



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA**

**EL DESARROLLO DE LAS IDEAS
ADAPTACIONISTAS DE ALFRED RUSSEL
WALLACE**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

PAMELA NAYELI ORTIZ ARROYO



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ**

2016

Ciudad de México



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradecimientos

Quiero extender mi agradecimiento a la DGAPA por el apoyo para la realización de esta tesis a través del proyecto PAPIIT IN-401110.

A la máxima casa de estudios, la Universidad Nacional Autónoma de México, en especial a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Por brindarme la oportunidad de recibir una formación integral, científica y humanista, razón por la cual siempre estaré orgullosa y agradecida.

A los miembros del jurado, Dr. David Nahum Espinosa Organista, Dr. Antonio Alfredo Bueno Hernández, M. en C. Carlos Pérez Malvaez, M. en C. Guadalupe Bribiesca Escutia y Dr. Patricia Rivera García por su compromiso, tiempo y acertadas observaciones para hacer de esta tesis un trabajo mejor.

Dedicatorias

A mis padres Javier Ortiz y Elvira Arroyo, por aguantarme como un karma, por respetar siempre mis decisiones, pero sobre todo por ser un ejemplo de perseverancia y brindarme confianza y seguridad en mi misma.

A mi tótem, W.Y.W.H.

Al Dr. Antonio Alfredo Bueno Hernández a quien admiro académica y humanamente, por la paciencia, los consejos e invaluable enseñanzas. Por su manera tan peculiar de ver la vida. Porque es un honor coincidir con una persona excepcional como usted.

A mi abue Remedios, por tenerme siempre en sus plegarias.

A mis hermanos Denise, Néstor y Edgar. Gracias por alcahuetear mis locuras, pero sobre todo, gracias por estar conmigo siempre en las buenas y en las malas.

A Miguel Ángel por su amistad incondicional.

A la élite del Museo de Zoología de la FESZ: mi madrina Guadalupe, la doctora Juárez, el maestro Carlos y el doctor David, por los consejos, el apoyo, la comida y los ratos de ocio, que hicieron memorable mi estancia en el museo.

A todos mis amigos, colegas y compañeros con quienes cursé mis mejores y más divertidos años de la maravillosa carrera de Biología.

A todas y cada una de las personas con las que he conocido en esta vida.

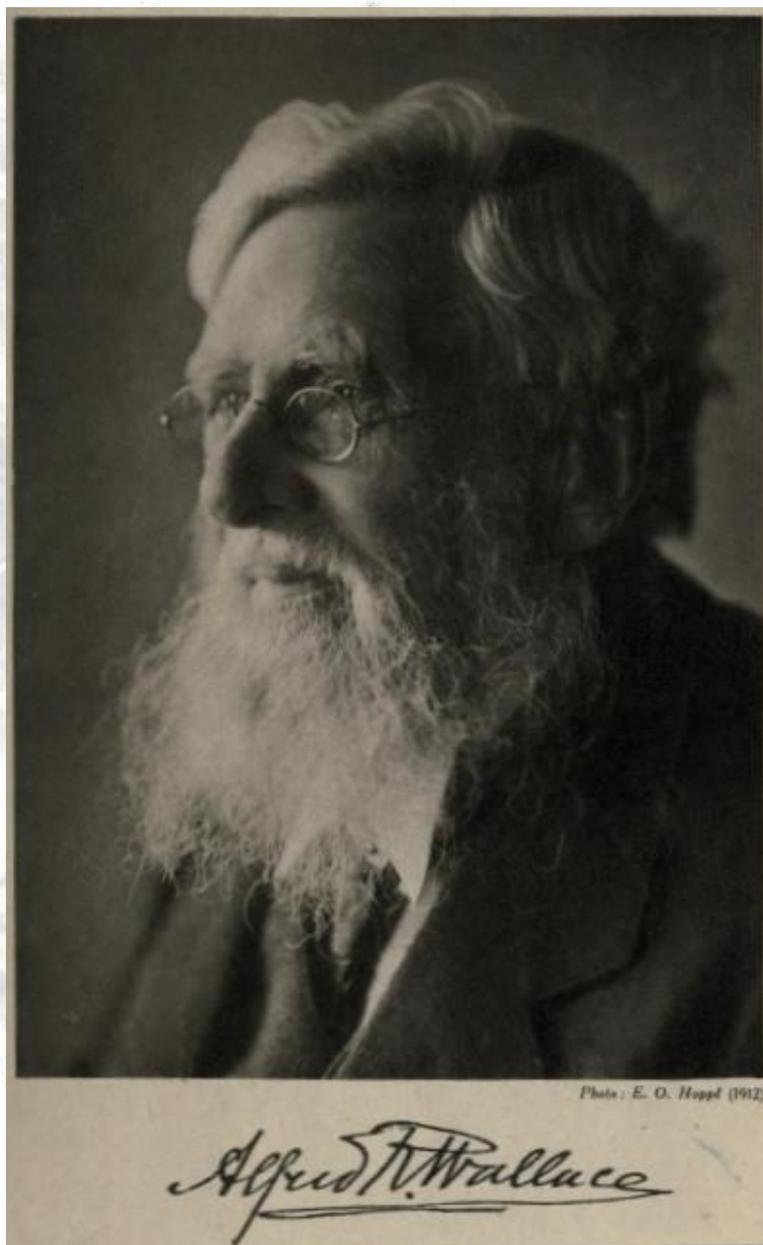
A dios,.....Hasta luego!



