

# UN REPASO A LA HISTORIA DEL PENSAMIENTO EVOLUTIVO Y SUS HITOS

TRABAJO DE FIN DE GRADO

GRADO EN BIOLOGÍA

CURSO 2021-2022

Autor: José Carmelo del Castillo Delgado

Tutora: Ana María Rincón Romero



## Índice

1. Resumen .....	1
2. Introducción .....	1
3. Primeros registros del pensamiento evolutivo .....	2
4. Un marco propicio: la Ilustración.....	5
5. Evolución predarwiniana.....	8
6. La teoría evolutiva de Darwin .....	13
7. El darwinismo en Europa .....	16
8. Síntesis evolutiva y neodarwinismo .....	17
9. Etapa postsintética.....	19
10. El pensamiento evolutivo actual .....	20
11. Conclusiones .....	21
12. Bibliografía.....	24

## 1. Resumen

Este trabajo se presenta como un recorrido por la historia del pensamiento evolutivo, entendido como el conjunto de ideas o teorías expuestas para intentar hallar un origen y trayecto de los seres vivos desde su aparición hasta la actualidad. Para ello este estudio se remonta al s.VII a.C. y se lleva a cabo un análisis de las aportaciones e hitos que contribuyen a crear el paradigma de cada época en occidente, con lo que se consigue poner de manifiesto la oscilación cíclica entre dos marcos de pensamiento opuestos, uno diversificador y otro canonizador, que se repiten hasta nuestros días.

## 2. Introducción

Desde que el ser humano se conoce como especie, ha querido comprender el origen de los animales que le rodean, de las plantas, de su propio mundo y de sí mismo. En este sentido, no siempre se ha tenido acceso a conocimientos apropiados para poder entender el origen de la vida y su trayecto hasta el punto en que nos encontramos, por lo que en las primeras civilizaciones de las que se tiene constancia las explicaciones propuestas hacían alusión frecuentemente a intrincadas cosmogonías, mitos y leyendas. Posteriormente, y con la base de la filosofía y las ciencias, el ser humano ha tratado de encontrar respuestas a este mismo problema, tarea que se extiende hasta nuestros días. Esa constante pregunta sobre el proceso que ha seguido el mundo y los organismos vivos desde sus inicios hasta el momento en que nos encontramos es lo que se puede definir como pensamiento evolutivo [1] y se puede considerar más apropiado cuando se aplica a una sociedad o parte de ella. Pero para entender el pensamiento evolutivo actual, resulta especialmente interesante conocer el que reinaba en los años previos, y para ello es aconsejable comprender a su vez el pensamiento evolutivo anterior. Se llega así a la conclusión de que entendiendo la historia del pensamiento evolutivo resulta más completo y accesible el entendimiento del actual paradigma.

El término “**evolución**” fue creado por Charles Darwin (1809-1882) en la segunda mitad del S.XIX, de modo que estaríamos cayendo en un error al hablar de teorías evolutivas previas a esta fecha. Sin embargo, el fenómeno de la evolución en su sentido natural, no como teoría o conjunto de hipótesis, sino como proceso que modifica las

especies y las conduce al estado actual a lo largo de sucesivas generaciones, ha tenido lugar en nuestro planeta desde que se originó la vida [2, 3].

Es por estos motivos que, para poder llevar a cabo un estudio de la historia del pensamiento evolutivo, resulta necesario remontarse a los primeros registros conocidos sobre este asunto y repasar los diferentes paradigmas que han existido, además de los principales hitos teóricos que han ido guiando el camino del pensamiento. En los siguientes apartados de este trabajo se explican las principales características de las principales etapas por las que ha pasado el pensamiento evolutivo, así como su impacto en la sociedad y el contexto sociocultural en el que tuvieron lugar.

### **3. Primeros registros del pensamiento evolutivo**

La historia del pensamiento evolutivo se puede considerar tan antigua como el propio ser humano, aunque en la mayoría de las culturas precientíficas se caracteriza por apoyarse sobre principios religiosos o mitos. Para empezar a abordar el tema de estudio, y como casi siempre que se analiza la historia del pensamiento humano, es necesario remontarse a los célebres filósofos griegos, s.VII-V a.C., quienes están considerados como los primeros en generar posibles explicaciones racionales a los fenómenos de la naturaleza, las cuales se enmarcan en el ámbito de lo físico y no de lo espiritual y anteponen lo material a lo sobrenatural como medio de explicar la realidad. Este grupo de filósofos, conocidos comúnmente como **presocráticos**, prestó especial atención a los orígenes del universo, la Tierra o la vida, pero no llegó a plantear la existencia de cambios en las especies a lo largo de las generaciones, por lo que se puede afirmar que el concepto de evolución no formaba parte de su imaginario aunque sí manejaron aspectos relacionados con la evolución, como el tiempo ilimitado, cambios ambientales o generación espontánea, pero lamentablemente su interés en ellos decayó y se estancó [4].

Posteriormente, bajo la principal influencia de Pitágoras el interés se centró en las matemáticas y la geometría, conduciendo hacia la búsqueda de la esencia última de todas las cosas que subyace a la realidad cambiante de la naturaleza. De esta forma se desarrolló el **esencialismo**, que choca frontalmente con cualquier forma de variabilidad o cambio, conceptos completamente necesarios en el pensamiento evolucionista. Esta postura encuentra a Platón como su principal representante, el cual sentó las bases del pensamiento evolutivo (claramente antievolucionista) de los siguientes 2000 años. Estas

son el esencialismo, la existencia de una armonía propia del cosmos que no debe ser alterada, sustitución de la generación espontánea por un demiurgo o creador original y el énfasis en la existencia de una parte incorpórea en los seres vivos conocida como alma [4, 5, 6].

Aristóteles, considerado frecuentemente el primer gran naturalista conocido, hizo también aportaciones al pensamiento evolutivo, siendo el primer filósofo en observar una gradación en los seres vivos que, para él, abarcaba desde los objetos inanimados hasta el ser humano, incluyendo a los vegetales en su trayecto. Esta visión supondría la primera piedra del concepto de *Scala Naturae*, que no tendría su desarrollo y esplendor hasta el Renacimiento.

Sin embargo, las aportaciones de Aristóteles al pensamiento evolutivo no tuvieron demasiada relevancia en su época, pero sí posteriormente, ya que al ser discípulo de Platón y por ello estar fuertemente unido a sus ideas, no llegó a abandonar su visión esencialista del universo [4, 6, 7].

No es hasta el inicio de la Edad Media, con la caída del Imperio Romano, cuando se produce un gran cambio de paradigma social y espiritual; la llegada del **cristianismo** como nueva ideología fomenta activamente un cambio en la concepción social del mundo, y tanto así del origen de la vida y su transcurso a lo largo del tiempo. Se instauraron los **dogmas cristianos**, eliminándose la libertad de pensamiento en muchos ámbitos, entre ellos, el origen del universo o la edad de la Tierra. En ambos casos, los dogmas no permiten contemplar ninguna clase de cambio evolutivo, cometido que se logra situando a un creador omnisciente en el centro del problema y una recentísima creación del propio universo por su parte, lo que anula cualquier tipo de cambio a lo largo del tiempo y, por tanto, la posibilidad del surgimiento de ideas evolucionistas.

