects of evolution)*. New York: Holt & Company, 1909. p. 160-81.
- DAVIS, D. The giant panda: a morphological study of evolutionary mechanisms. *Fieldiana*, 3, p. 1-339, 1964.
- DAVIES, N. & KREBS, J. *An introduction to behavioral ecology*. 2 ed. Sinauer: Sunderland, 1987.
- _____. The evolution of behavioral ecology. In: DAVIES, N. & KREBS, J. (Ed.). *Behavioral ecology*. 4 ed. Blackwell: Malden, 1997. p. 3-14.
- DAVIES, N. & KREBS, J. (Ed.). *Behavioral ecology*. 4 ed. Blackwell: Malden, 1997.
- DAWKINS, R. *Climbing mount improbable*. London: Penguin, 2006.
- DEAN, B. A case of mimicry outmimicked? Concerning *Kallima* butterflies in museums. *Science*, 16, 412, p. 832-3, 1902.
- DELSOL, M. & EXBRAYAT, J. *L'évolution biologique: faits, théories, épistémologie, philosophie*. Paris: Vrin, 2002.

- DEPEW, D. & WEBER, B. *Darwinism evolving*. Cambridge: MIT Press, 1995.
- DETTNER, K. & LIEPERT, C. Chemical mimicry and camouflage. *Annual Review of Entomology*, 39, 1, p. 129-54, 1994.
- DOBZHANSKY, T. Evolution and environment. In: TAX, S. (Ed.). *Evolution after Darwin*. Chicago: Chicago University Press, 1960. v. 1. p. 403-28.
- DROUIN, J. *L'Écologie et son histoire*. Paris: Flammarion, 1991.
- _____. Darwin et la beauté des fleurs. *Ludus Vitalis*, 17, 32, p. 75-86, 2009.
- EBERHARD, W. Aggressive chemical mimicry by a bolas spider. *Science*, 198, 4322, p. 1173-5, 1977.
- EDMUND, M. Does mimicry of ants reduce predation by wasps on salticid spiders? *Memoirs of the Queensland Museum*, 33, p. 507-12, 1993.
- _____. Why are there good and poor mimics? *Biological Journal of The Linnean Society*, 70, p. 459-66, 2000.
- EDMUND, M. & EDMUND, J. Polymorphic mimicry and natural selection: a reappraisal. *Evolution*, 28, 3, p. 402-7, 1974.
- EIGENMANN, C. Adaptation. In: POULTON, E. B. et al. (Org.). *Fifty years of Darwinism (modern aspects of evolution)*. New York: Holt & Company, 1909. p. 182-208.
- ELTON, C. *Animal ecology*. London: Sidwick & Jackson, 1927.
- _____. Animals numbers and adaptation. In: BEER, G. (Ed.). *Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 1938. p. 127-37.
- EMERSON, A. The evolution of adaptation in population systems. In: TAX, S. (Ed.). *Evolution after Darwin*. Chicago: Chicago University Press, 1960. v. 1. p. 307-48.
- ENDLER, J. *Natural selection in the wild*. Princeton: Princeton University Press, 1986.
- _____. Disruptive and cryptic coloration. *Proceedings of The Royal Society B*, 273, p. 2425-6, 2006.
- _____. Editorial note. *Evolutionary Ecology*, 24, p. 955-6, 2010.
- ENDLER, J. et al. The adaptative significance of ontogenetic colour change in a tropical python. *Biology Letters*, 3, p. 40-3, 2007.
- FORD, E. The genetic basis of adaptation. In: BEER, G. (Ed.). *Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 1938. p. 43-55.
- _____. Problems in the evolution of geographical races. In: HUXLEY, J. et al. (Ed.). *Evolution as a process*. London: Allen & Unwin, 1954. p. 99-108.
- _____. Evolution in progress. In: TAX, S. (Ed.). *Evolution after Darwin*. Chicago: Chicago University Press, 1960. v. 1. p. 181-96.
- _____. *Ecological genetics*. 4 ed. London: Chapman & Hall, 1975.
- _____. *Genética e adaptação*. São Paulo: Edusp, 1980a.
- _____. Some recollections pertaining to the evolutionary synthesis. In: MAYR, E. & PROVINE, W. (Ed.). *The evolutionary synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 1980b. p. 341-2.
- _____. *Taking genetics into the countryside*. London: Weinfeld & Nicolson, 1981.
- FORD, E. & DOWDESWELL, W. Ecological genetics of *Maniola jurtina* L. of the Isles of Scilly. *Heredity*, 9, 2, p. 265-72, 1955.
- FORD, E. et al. Evolutionary studies on *Maniola jurtina*: the isles of Scilly, 1958-1959. *Heredity*, 19, 3, p. 471-88. 1964.
- FOUCAULT, M. *Naissance de la clinique*. Paris: PUF, 1963.
- FRANKS, D. & NOBLE, J. Batesian mimics influence mimicry ring evolution. *Proceedings of the Royal Society B*, 271, p. 191-6, 2004.
- FUTUYMA, D. Reflections on reflections: ecology and evolutionary ecology. *Journal of the History of Biology*, 19, 2, p. 303-12, 1986.
- _____. Evolutionary biology: 150 years of progress. In: BELL, M. et al. (Ed.). *Evolution since Darwin: the first 150 years*. Sunderland: Sinauer, 2010. p. 3-30.

- GAUSE, G. *The struggle for existence*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1934.
- GAYON, J. *Darwin et l'après-Darwin*. Paris: Kimé, 1992.
- _____. Hasard et évolution. In: GUYADER, H. (Ed.). *L'évolution*. Paris: Pour la Science, 1998. p. 12-4.
- _____. Prefacio a Delisle, R. *Les philosophies du néo-darwinisme*. Paris: Puf, 2009. p. 1-5.
- GHISELIN, M. *El triunfo de Darwin*. Madrid: Cátedra, 1983.
- GLICK, T. & KOHN, D. *Charles Darwin: on evolution*. Indianapolis: Hackett, 1996.
- GONZAGA, M. et al. (Ed.). *Ecologia e comportamento de aranhas*. Rio de Janeiro: Interciência, 2007.
- GOULD, S. El pulgar del panda. In: _____. *El pulgar del panda*. Madrid: Blume, 1983. p. 17-26.
- _____. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Harvard University Press, 2002.
- GOULD, S. & LEWONTIN, R. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of The Royal Society B*, 205, p. 581-98, 1979.
- GOULD, S. & VRBA, E. Exaptation: a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8, 1. p.4-15, 1982.
- GOUYON, P. et al. J. *Les avatars du gène: la théorie néodarwinienne de l'évolution*. Paris: Belin, 1997.
- GRANT, P. Recent research on the evolution of land birds on the Galapagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 21, 1, 2, p. 113-36, 1984.
- _____. La sélection naturelle et les pinsons de Darwin. In: GUYADER, H. (Ed.). *L'évolution*. Paris: Pour la Science, 1998. p. 180-6.
- _____. *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton: Princeton University Press, 1999.
- _____. What does it mean to be a naturalist at the end of the Twentieth Century? *The American Naturalist*, 155, 1, p. 1-12, 2000.
- GRENE, M. & DEPEW, D. *The philosophy of biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.
- GUALTIERI, R. *Evolucionismo no Brasil: ciência e educação nos museus, 1870-1915*. São Paulo: Livraria da Física, 2009.
- GUYADER, H. (Ed.). *L'évolution*. Paris: Pour la Science, 1998.
- HAECKEL, E. *Generelle morphologie der organismen*. Berlin: Reimer, 1866. v. 2.
- _____. *Historia de la creación de los seres organizados según leyes naturales*. Buenos Aires: Americana, 1947 [1868].
- HAGEN, J. Retelling experiments: H.B.D. Kettlewell's studies of industrial melanism in peppered moths. *Biology & Philosophy*, 14, p. 38-54, 1999.
- HALDANE, J. B. S. *The causes of evolution*. Princeton: Princeton University Press, 1990 [1932].
- HOLEN, O. & JOHNSTON, R. Context-dependent discrimination and the evolution of mimicry. *American Naturalist*, 167, 3, p. 377-89, 2006.
- HOQUET, T. Darwin teleologist? Design in the orchids. *Comptes rendues biologiques*, 333, p. 119-28, 2010.