Pese a que esta supresión de la libertad de pensamiento no fue tan severa en un principio, la ideología pronto toma poder y endurece su dogmatismo llevando a la sociedad occidental a un marcado estancamiento intelectual que se mantuvo y afianzó a lo largo de toda la Edad Media, llegando a una visión del universo diseñado hasta sus **mínimos detalles** por un creador inteligente, en donde todo lo creado es estático e inmutable en el tiempo.

Exceptuando leves variaciones, el paradigma no cambió hasta la llegada del Renacimiento, periodo en el que tiene lugar la conocida como **revolución científica de**

**los siglos XVI y XVII**, que pese a afectar casi exclusivamente a ciencias físicas, plantea un nuevo contexto renovador en el ámbito científico caracterizado por tres principales hitos:

- 1- Los recientes avances en astronomía de la época propiciaron la percepción de la infinitud del espacio, lo que sembró una semilla de la posible inmensidad del tiempo [8].
- 2- La constatación de la geología como ciencia en occidente y la comprensión de que la Tierra había estado sometida en el pasado a importantes cambios. Además, los nuevos descubrimientos sobre sedimentos, vulcanismo y plegamientos contribuyeron a la aceptación de la idea de la vasta edad del planeta [9].
- 3- El auge de los viajes de exploración por parte de estudiosos europeos con el descubrimiento de América como punto de partida facilitó el conocimiento de la enorme biodiversidad, lo que, junto con el estudio del registro fósil promovió el entendimiento del relato bíblico de forma no literal [4, 6].

Aunque por separado cada uno de estos avances entraña gran relevancia, es en conjunto cuando realmente tienen la capacidad de reducir las restricciones del paradigma evolutivo hasta la época. Mientras que todos los grandes científicos de los inicios de la Edad Moderna, como Newton, Descartes o Pascal, eran estrictamente creacionistas y fijistas en cuanto al diseño del creador; el colectivo científico de los siglos XVI y XVII experimenta una relajación en la rigurosidad del creacionismo que defienden. De este modo tanto en ciencia como en filosofía se sustituye la concepción de un dios presente en todos los detalles por uno que, aun siendo creador y por tanto **causa primaria**, deja el mundo a merced de las leyes universales o **causas secundarias**. Se establece por primera vez esta dualidad de causas, las cuales son de enorme importancia de cara a ofrecer la posibilidad de incluir el cambio en el diseño del mundo [4, 6, 7, 9].

Para terminar, y como consecuencia de los nuevos descubrimientos relativos al registro fósil y la estratigrafía, Robert Hooke (1635-1703) y Nicolás Steno (1638-1686) llegaron a la conclusión de que los estratos más bajos presentan especies fósiles más antiguas que los estratos superiores. Es aquí cuando se deja ver por primera vez de forma clara la existencia de una secuencia temporal de gran escala y, por consiguiente, la existencia de una **historia de la vida** en nuestro planeta [4]. Supone una de las grandes aportaciones a la ciencia del s. XVII.

En la siguiente tabla se sintetizan las principales concepciones evolutivas e hitos presentes en cada época (tabla 1).

**Tabla 1.** Principales concepciones relativas al pensamiento evolutivo entre los siglos VII a.C. y XVII.

Periodo histórico	Concepciones del pensamiento evolutivo
Edad Antigua (filósofos griegos)	Convivencia de enfoques no sobrenaturales con la existencia de un demiurgo y el concepto de alma.
	Fundamentalmente esencialistas.
	Primera aproximación a lo que posteriormente se conocería como <i>Scala Naturae</i> , que implica cierta variación de los organismos en el tiempo.
Edad Media	Instauración de los dogmas cristianos.
	Supresión de la libertad de pensamiento evolutivo.
	Universo diseñado hasta sus mínimos detalles por un creador inteligente.
	Gran estancamiento intelectual.
Revolución científica de los S. XVI y XVII (Edad Moderna)	Avances en astronomía que apuntan hacia las grandes dimensiones del espacio y el tiempo.
	Establecimiento de la geología como ciencia, permitiendo empezar a comprender los grandes cambios del pasado en la Tierra y la gran edad del planeta.
	Se vislumbra la enorme biodiversidad, que junto con el estudio del registro fósil promueve el entendimiento del relato bíblico de forma menos literal y la aceptación de una historia de la vida.
	Sustitución de un creador presente en todos los detalles por uno que actúa como causa primaria (creación), mientras que el mundo lo gobiernan las causas secundarias (leyes universales).

Elaboración propia [4, 5, 6, 7, 8, 9].

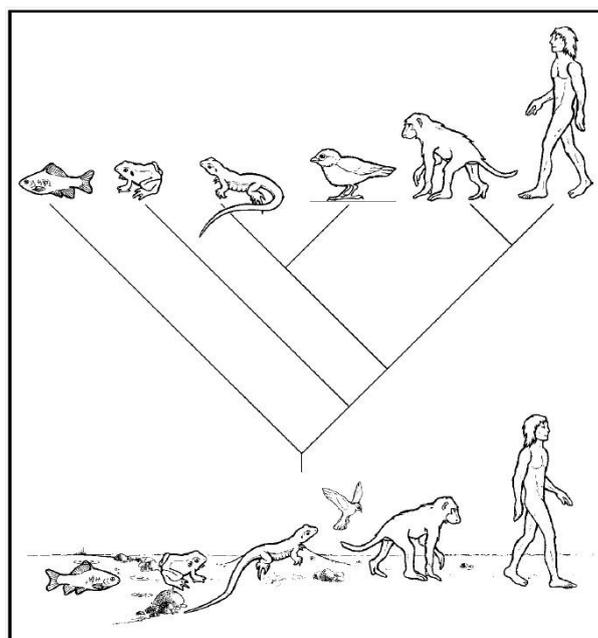
#### 4. Un marco propicio: la Ilustración

En el siglo XVIII se comenzó a esbozar en las mentes más avanzadas el camino hacia una visión cambiante del mundo relacionada con el concepto de evolución. Y es que, una vez más, este avance en el pensamiento evolutivo se enmarca en un periodo de grandes transformaciones sociales en el que se cuestiona intensamente el feudalismo o las dinastías de inspiración divina, y el concepto de “**progreso**” de la **Ilustración** se hace

con buena parte del protagonismo en los escritos de los naturalistas de la época. Esto, sin duda, viene favorecido por la corriente renovadora de los dos anteriores siglos, en los que la creencia en un mundo estable dentro de las ciencias naturales había perdido notablemente su popularidad [10]. Esta situación en la que las ideologías sociales y políticas tienen una clara influencia sobre las teorías científicas y filosóficas es lo que se conoce como **externalismo**, fenómeno que se muestra con evidencia en la época ilustrada. Sin embargo, el externalismo no dispone de fuerza suficiente para generar un pensamiento evolucionista entre los naturalistas.

Durante este siglo, el progreso como concepto rige casi todos los ámbitos intelectuales, pero presenta características que aún son incompatibles con un enfoque evolucionista. El desarrollo de potencialidades sin cambios reales en la esencia o la tendencia instintiva hacia la perfección, son ejemplos de la concepción de progreso defendida por autores como Leibniz, que está claramente reñida con evidencias naturales como la extinción de especies o taxones enteros [6].

Este progreso ilustrado se muestra entonces en consonancia con el concepto de la *Scala Naturae* (Fig. 1), que recupera popularidad entre los pensadores y funciona a modo de freno frente al externalismo, quedando este demasiado simplificado como para promover la creación de una teoría evolutiva entre los grandes científicos de la Ilustración.