- HULL, D. & RUSE, M. (Ed.). *Companion to the philosophy of biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- HUMBOLDT, A. *Essai sur le géographie des plantes*. In: HUMBOLDT, A. & BONPLAND, A. *Voyage de Humboldt y Bonpland*. Paris: Lebrault & Schoell, 1805. v. 15. p. 13-35.
- HUMBOLDT, A. & BONPLAND, A. *Voyage de Humboldt y Bonpland*. Paris: Lebrault & Schoell, 1805. v. 15.
- HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalía or why are there so many kinds of animals. *American Naturalist*, 93, 870, p. 145-59, 1959.
- _____. *The ecological theater and the evolutionary play*. New Haven: Yale University Press, 1965.
- HUXLEY, J. The evolutionary process. In: HUXLEY, J. et al. (Ed.). *Evolution as a process*. London: Allen & Unwin, 1954. p. 1-23.
- _____. Morphism and evolution. *Heredity*, 9, 1, p. 1-51, 1955.
- _____. Semejanzas inesperadas en los seres vivos. In: _____. *Nuevos odres para vino nuevo*. Buenos Aires: Hermes, 1959. p. 162-82.
- _____. *La evolución*. Buenos Aires: Losada, 1965 [1943].
- HUXLEY, J. et al. (Ed.). *Evolution as a process*. London: Allen & Unwin, 1954.

- KELLER, D. & GOLLEY, F. Ecology and evolution. In: _____. & _____. (Ed.). *The philosophy of ecology*. Athens: The University of Georgia Press, 2000. p. 233-46.
- _____. & _____. (Ed.). *The philosophy of ecology*. Athens: The University of Georgia Press, 2000.
- KELLOGG, V. *Darwinism to-day*. New York: Henry Holt & Company, 1907.
- KETTLEWELL, H. Selection experiments on industrial melanism in the lepidoptera. *Heredity*, 9, 3, p. 323-42, 1955.
- _____. Further selection experiments on industrial melanism in the lepidoptera. *Heredity*, 10, 3, p. 287-301, 1956a.
- _____. A resumé of investigations on the evolution of melanism in the lepidoptera. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 145, p. 297-303, 1956b.
- KINGSLAND, S. Defining Ecology as a science. In: REAL, L. & BROWN, J. (Ed.). *Foundations of ecology: classic papers with comentaries*. Chicago: The University of Chicago Press, 1991. p. 1-13.
- KOKKO, H. & JENNIONS, M. Behavioral ecology: the natural history of evolutionary theory. In: BELL, M. et al. (Ed.). *Evolution since Darwin: the first 150 years*. Sunderland: Sinauer, 2010. p. 291-318.
- LACK, D. *Darwin's finches*. Cambridge: University Press, 1947.
- _____. *Natural regulation of animal numbers*. Oxford: Oxford University Press, 1954a.
- _____. The evolution of reproductive rate. In: HUXLEY, J. et al. (Ed.). *Evolution as a process*. London: Allen & Unwin, 1954b. p. 143-56.
- _____. Evolutionary ecology. *Journal of Ecology*, 53, 2, p. 237-45, 1965.
- _____. Prefacio a la segunda edición de *Darwin's finches*. In: _____. *Darwin's finches*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983 [1961]. p. XII.
- LARGENT, M. The so-called eclipse of darwinism. In: CAIN, J. & RUSE, M. (Ed.). *Descended from Darwin*. Philadelphia: American Philosophical Society, 2009. p. 3-21.
- LEIBOLD, M. & WOOTON, T. Introducción. In: ELTON, C. *Animal ecology*. Chicago: The University of Chicago Press, 2001. p. XIX-LVI.
- LEIGH, E. Introducción. In: HALDANE, J. B. S. *The causes of evolution*. Princeton: Princeton University Press, 1990 [1932]. p. IX-XXVI.
- LEWONTIN, R. Theoretical population genetics in the evolutionary synthesis. In: MAYR, E. & PROVINE, W. (Ed.). *The evolutionary synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 1980. p. 56-68.
- LUBCHENCO, J. & REAL, L. Manipulative experiments as test of ecological theory. In: REAL, L. & BROWN, J. (Ed.). *Foundations of ecology: classic papers with comentaries*. Chicago: The University of Chicago Press, 1991. p. 715-33.
- MACDOUGAL, B. The direct influence of environment. In: POULTON, E. B. et al. (Org.). *Fifty years of Darwinism (modern aspects of evolution)*. New York: Holt & Company, 1909. p. 114-42.