**Figura 1.** Abajo, representación del cambio de las especies en la *Scala Naturae* concordante con el progreso ilustrado. Arriba, visión filogenética en la que hay una ramificación evolutiva sin encadenamiento directo entre sus componentes o tendencia hacia un objetivo preestablecido. Ilustración de Juan J. Luque Larena [4].

Aunque también tuvieron lugar en este periodo de la historia algunos avances de gran repercusión en las ciencias que allanarían el camino a científicos posteriores como Lamarck. Sin duda, uno de los grandes autores del S.XVIII es Buffon, quien teorizó sobre el trabajo de Linneo publicando su monumental obra “*Histoire Naturelle*”. A pesar de mantenerse anclado a un concepto de especie inmutable que le impidió pensar en la posibilidad de evolución, abordó problemas a los que se enfrentarían las teorías evolutivas en el futuro (concepto de especie, distribución geográfica, causas de extinción, etc.), inició la disciplina de la **anatomía comparada** y **fundó la biogeografía**, dos grandes fuentes de evidencias a favor de la evolución. También favoreció la aceptación de una escala temporal vastísima y elevó la historia natural a la categoría de ciencia [6, 11, 12].

Por su parte, Linneo contribuyó a sustentar las teorías evolutivas posteriores desarrollando su conocido **sistema jerárquico de clasificación** natural que ya esbozaba la idea de ascendencia común. Trabajó en la naturaleza de las especies y la importancia de sus relaciones ecológicas, explicando que son más que simples nombres y defendiendo que cada una está adaptada para cumplir un papel en un ambiente geográfico concreto. Es decir, habló claramente sobre lo que hoy conocemos como ecología y nicho ecológico [6, 13].

Se llegó así a finales del S.XVIII con un contexto científico en el que el creacionismo tenía cada vez menos cabida a pesar de que trataba de responder, sin el éxito de antaño, a las cuestiones intelectuales que habían surgido gracias a las aportaciones recientes. El origen de la gran diversidad, la adaptación de los seres vivos a las condiciones de su entorno o la aparente organización en un sistema natural con posible ascendencia común, eran solo algunas de las cuestiones científicas que quedaban sin respuestas susceptibles de ser aceptadas en el entorno científico.

Este marco de búsqueda de nuevas soluciones era el ambiente propicio para que algún naturalista tuviera el ingenio, y también la valentía, de proponer alternativas que entrasen en conflicto directo con el cada vez más debilitado dogma aceptado. Y esa persona fue Lamarck.

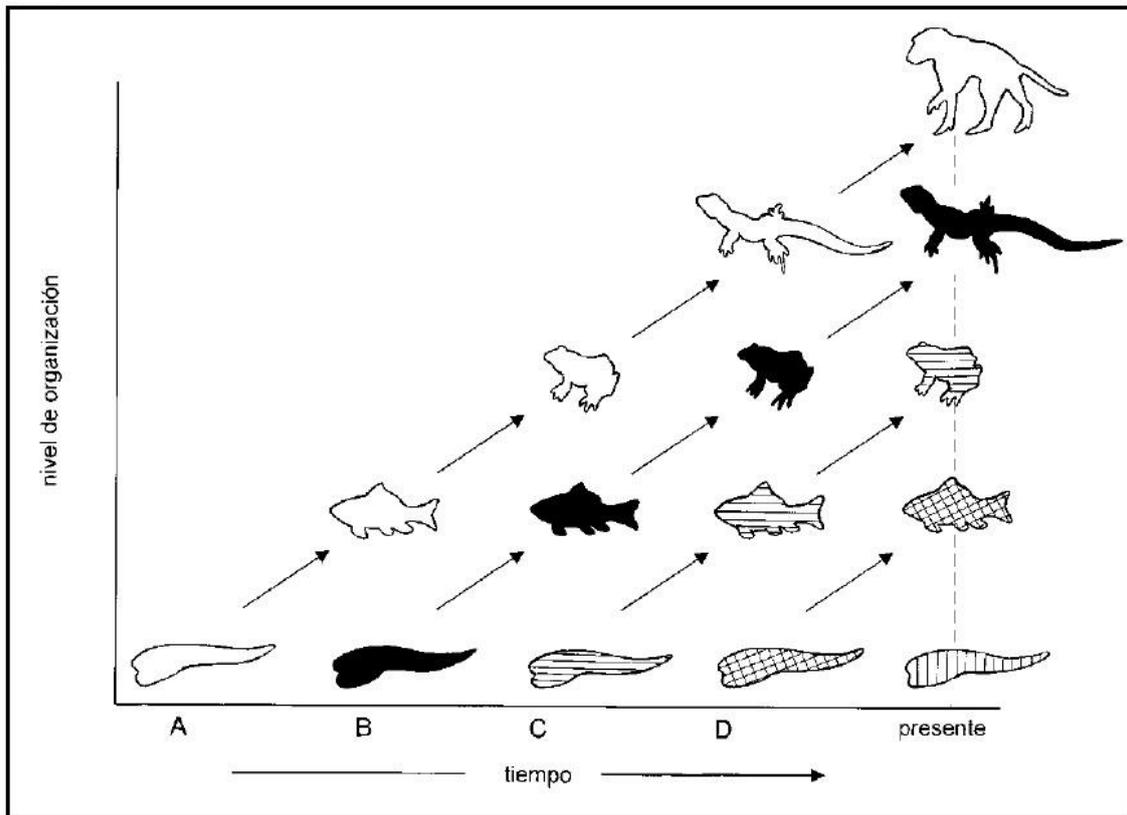
## 5. Evolución predarwiniana

Tras el planteamiento de una situación favorable para derribar los dogmas presentes, Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) cambió su concepción sobre la inmutabilidad de las especies y, a pesar de que frecuentemente se considera su aportación sobre evolución como un paso en falso, llegó a revolucionar la concepción del mundo al cambiar la antigua visión estática por una **fluida** y en permanente cambio.

En los inicios del S.XIX la idea de las extinciones seguía siendo incompatible con un universo regido únicamente por leyes inmutables, el principio de plenitud de Leibniz o la existencia de una armonía natural. Este sin duda era el gran problema al que se enfrentó Lamarck y, aunque ya se habían propuesto algunas soluciones, entre otras el diluvio universal como agente provocador de extinciones o la existencia de individuos vivos de especies supuestamente extintas en lugares inexplorados del planeta, cada vez resultaban más difíciles de aceptar [4].

Es aquí donde Lamarck realmente hizo una gran aportación a esta cuestión. Tras estudiar fósiles de diferentes estratos en el Museo de París, Lamarck llegó a proponer que los organismos no se habían extinguido realmente, sino que se habían **transformado** de forma gradual hasta convertirse en los que en la actualidad viven en la Tierra [12]. Esta fue una forma muy inteligente de proponer una solución al problema de la extinción que no negaba la sabiduría del creador ni la armonía natural. Además, introduciendo la evidencia de cambios geológicos y el factor tiempo en el estudio de la adaptación, justificaba ese cambio gradual en los organismos: si las condiciones ambientales habían cambiado a lo largo de la historia del planeta y los seres vivos estaban perfectamente adaptados a su entorno, tal y como defendían los teólogos ¿cómo puede ser posible que los organismos permanezcan inmutables?