- MAIA, N. F. *De Darwin à teoria sintética*. São Paulo: EDUSP, 1988.
- MALLET, J. & JORON, M. Evolution of diversity in warning color and mimicry. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, p. 201-33, 1982.
- MASON, F. (Ed.). *Creation by evolution*. New York: Macmillan, 1928.
- MATEOS, I. L. *Historia de la biología*. México: AGT Editora, 2000.
- MATTHEN, M. & STEPHENS, C. (Ed.). *Philosophy of biology*. Amsterdam: Elsevier, 2007.
- MAYNARD SMITH, J. La evolución del comportamiento. In: _____. *Evolución*. Barcelona: Labor, 1979. p. 115-26.
- MAYR, E. *Systematics and the origin of species*. New York: Columbia University Press, 1942.
- _____. *Cause and effect in biology*. *Science*, 134, p. 1501-6, 1961.
- _____. Some thoughts on the history of evolutionary synthesis. In: MAYR, E. & PROVINE, W. (Ed.). *The evolutionary synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 1980. p. 1-50.

- MAYR, E. How to carry out the *adaptationist program*? In: _____. *Toward a new philosophy of biology*. Cambridge: Harvard University Press, 1988a. p. 148-60.
- _____. Adaptation and selection. In: _____. *Toward a new philosophy of biology*. Cambridge: Harvard University Press, 1988b. p. 133-47.
- _____. *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Barcelona: Crítica, 1992.
- _____. *Así es la biología*. Madrid: Debate, 1998.
- MAYR, E. & PROVINE, W. (Ed.). *The evolutionary synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 1980.
- MAYHEW, P. *Discovering evolutionary ecology. Bringing together ecology and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2006.
- McSHEA, D. & BRANDON, R. *Biology's first law*. Chicago: The University of Chicago Press, 2010.
- MILLSTEIN, R. Concepts of drift and selection in the great snail debate of the 1950s and early 1960s. In: CAIN, J. & RUSE, M. (Ed.). *Descended from Darwin*. Philadelphia: American Philosophical Society, 2009. p. 271-98.
- MILLSTEIN, R. & SKIPPER JR., R. Populations genetics. In: HULL, D. & RUSE, M. (Ed.). *Companion to the philosophy of biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. p. 22-43.
- MORGAN, T. *Evolution and adaptation*. New York: The Macmillan Company, 1908.
- _____. *Critique of the theory of evolution*. Princeton: Princeton University Press, 1916.
- MÜLLER, F. Ituna and Thyridia: a remarkable case of mimicry in butterflies. *Transactions of the Entomological Society of London*, p. xx-xxix, 1879.
- NICHOLSON, A. The role of population dynamics in natural selection. In: TAX, S. (Ed.). *Evolution after Darwin*. Chicago: Chicago University Press, 1960. v. 1. p. 477-522.
- NILSSON, D. & PELGER, S. A pessimistic estimate of the time required for an eye evolve. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 256, p. 53-8, 1994.
- ORIAN, G. Natural selection and ecological theory. *The American Naturalist*, 96, 890, p. 257-63, 1962.
- ORZACK, S. & SOBER, E. (Ed.). *Adaptationism and optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- _____. & _____. Adaptation, phylogenetic inertia, and the method of controlled comparisons. In: _____. & _____. (Ed.). *Adaptationism and optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. p. 45-63.
- OSBORN, H. Darwin and Paleontology. In: POULTON, E. B. et al. (Org.). *Fifty years of darwinism (modern aspects of evolution)*. New York: Holt & Company, 1909. p. 209-50.
- PASTEUR, G. A classificatory review of mimicry systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, p. 169-99, 1982.
- PECKHAM, E. Protective resemblances in spiders. *Occasional papers of the natural history society of Wisconsin*, 1, 2, p. 61-113, 1889.
- PENNING, D. & MULLEN, S. Mimics without models: causes and consequences of allopatry in batesian mimicry complexes. *Proceedings of the Royal Society B*, 277, p. 2577-85, 2010.
- PIÑERO, J. L. *La anatomía comparada antes y después del darwinismo*. Madrid: Akal, 41, 1992. (Historia de la Ciencia y de la Técnica Akal).