De esta manera Lamarck se enfrentaba al fijismo y a científicos como Cuvier y su catastrofismo y, para explicar el origen de nuevas líneas filéticas, aceptó la generación espontánea de organismos poco complejos que gradualmente irían transformándose en otros de mayor complejidad en el transcurso de largos periodos de tiempo. Quedan relacionados así los organismos más complejos con las líneas filéticas más antiguas (fig. 2) [12, 14].



**Figura 2.** Visión lamarckista sobre la evolución de las líneas filéticas en complejidad desde su surgimiento por generación espontánea. Ilustración de Juan J. Luque Larena [4].

Para poder explicar su teoría, Lamarck estableció dos leyes primordiales que regían los mecanismos que explicaba en ella. Estos fueron escogidos de forma muy inteligente, y probablemente una parte de la gran aceptación que tuvo su teoría viene de esta elección. La idea de que la necesidad crea o modifica el órgano estaba entonces muy difundida y se solía aceptar sin problemas. En ella basó el científico francés su primera ley, el **principio de uso y desuso**. Pero para que las modificaciones adquiridas que propone la primera ley lleguen a producir cambios evolutivos, estas deben ser heredables; y no es casualidad que la **herencia de caracteres adquiridos** fuera una cuestión de aceptación prácticamente universal y también la segunda ley de la teoría lamarckista [15]

Su propuesta era por tanto muy compleja, pero a la vez realmente persuasiva en el ambiente científico y social en el que la propuso. Esto explica su gran aceptación, llegando incluso a gozar de cierta popularidad en la actualidad en círculos no científicos, y constituye un importante ejemplo de cómo el contexto político y social llega a influir en el desarrollo científico, y más concretamente en el del pensamiento evolutivo.

Pero Lamarck no solo contaba con partidarios de su propuesta. Durante la primera mitad del S.XIX uno de sus mayores competidores fue Cuvier (1769-1832), que demostró la relación entre diferentes especies fósiles de mamíferos y determinados estratos geológicos, fundando así la paleontología y, más importante para este trabajo, demostrando de forma concluyente la realidad de la extinción debido a la baja probabilidad de que los paquidermos fósiles que descubrió continuasen existiendo como especie viva en algún lugar remoto. También, basándose en el célebre “*omne vivum ex ovo*” postulado por Francesco Redi un siglo antes descartó la generación espontánea facilitando así la posibilidad de concebir una ascendencia común [4].

Por otra parte, Cuvier no era partidario de la *Scala Naturae* sino que defendía que cada animal está **perfectamente adaptado a su entorno** y la función que cumple en él. Como alternativa propuso organización de los animales en base a la anatomía comparada que dio lugar a cuatro planes arquitectónicos o linajes. Esto le sitúa como uno de los principales destructores de la *Scala Naturae*.

En cuanto a la evolución en sí misma y ante la incapacidad de detectar formas intermedias entre los fósiles de mamíferos que estudiaba, negó rotundamente el gradualismo en el que se apoyaba Lamarck; y además fue el primer científico en describir las **homologías y analogías**, aunque no llegó a relacionar las primeras con el proceso evolutivo [4].

En su rechazo de la ley del uso y desuso defendió el concepto de **plan arquitectónico** animal, que posteriormente sería rescatado por Gould y Lewontin (1979) con el nombre de “*bauplan*”.

A pesar de que sus aportaciones al mundo científico fueron de tal relevancia y de estar considerado como uno de los principales precursores de la teoría evolutiva (aunque muy probablemente sin que fuese su intención), Cuvier no llegó a provocar un cambio de paradigma en su época. Probablemente esto se deba a su apego por el esencialismo y el rechazo de cualquier ley evolutiva hasta el día de su muerte, lo que viene a poner de manifiesto que no todas las personas, a pesar de ser brillantes en sus campos, están preparadas para crear una nueva teoría de gran escala que promueva un verdadero cambio de paradigma científico.

Y es que fueron numerosos los autores que, sin llegar a provocar un gran cambio en el pensamiento de su época, comenzaron a vislumbrar el camino que llevaría a Darwin

a elaborar su teoría evolutiva. En Inglaterra, la “Teología Natural” de Paley (1802), a pesar de no poder mantenerse en pie por sí misma, generó una gran cantidad de cuestiones sobre adaptaciones que demandarían explicaciones científicas. En la década de 1830, Louis Agassiz propulsó una doctrina progresista que trataba de actualizar la *Scala Naturae* introduciendo nuevas creaciones tras cada extinción, lo que llevaría a la obra del creador a un estado mayor de perfección progresivamente. Esto realmente era incompatible con las ideas religiosas y el resultado neto de esta doctrina sugeriría, sin quererlo, un cambio gradual que podría relacionarse con la evolución [16]. Otro naturalista que influyó en el marco científico predarwiniano fue Robert Chambers, quien publicó su obra “Vestigios de la Historia Natural de la Creación” anónimamente en 1844, y a pesar de que recibió duras críticas por la falta de base científica, sugería la existencia de una evolución lenta y gradual en la fauna, lo que sirvió para introducir aún más el concepto de evolución entre los intelectuales y, por contrapartida, generó la mayoría de argumentos antievolucionistas a los que tuvo que hacer frente Darwin posteriormente [4, 11].

Las aportaciones durante este periodo histórico no fueron escasas. Y aunque en general muestran una **tendencia canonizadora** por parte del trabajo de Lamarck, también se plantean nuevas cuestiones que sirven como semilla del descubrimiento de Darwin (tabla 2).

Inglaterra entre los siglos XVII y XIX había mostrado un ambiente en el que la ciencia y filosofía trataban de complementarse con los dogmas cristianos, intercambiando periódicamente enfoques acerca del origen y evolución de los organismos. Si en física se hablaba de una naturaleza regida por leyes universales creadas de una entidad divina, los naturalistas explicaban las importantes adaptaciones de los organismos al medio como producto del diseño perfecto del creador. Si por el contrario solo se hablaba de una divinidad remota que cedía parte de su control a unas leyes universales, los naturalistas ingleses estudiaban las grandes maravillas de la naturaleza como forma de honrar a este dios [11].

**Tabla 2.** Principales concepciones relativas al pensamiento evolutivo en el s. XVIII y primera mitad del s. XIX.

Periodo histórico	Concepciones del pensamiento evolutivo	
Siglo XVIII	Gran influencia mediante externalismo del concepto ilustrado de progreso en ciencia y filosofía.	
	La <i>Scala Naturae</i> toma fuerzas en consonancia con esta visión de progreso, sirviendo como freno a posibles teorías evolutivas.	
	Inicio de la anatomía comparada y la biogeografía, que posteriormente serían grandes fuentes de evidencias de la evolución.	
	Consideración de la historia natural como disciplina científica en sí misma.	
	Clasificación jerárquica linneana de los organismos.	
Primera mitad del siglo XIX	Canonización del pensamiento evolutivo por las ideas de Lamarck.	Se propone la transformación de las especies como alternativa a las extinciones.
		Aceptación de la generación espontánea como fuerza generadora de nuevas líneas filéticas poco complejas.
		Establecimiento de relación entre la complejidad de los organismos y la edad de sus líneas filéticas.
		Establecimiento de las leyes lamarckistas de uso y desuso y de herencia de caracteres adquiridos.
	Aportaciones de Cuvier contrarias a la <i>Scala Naturae</i> y descubrimiento de las homologías y analogías.	
	Planteamiento de cuestiones sobre adaptaciones y cambio progresivo que demandaban respuestas científicas.	