- PIRES, F. A. *Fundamentos históricos da ecologia*. Ribeirão Preto: Hólos, 1999.
- POPPER, K. *Miseria del historicismo*. Madrid: Taurus, 1961.
- POULTON, E. *The colours of animals*. New York: Appleton, 1890.
- _____. Mimicry in butterflies of the genus hypolimnas and its bearing on older and more recent theories of mimicry. *Science*, 6, 144, p. 516-8, 1897.
- _____. Mutation, mendelism and natural selection. In: _____. *Essays on evolution*. Oxford: Clarendon Press, 1908a. p. v-XLVIII.
- _____. Mimicry and natural selection. In: _____. *Essays on evolution*. Oxford: Clarendon Press, 1908b. p. 271-92.

- POULTON, E. The place of mimicry in a scheme of defensive coloration. In: _____. *Essays on evolution*. Oxford: Clarendon Press, 1908c. p. 293-382.
- _____. Natural selection and the cause of mimetic resemblance and common warning colours. In: _____. *Essays on evolution*. Oxford: Clarendon Press, 1908d. p. 220-70.
- _____. Thomas H. Huxley and the theory of natural selection. In: _____. *Essays on evolution*. Oxford: Clarendon Press, 1908e. p. 193-219.
- _____. Butterflies and moths as evidence of evolution. In: MASON, F. (Ed.). *Creation by evolution*. New York: Macmillan, 1928. p. 174-85.
- _____. Insect adaptation as evidence of evolution by natural selection. In: BEER, G. (Ed.). *Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 1938. p. 1-10.
- POULTON, E. B. et al. (Org.). *Fifty years of darwinism (modern aspects of evolution)*. New York: Holt & Company, 1909. p. 57-71.
- PUNNETT, R. *Mimicry in butterflies*. Cambridge: Cambridge University Press, 1915.
- REAL, L. & BROWN, J. (Ed.). *Foundations of ecology: classic papers with comentaries*. Chicago: The University of Chicago Press, 1991.
- RENK, J. & SERVAIS, V. *L'éthologie: histoire naturelle du comportement*. Paris: Seuil, 2002.
- RICHARDS, R. *The tragic sense of life*. Chicago: The University of Chicago Press, 2008.
- RIDLEY, M. (Ed.). *Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 1997.
- ROBSON, G. & RICHARDS, O. *The variation of animals in nature*. London: Longmans, 1936.
- ROQUETE PINTO, E. Gloria sem rumor. In: _____. *Fritz Müller: reflexões biográficas*. Blumenau: Cultura em Movimento, 2000 [1929]. p. 13-49.
- ROSENBERG, A. & ARP, R. (Ed.). *Philosophy of biology*. Malden: Wiley-Blackwell, 2010.
- RUDGE, D. Taking the peppered moth with a grain of salt. *Biology & Philosophy*, 14, p. 9-37, 1999.
- _____. Kettlewell's research, 1934-1961. In: CAIN, J. & RUSE, M. (Ed.). *Descended from Darwin*. Philadelphia: American Philosophical Society, 2009. p. 243-70.
- RUSE, M. *La revolución darwinista*. Madrid: Alianza, 1983.
- _____. *Monad to man*. Cambridge: Harvard University Press, 1996.
- _____. *Darwinism and its discontents*. Cambridge: Cambridge University Press, 2006.
- RUSSELL, E. S. *Form and function*. London: Murray, 1916.
- RUXTON, G. & HIGGINSON, A. Optimal defensive coloration strategies during the growth period of prey. *Evolution*, 64, 1, p. 53-67, 2009.
- SAPP, J. *Genesis: the evolution of biology*. Oxford: Oxford University Press, 2003.
- 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.
- SHEPPARD, P. Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Heredity*, 5, 1, p. 125-34, 1951.
- _____. Evolution in bisexually reproducing organism. In: HUXLEY, J. et al. (Ed.). *Evolution as a process*. London: Allen & Unwin, 1954. p. 201-18.
- _____. *Selección natural y herencia*. Barcelona: Labor, 1973 [1958].
- SHEPPARD, P. & CAIN, A. Selection in polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. *Heredity*, 4, 3, p. 275-94, 1950.