Elaboración propia [4, 11, 12, 14, 15, 16].

En Alemania, en cambio, el concepto de evolución era generalmente aceptado como mecanismo desarrollador de características potenciales preexistentes en los organismos. Esto se enmarca en la “Naturphilosophie” alemana, que visualizaba la evolución como un fenómeno posible pero principalmente especulativo, razón por la que probablemente no surgiera una teoría evolutiva genuina entre los naturalistas alemanes [6].

Paralelamente, fuera de Europa y América no existía una comunidad científica previa al trabajo de Darwin que estuviera lo suficientemente desarrollada como para llevar a cabo aportaciones relevantes al pensamiento evolutivo.

Como resultado de las aportaciones de la primera mitad de siglo junto con, principalmente, los siglos XVII y XVIII, llegamos a mediados del siglo XIX con un gran acúmulo de evidencias que sugerían la existencia de un cambio evolutivo en los seres vivos: la sucesión de fauna fósil descubierta por Cuvier, la persistencia de ciertas especies ante el supuesto catastrofismo universal, la existencia de órganos vestigiales que refutaban el diseño perfecto, las homologías descubiertas por la anatomía comparada que desvelaban una posible ascendencia común y muchas otras cuestiones habían conseguido llevar a la comunidad científica hasta un contexto más que apropiado para ser la antesala de un cambio de paradigma en el pensamiento evolutivo.

## **6. La teoría evolutiva de Darwin**

El conjunto de teorías que Charles Darwin (1809-1882) enuncia en “El origen de las especies” (1859) se considera una de las mayores aportaciones de la historia de la ciencia. Siendo la evolución ya un hecho más que evidenciado y aceptado, se mantiene como un concepto de actualidad y guía muchas nuevas investigaciones en diferentes campos de la biología.

Darwin comenzó su viaje en el Beagle, que luego sería lo que promovería la escritura de su teoría evolutiva, en el año 1831 y tardó cinco años en completarlo. Tras esto, se retiró a una casa tranquila, en donde formó su familia y comenzó a analizar las muestras traídas de su viaje. Durante más de veinte años se dedicó principalmente a esta tarea, y esto sin duda fue una de las claves de su gran éxito [4, 17]. Pero no fue hasta 1858 cuando Darwin publicó una parte del fruto de sus estudios. Alfred Russell Wallace (1823-1913) contactó con Darwin para pedirle opinión sobre el trabajo que estaba llevando a cabo relacionado directamente con el mecanismo del proceso evolutivo. Ante las grandes coincidencias en sus planteamientos, Charles quedó impresionado, y un mes más tarde presentaron ante la Sociedad Linneana de Londres el artículo de Wallace junto con un ensayo que el propio Darwin había escrito en 1844. La realidad es que esta publicación no tuvo apenas impacto, probablemente porque el enorme trabajo de Darwin no podía ser explicado en un solo artículo, así que este se decidió a terminar su búsqueda de

información y comenzó a escribir un resumen de todo su trabajo. Fue así como unos meses más tarde, en 1859, Darwin publica “El origen de las especies”.

Cabe destacar que frecuentemente se habla de una relación tóxica entre Wallace y el propio Darwin debido a su coincidencia e interacción previa a la publicación de la gran obra, pero según las fuentes consultadas para realizar este trabajo, esto no sería más que una mala interpretación de lo que sucedió, ya que cuando ambos naturalistas tuvieron su primer contacto Darwin llevaba más de dos décadas desarrollando su teoría lo que, como el propio Wallace reconoció, le convierte en el principal artífice [11, 18, 19, 20].

Esta publicación tuvo un impacto muy diferente a la anterior. Darwin había pasado mucho tiempo elaborando su teoría y buscando evidencias de peso que le diesen cohesión, y fue por ello por lo que sus contribuciones calaron tan hondo en la sociedad y comunidad científica.

Se deberían destacar dos grandes aportaciones del trabajo de Darwin. Por una parte demostró la existencia de la evolución como un **proceso histórico de desarrollo** de unas formas de vida a partir de otras previas mediante **cambios graduales**; y por otra fue capaz de proponer el mecanismo que modula dichos cambios, lo que él llamó **selección natural** [6, 11]. En su monumental trabajo dio respuesta a numerosos interrogantes de la época, como por ejemplo el problema del tiempo en la evolución. Lord Kelvin había calculado una edad máxima del planeta de 100 millones de años, lo cual no era suficiente para dar cobijo al proceso evolutivo, mientras que Darwin se acercó mucho más a un resultado correcto, asignando el orden de miles de millones de años a la Tierra. Esto desarmaba una de las principales defensas del fijismo mientras que evidenciaba su teoría [11, 21].

Además, Darwin consideraba que los patrones evolutivos de cada especie son únicos lo que excluía la posibilidad de aplicar leyes universales a cada una de ellas. Consideró que las extinciones eran una consecuencia directa de la evolución al no haberse podido adaptar a variaciones en su medio (en el que incluía a las especies cohabitantes). Frente a las aparentes discontinuidades entre las edades del registro fósil, argumento frecuentemente utilizado para desestimar un cambio progresivo, Darwin insistió en la **imperfección del registro fósil**. La ascendencia común que implicaba su teoría evolutiva permitió a la comunidad científica ver la importancia del sistema de clasificación linneano en el que grados menos inclusivos de clasificación se corresponden

con separaciones más tardías de los grupos implicados [17]. Además, esta **ascendencia común** fue doblemente importante ya que, por una parte refutaba la posición separada del ser humano frente al resto de animales, visión propia de todas las religiones y muy común en las escuelas filosóficas [22] y, por otra, permitía ver el carácter evolutivo de las homologías y su diferencia con las analogías. Aunque en la comunidad científica todavía faltarían unos años antes de que se aceptase la evolución como generadora de nuevas estructuras frente al uso y desuso de Lamarck [23].

También hizo aportaciones en el área de la biogeografía, explicando que la distribución de las diferentes especies no era una consecuencia directa del clima, sino de la relación entre sus capacidades dispersoras y las **barreras geográficas**, mientras que distribuciones separadas suponían recuerdos de distribuciones previamente continuadas [17].

Por último, uno de los argumentos antireacionistas más importantes lo elaboró gracias a la embriología. Según Darwin, las adquisiciones evolutivas solían afectar al estado adulto por ser la forma sometida a presiones evolutivas y dejaban en los estados embrionarios características derivadas de antepasados evolutivos. Reforzaba así el descarte de la *Scala Naturae* llevado a cabo en la embriología por parte de Ernst von Baer y respondía a la cuestión sobre cómo era posible que la ontogenia de los diferentes grupos animales no siguiera el camino más directo desde el huevo hasta el adulto si es que era un producto de la creación divina [4, 11, 24].

Como se puede ver, la teoría darwinista de la ascendencia común dio respuesta a problemas de disciplinas muy diversas (paleontología, taxonomía, biogeografía, morfología, embriología) que habían ocupado el pensamiento científico desde hacía generaciones; y es por este motivo por el que se considera la **principal teoría unificadora de la biología** [6, 11].

En cuanto al mecanismo de selección natural, se ha hablado con frecuencia de lo revelador que fue para Darwin leer el trabajo del economista y demógrafo Thomas Malthus (1766-1834) “Ensayo sobre el principio de población”, llegando a ser la fuente que le permitió visualizar este mecanismo [25]; si bien otros autores consideran que Darwin extrajo de esta obra la importancia de la competencia entre individuos de una misma especie y las diferencias que hay respecto a la competencia interespecífica, y también gracias a ella desautorizó el equilibrio natural de la teología natural, que sostenía

que los organismos se reproducen solamente hasta el punto necesario para mantener un supuesto equilibrio con tintes divinos [17]. Esto permitió a Darwin ver la importancia de cada individuo y, a su vez, apreciar la importancia de la población en su conjunto, pasando finalmente a un **enfoque poblacional** de la evolución en donde cada individuo del grupo es diferente [17]. Esta transición fue una aportación fundamental del naturalista inglés al pensamiento evolutivo debido a que se distingue claramente la selección natural, que se enfoca entonces como un fenómeno estadístico en cuanto a que poseer un genotipo mejor adaptado al medio puede aumentar las probabilidades de reproducción, pero no lo garantiza; del proceso de eliminación de aberraciones o desviaciones que defendía una buena parte de los esencialistas previos a Darwin [17]. Para él no hay en las especies un tipo característico del que desviarse y un proceso de pura eliminación no puede crear nada nuevo [26].

Si bien la evolución como tal sufrió a la hora de ser aceptada de forma general, el blanco de los ataques de sus detractores era y sigue siendo en ocasiones su carácter gradual y el mecanismo de selección natural [27]. En primer lugar, la selección natural elimina la necesidad de un creador divino y el finalismo, pero además contribuye intensamente a falsar el esencialismo al demostrar una gran variabilidad en la naturaleza y la posibilidad de que se sucedan cambios de forma casi infinita si hay tiempo suficiente [6, 28]. Otra crítica frecuente es la falta de pruebas experimentales lo que, según sus detractores, la convertía en una teoría no científica por no ser falsable. Ante tales acusaciones, Darwin y los evolucionistas se defendían argumentando que cualquier prueba de generación espontánea, así como de herencia de caracteres adquiridos sería suficiente para desmontar la teoría [29].

Estas cuestiones, que muchos veían como fallas en el trabajo de Darwin hicieron que durante más de medio siglo tras la publicación de “El Origen de las Especies” no se aceptase de forma importante la selección natural como mecanismo evolutivo.

## **7. El darwinismo en Europa**

Durante los ochenta años posteriores a la publicación de “El origen de las especies” hubo en la escena de la biología evolutiva europea una gran diversidad de opiniones. En Inglaterra se fundó una escuela seleccionista que servía como punto de encuentro y bastión de los partidarios del mecanismo propuesto por Darwin. En Alemania

el darwinismo fue ampliamente divulgado con Ernst Haeckel (1834-1919) a la cabeza, aunque este tergiversó el trabajo de Darwin para ofrecer una versión en la que la importancia del azar en la evolución era nula y se usaban los términos de variación y adaptación como sinónimos, lo que se corresponde con ideas propias del lamarckismo. En Francia el neolamarckismo se encontraba en su punto álgido, proponiéndose como claro oponente del darwinismo, postura en parte motivada por la histórica rivalidad entre Francia e Inglaterra; y dominando en la biología evolutiva durante la primera mitad del siglo XX. En España la obra de Darwin pasó bastante desapercibida y en los casos en los que no sucedió esto, las respuestas fueron por lo general negativas [30, 31, 32]. Aunque pueda parecer extraño, el país donde mejor se aceptó el darwinismo fue Rusia antes de que Stalin llegara al poder. Probablemente esto estuviera motivado por un enfoque político de carácter social que relacionaba la selección natural con la cooperación de los individuos de una misma población, contraponiéndola a la competitividad que otras políticas promovían [33].

## 8. Síntesis evolutiva y neodarwinismo

Durante lo restante del siglo XIX tras la publicación de Darwin, tan solo August Weismann (1834-1914) hizo aportaciones nuevas y de peso a la teoría evolutiva al proponer la separación completa de la **línea germinal y la somática** durante el desarrollo. Esto terminaría por romper con el tipo de herencia explicado por Lamarck, ya que los cambios adquiridos por los individuos generalmente no tienen posibilidad de alcanzar la línea germinal y, por tanto, de propagarse a las siguientes generaciones [34, 35].

Tras la muerte de Darwin en 1882, los evolucionistas empezaron a separarse en dos grupos en cuanto a su forma de estudiar la evolución. De una parte estaban los biólogos experimentales (embriólogos, genetistas y fisiólogos) y de la otra los biólogos naturalistas (zoólogos, paleontólogos y botánicos), que seguían el método comparado de Darwin, más observacional, para obtener inferencias [4, 6]. Poco a poco se dificultó la conversación entre ambos grupos y se mantuvo casi irreconciliable hasta la síntesis neodarwinista de 1930. El problema que les enfrentó eran las diferencias entre el enfoque progresivo de la evolución y el saltacionista. Mientras que los naturalistas se mantenían fieles al progresivo, los saltacionistas iban creciendo en número motivados por aportaciones como las de Hugo de Vries (1848-1935), uno de los redescubridores de las leyes de Mendel en

1900. En su “Teoría de la Mutación” (1909), y basándose en los descubrimientos de Mendel, propone que el fenómeno al que se deben todos los cambios evolutivos son las **mutaciones** y resta relevancia a la selección natural como fuerza generadora de variación, relegándola a la posibilidad de eliminar mutaciones deletéreas. Entre los naturalistas este mutacionismo no era bien recibido y como forma de restarle relevancia rechazaban la herencia de caracteres mendelianos y se apoyaban en los caracteres cuantitativos. Por otro lado eran afines a los conceptos del neo-lamarckismo y a las tendencias inmanentes ortogenéticas. De modo que el darwinismo no contaba con muchos partidarios a principios del siglo XX dentro de la comunidad científica, y fuera de ella el rechazo era algo generalizado [4].

Ya en la década de 1930, una nueva generación de genetistas abre la posibilidad de reconciliación entre las teorías de Darwin y Mendel, dándole a la teoría evolutiva la sustentación genética que tantos detractores había acusado. Este proceso fue encabezado por Thomas Hunt Morgan (1866-1945) y dio lugar a la conocida como **síntesis evolutiva** de las décadas de 1930 y 1940, que llegó a importantes descubrimientos en el área de la genética y estableció las siguientes conclusiones [4]:

- Solo existe un tipo de variación, siendo todas las mutaciones variantes de un mismo fenómeno.
- Existen las mutaciones neutrales y beneficiosas (además de las deletéreas).
- No puede tener lugar la herencia de caracteres adquiridos.
- La principal fuente de variabilidad genética de las poblaciones es la recombinación.
- Las interacciones epistáticas dan explicación a la variación fenotípica continua y estas no están en conflicto con la herencia mendeliana.
- Un gen puede afectar a más de un carácter fenotípico.
- La selección existe y se da tanto en ambientes naturales como en el laboratorio.

Fue sin duda una época muy prolífica para la genética y especialmente para la genética de poblaciones, ya que fue la principal fuente de estas conclusiones. Algunos de los biólogos más importantes de este periodo son Richard Goldschmidt (1878-1958), Julian Huxley (1887-1975), Ronald Fisher (1890-1962), John Haldane (1892-1964), Sewall Wright (1889-1988), Theodosius Dobzhansky (1900-1975) y Ernst Mayr (1904-2005) [4, 7, 36].