- SHEPPARD, P. & CLARKE, C. The evolution of mimicry in the butterfly *Papilio dardanus*. *Heredity*, 14, 1-2, p. 163-73, 1960.
- SHULL, F. *Evolution*. New York: McGraw-Hill Book Company, 1936.
- _____. The needs of the mimicry theory. *Science*, 85, 2212, p. 496-8, 2006 [1937].
- SKIPPER JR., R. *Revisiting the Fisher-Wright controversy*. In: CAIN, J. & RUSE, M. (Ed.). *Descended from Darwin*. Philadelphia: American Philosophical Society, 2009. p. 299-322.

- SLATER, P. *Introducción a la etología*. Barcelona: Crítica, 1988.
- SMITH, C. & BECCALONI, G. (Ed.). *Natural selection and beyond: the intellectual legacy of Alfred Russel Wallace*. Oxford: Oxford University Press, 2008.
- SOUTHERN, H. Mimicry in cuckoos' eggs. In: HUXLEY, J. et al. (Ed.). *Evolution as a process*. London: Allen & Unwin, 1954. p. 219-32.
- SPEED, M. Batesian, quasi-Batesian or Müllerian mimicry? Theory and data in mimicry research. *Evolutionary Ecology*, 13, 7, 8, p. 755-76, 1999.
- SPEED, M. & RUXTON, G. A taste for mimicry. *Nature*, 433, p. 205-6, 2005.
- SPEED, M. & TURNER, J. How weird can mimicry get? *Evolutionary Ecology*, 13, 7, 8, p. 807-27, 1999.
- STAUFFER, R. Haeckel, Darwin and ecology. *Quarterly Review of Biology*, 32, 2, p. 138-44, 1957.
- STUTCHBURY, B. & MORTON, E. *Behavioral ecology of tropical birds*. Amsterdam: Elsevier, 2001.
- TAX, S. (Ed.). *Evolution after Darwin*. Chicago: Chicago University Press, 1960. v. 1.
- TINBERGEN, N. The origin and evolution of courtship and threat display. In: HUXLEY, J. et al. (Ed.). *Evolution as a process*. London: Allen & Unwin, 1954. p. 233-51.
- _____. Behavior, systematics, and natural selection. In: TAX, S. (Ed.). *Evolution after Darwin*. Chicago: Chicago University Press, 1960. v. 1. p. 595-614.
- _____. La eliminación de la cáscara de huevo por la gaviota reidora (común), *larus ridibundus L.* Una componente conductual del camuflaje. In: _____. *Estudios de etología*. Alianza: Madrid, 1975 [1961]. v. 1. p. 267-317.
- _____. *Naturalistas curiosos*. Barcelona: Salvat, 1986 [1958].
- TRAVIS, A. Raphael Meldola and the nineteenth-century neo Darwinians. *Journal for the General Philosophy of Science*, 41, p. 143-72, 2010.
- WALLACE, A. R. Mimicry, and other protective resemblances among animals. In: _____. *Contributions to the theory of natural selection*. London: Macmillan, 1871. p. 45-129.
- _____. *Darwinism: an exposition of the theory of natural selection with some of its applications*. New York: Macmillan, 1889.
- _____. On the tendency of varieties to depart in definitively from the original type. In: BARRETT, P. (Ed.). *Collected papers of Charles Darwin*. Chicago: The University of Chicago Press, 1977 [1858]. v. 2. p. 10-8.
- WEISMANN, A. *Studies in the theory of descent*. London: Low, Marston, Searle & Rivington, 1882. v. 2.
- WEST, D. *Fritz Müller: a naturalist in Brazil*. Blacksburg: Pocahontas Press, 2003.
- WHEELER, W. The evolution of ants. In: MASON, F. (Ed.). *Creation by evolution*. New York: Macmillan, 1928. p. 210-24.
- WICKLER, W. *Mimicry in plants and animals*. New York: McGraw-Hill Book Company, 1968.
- WILSON, E. *Sociobiología*. Barcelona: Omega, 1980.
- WRIGHT, S. Physiological genetics, ecology of populations, and natural selection. In: TAX, S. (Ed.). *Evolution after Darwin*. Chicago: Chicago University Press, 1960. v. 1. p. 429-76.
- _____. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection on evolution In: RIDLEY, M. (Ed.). *Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 1997 [1932]. p. 32-40.