## 9. Etapa postsintética

Tras la explosión de estudios y canonización que trajo consigo la nueva síntesis evolutiva quedó un escenario abierto a nuevas interpretaciones y campos de estudio, principalmente protagonizado por la biología molecular, pero también tomando parte en él otras ramas como la conducta animal o la ecología.

En 1953 tiene lugar un descubrimiento de gran relevancia para el pensamiento evolutivo, que no es otro que el de la estructura del ADN. Esto tuvo un gran impacto en la ciencia y, además de valer el premio nobel a sus descubridores (Watson y Crick 1962), llegó a confirmar dos importantes conclusiones del darwinismo:

- 1- Al descubrirse el **código genético** y el hecho de que está **compartido** por todos los organismos vivos, se confirmaba la ascendencia común enunciada por Darwin casi un siglo antes.
- 2- Se pudo conocer en detalle el papel y las propiedades del ADN, desbancando la idea de herencia a través de las proteínas. Es decir, se constató que los cambios en las proteínas no afectan a la heredabilidad del ADN, o lo que es lo mismo, la imposibilidad de la llamada “herencia blanda” que se refiere a la transmisión generacional de caracteres adquiridos. Aunque hay que destacar que recientes descubrimientos sobre epigenética están cambiando la percepción de este hecho [37].

Entre las nuevas aportaciones al pensamiento evolutivo se pueden destacar las siguientes: se empieza a considerar la posibilidad de la influencia directa del ambiente en la herencia, cooperando con la azarosa selección natural. Esto viene a rescatar algunos pensamientos lamarckistas pero los pone en consonancia con la teoría de Darwin, lo que resultó muy novedoso [37]. Por parte de Crow y Kimura se propone en 1970 la condición neutral en cuanto a la selección de la mayor parte de variación genética, lo que desplaza la atención hacia la deriva génica como fuerza de selección, aunque esta situación no duraría mucho tiempo y la selección natural termina considerándose de nuevo una solución sólida. En ese mismo año, Lynn Margulis propone la teoría de la endosimbiosis, que sitúa el origen de la célula eucariota, los cloroplastos, las mitocondrias y los flagelos en una serie de interacciones simbióticas entre bacterias y células eucariotas primitivas. En 1972, Gould y Eldredge proponen la teoría del equilibrio puntuado frente al gradualismo de Darwin, apoyándose en el trabajo reciente de Margulis entre otros. En

ella defienden que el proceso evolutivo se alterna entre **puntuaciones** de tiempo en las que tienen lugar cambios rápidamente, y periodos más largos de **estasis** donde los fenotipos son más estables. Esta teoría da lugar a la cladogénesis tal y como la conocemos [38].

Posteriormente se interpreta la presencia de ADN neutro para la selección como ADN parásito, lo que lleva a Dawkins a proponer una selección génica en 1976. En la biología del desarrollo, el estudio de los genes homeobox revoluciona (y sigue haciéndolo en la actualidad) la embriología y, por sus implicaciones evolutivas, también termina afectando a la concepción del proceso evolutivo y las relaciones de parentesco entre taxones [4]. En estos años y debido al desarrollo de la biología molecular, ya no se concibe el estudio de la sistemática sin inferencia molecular. El concepto de selección de grupo se actualiza por el de selección de parentesco para explicar conductas altruistas observadas en las poblaciones animales.

En biogeografía se rescatan de nuevo las ideas ecológicas de Darwin sobre la especiación, generándose una escena en la que hay partidarios de la especiación alopátrica como único tipo posible, y partidarios de la idea darwinista que admite también la especiación simpátrica. Ante lo que se descubren numerosos casos de especiación simpátrica, y se revela la selección sexual como una gran fuente de este tipo de especiación, dando de nuevo la razón a Darwin [4].

A pesar de este gran número de nuevas aportaciones a la evolución y el desarrollo de las ramas de la biología a las que afecta, la realidad es que no se ha propuesto hasta la fecha un mecanismo evolutivo alternativo a la selección natural que sea capaz de dar explicación a la gran diversidad de los organismos y lo complejo de sus adaptaciones.

## **10. El pensamiento evolutivo actual**

Una de las aportaciones más recientes es la de Marion Lamb y Eva Jablonka en “*Evolution in Four Dimensions*” (2005), que refuta la teoría del gen egoísta de Dawkins y, lo que resulta más llamativo, rescata la herencia de caracteres adquiridos apoyándose en la epigenética [4, 7].

Tal y como se puede apreciar, tanto en la síntesis evolutiva como en la etapa posterior las aportaciones han sido difíciles de superar en número y diversidad de enfoques (debido en

parte a que el número de disciplinas biológicas que se vieron afectadas por los avances de la biología molecular también es muy alto) y esto mismo ha hecho que en los últimos años cada vez más biólogos y biólogas se pronuncien a favor de una **nueva síntesis evolutiva extendida** propuesta por Kevin Laland, Tobias Uller y Massimo Pigliucci en “*Evolution: the extended synthesis*” (2010). Esta aúna los conceptos desarrollados durante la primera síntesis, como nicho o herencia inclusiva (que abarca la herencia genética y no genética) y pone de manifiesto una mayor relevancia de la biología del desarrollo en el estudio de la evolución [4, 7].

## 11. Conclusiones

Tras haber hecho un análisis de los cambios en el pensamiento evolutivo y sus principales hitos a lo largo de la historia, se puede afirmar que ha existido una oscilación cíclica entre dos grandes marcos. En uno de ellos se da una diversificación generalizada de las visiones o explicaciones acerca de la evolución, mientras que el siguiente suele venir condicionado por una importante dogmatización (en las etapas más antiguas) o canonización de ideas (más recientemente) que reduce la variabilidad de las posibles interpretaciones del proceso evolutivo. Surge entonces de forma automática la pregunta de en qué tipo de etapa nos encontramos actualmente; y la respuesta probablemente no sea ninguna de las dos. Recientemente hemos salido de lo que se puede llamar etapa postsintética y, tal y como se ha explicado, la diversidad de aportaciones en ella ha sido muy numerosa. Esto nos ha conducido a un contexto en el que se empieza a pensar una vez más en una revisión que sea capaz de generar una nueva síntesis evolutiva actualizada. De modo que actualmente podría considerarse que nos encontramos en un punto de inflexión entre los dos marcos propuestos (tabla 3).

Por otra parte, el hecho de que en la actualidad se continúe repitiendo dicho ciclo de diversificación y canonización sugiere que la biología evolutiva, así como las disciplinas relacionadas con ella (genética, embriología, paleontología, biogeografía, etc.), se encuentra llena de vida y goza de buena salud.

**Tabla 3.** Tendencia del pensamiento para cada periodo histórico y sus respectivos agentes causantes.

<b>Periodo histórico</b>	<b>Tendencia del pensamiento</b>	<b>Agente causante</b>
Edad Antigua	Diversificación	Filósofos griegos
Edad Media	Dogmatización	Cristianismo
Renacimiento	Diversificación	Revolución científica s. XVI y XVII
Siglo XIX	Canonización	Teoría de la evolución de Darwin
Finales del s. XIX	Diversificación	Nuevas aportaciones apoyadas en la teoría de Darwin
Principios del s. XX	Canonización	Síntesis evolutiva
Segunda mitad del s. XX	diversificación	Nuevas teorías apoyadas en la síntesis evolutiva
Actualidad	Hacia una nueva canonización	Nueva síntesis evolutiva

Elaboración propia.

Resulta además llamativo ver que generalmente la naturaleza de cada ciclo coincide con el pensamiento reinante en cada época. Es decir, en la Edad Media el marco sociocultural estaba claramente restringido por los dogmas cristianos y el pensamiento evolutivo pasaba también por una etapa de dogmatización. Posteriormente, durante la ilustración se produjo una explosión de conocimiento, los dogmas religiosos perdieron cierto poder (aunque seguían bien presentes) y el pensamiento evolutivo siguió esta tendencia generando diversidad de teorías. En mi opinión, no creo que estas coincidencias sean solo furto de la casualidad, sino que en realidad suponen una evidencia de cómo el contexto sociocultural de cada época y región influye no solo en el desarrollo de las teorías científicas y el conocimiento en general, sino en su grado de aceptación una vez que son publicadas. De hecho, no es raro que publicaciones que han pasado desapercibidas en el momento de ver la luz sean rescatadas años o décadas más tarde, cuando el marco sociocultural ha cambiado.

Como detalle final, no ha pasado desapercibido el hecho de que casi la totalidad de autores citados en este trabajo son hombres. El porcentaje de investigadoras como principales autoras en las obras citadas no supera el 5% y pienso que, una vez más, esto arroja información sobre cómo llega a afectar el contexto sociocultural presente en cada época al desarrollo y crecimiento científico o intelectual en general. De modo que teniendo en cuenta la actual ola feminista en la que nos encontramos, podemos esperar

que la representación de mujeres en el contexto de la nueva síntesis evolutiva que parece venir en los próximos años aumente de forma relevante, como ya parece sugerir la presencia, por ejemplo, de Eva Jablonka como principal precursora de este nuevo proyecto.

## 12. Bibliografía

- 1- Hunt T. (2015). Evolutionary thinking: "A conversation with Carter Phipps about the role of evolutionary thinking in modern culture". *Communicative & integrative biology*, 7(6), e993267. <https://doi.org/10.4161/19420889.2014.993267>
- 2- Real Academia Española (2021). Diccionario de la lengua española (23ªed). Real Academia Española. <https://dle.rae.es>
- 3- Garza Levy, A. (2015). El concepto de evolución biológica en los libros de texto gratuitos. *Ciencias*, 115: 70-79.
- 4- Soler, M. (Ed.) (2003). Evolución, la base de la biología. Proyecto Sur Ediciones S.L., Granada (España).
- 5- Guthrie, W.K.C. (1965). A History of Greek Philosophy. Cambridge University Press, Cambridge.
- 6- Mayr, E. 1982. The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance. Harvard University Press, Cambridge-Mass.
- 7- Manzano, J. (2021). Unidad didáctica sobre la Teoría de la Evolución. Trabajo de fin de Grado. Universidad de Sevilla.
- 8- Toulmin, S. y Goodfield, J. 1965. The Discovery of Time. Harper & Row, New York.
- 9- Albritton, C.C. 1980. Changing Conceptions of the Earth's Antiquity after the Sixteenth Century. Freeman, Cooper, San Francisco.
- 10- Nisbet, R.A. 1969. Social Change and History: Aspects of the Western Theory of Development. Oxford University Press, Oxford.
- 11- Darwin, C., Núñez, D. Zulueta, A. (2003). El origen de las especies. Alianza. Madrid (España).
- 12- Burkhardt, R.W. 1977. The Spirit of System: Lamarck and Evolutionary Biology. Cambridge University Press, Cambridge.
- 13- Hestmark, G. *Oeconomia Naturae* L. *Nature* 405, 19 (2000). <https://doi.org/10.1038/35011237>
- 14- Farley, J. 1977. The Spontaneous Generation Controversy from Descartes to Oparin. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- 15- Zirkle, C. 1946. The early history of the idea of the inheritance of acquired characters and of pangenesis. *Trans. Amer. Phil. Soc. N.S.* 35: 91-151.
- 16- Bowler, P.T. 1976. *Fossils and Progress*. Science History Publications, New York.
- 17- Ghiselin, M.T. 1969. *The Triumph of the Darwinian Method*. University of California Press, Berkeley.
- 18- Quammen, D. 1996. *The Song of the Dodo: Island Biogeography in an Age of Extinctions*. Random House, London.
- 19- Desmond, A. y Moore, J. 1991. *Darwin*. Michael Joseph, London. DE VRIES, H. 1909. *The Mutation Theory*. Open Court Publishing Co., Chicago.

- 20- Wallace, A.R. 1891. *Natural Selection and Tropical Nature: Essays on Descriptive and Theoretical Biology*. MacMillan, London.
- 21- Burchfield, J.D. 1975. *Lord Kelvin and the Age of the Earth*. Science History Publications, New York.
- 22- Ruse, M. 1979. *The Darwinian Revolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- 23- Thompson, D. 1917. *On Growth and Form*. Cambridge University Press, Cambridge.
- 24- Ospovat, D. 1976. The influence of Karl Ernst von Baer's embryology, 1828-1859: a reappraisal in light of Richard Owen's and William B. Carpenter's paleontological application of von Baer's Law. *J. Hist. Biol.* 9: 1-28.
- 25- Ruiz, R.G. y Ayala, F.J. 1999. El núcleo duro del darwinismo. En Glick, T.F., Ruiz, R. y Puig-Samper, M.A. (eds.): *El Darwinismo en España e Iberoamérica*. Pp. 299-323. UNAM-CSIC-Doce calles.
- 26- Zirkle, C. 1941. Natural selection before the "Origin of Species". *Proc. Amer. Phil. Soc.* 84: 71-123.
- 27- Hull, D.L. 1973. *Darwin and his Critics*. Harvard University Press, Cambridge-Mass.
- 28- Dennett, D.C. 1995. *Darwin's dangerous idea: evolution and the meanings of life*. Simon and Schuster, New York.
- 29- Harvey, P.H. y Pagel, M.D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- 30- Boesiger, E. 1980. The state of evolutionary biology in France at the time of the synthesis. En Mayr, E. y Provine, W.B. (eds.): *The Evolutionary Synthesis*. pp. 309-321. Harvard University Press, Cambridge-Mass.
- 31- Glick, T.F., Ruiz, R. y Puig-samper, M.A. (eds.) 1999. *El Darwinismo en España e Iberoamérica*. UNAM, CSIC y Doce Calles.
- 32- Núñez D. *El darwinismo en España*. Madrid: Castalia; 1977.
- 33- Adams, M. 1968. The founding of population genetics: contributions of the Chetverikov School, 1924-1934. *J. Hist. Biol.* 1:23-29.
- 34- Mayr, E. 1988. *Towards a New Philosophy of Biology*. Harvard University Press, Cambridge-Mass.
- 35- Buss, L.W. 1987. *The Evolution of Individuality*. Princeton University Press, Princeton.
- 36- Mayr, E. y Provine, W. (eds.) 1980. *The Evolutionary Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge-Mass.
- 37- Jablonka, E. y Lamb, M.J. 1995 *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*. Oxford University Press, Oxford.
- 38- Moreno, Z. (2021). *Las aportaciones de la teoría del equilibrio puntuado a la teoría de la evolución*. Trabajo de fin de Grado. Universidad de Sevilla.