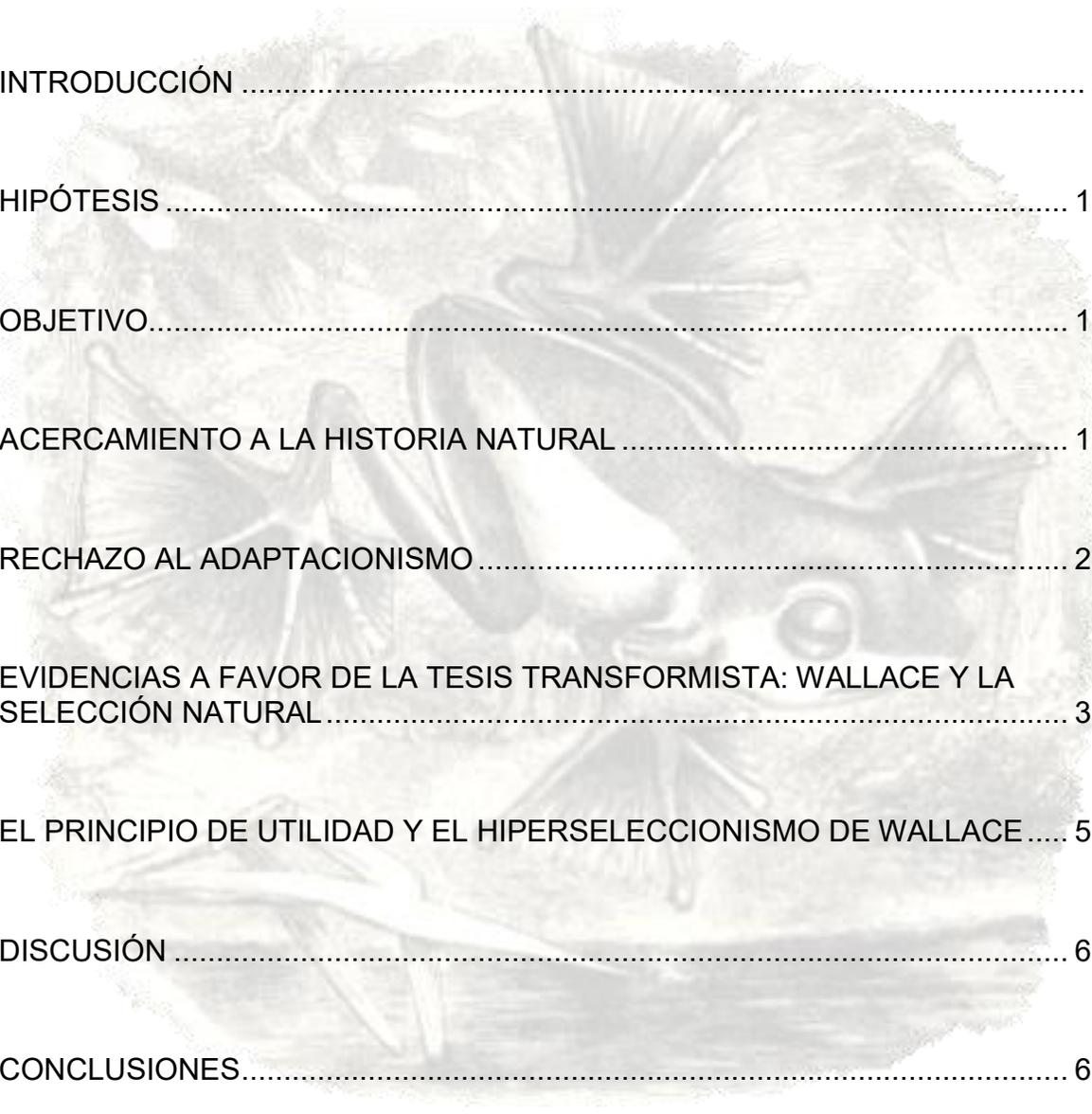
"Cualquier cosa que sea contraria a la naturaleza lo es también a la razón, y cualquier cosa que sea contraria a la razón es absurda."

Baruch Spinoza

“El desarrollo de las ideas Adaptacionistas de Alfred
Russel Wallace”



ÍNDICE



RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
HIPÓTESIS	17
OBJETIVO.....	18
ACERCAMIENTO A LA HISTORIA NATURAL	19
RECHAZO AL ADAPTACIONISMO	29
EVIDENCIAS A FAVOR DE LA TESIS TRANSFORMISTA: WALLACE Y LA SELECCIÓN NATURAL	39
EL PRINCIPIO DE UTILIDAD Y EL HIPERSELECCIONISMO DE WALLACE	51
DISCUSIÓN	60
CONCLUSIONES.....	65
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	70

Resumen

Hasta la primera mitad del siglo XIX, los naturalistas eran tributarios de una idea de economía natural en donde a partir de una concepción teleológica y netamente antropocentrista, Dios otorgaba a cada ser la perfecta adaptación para cumplir una función, partiendo de utilidades manifiestas que se usaron como evidencias de este gran diseño sin concebir siquiera la posibilidad de la transformación de una especie en otra. Esta idea ampliamente aceptada entre la sociedad de naturalistas tuvo gran influencia en el rechazo de Alfred Russel Wallace al concepto de adaptación.

Sin embargo, después de 1858 la postura adaptacionista de Wallace comenzó a tomar un camino distinto, esto en gran medida por sus extensos viajes exploratorios, su arraigo por temas sociales, su conocimiento de la distribución espacial y la historia del mundo orgánico. Estas ideas, constituyeron el fundamento empírico suficiente para cambiar la dirección de sus nuevas investigaciones. Desarrollando de esta manera su explicación sobre el cambio orgánico basada en leyes naturales, en la cual, la utilidad es vista como el argumento central e inherente de su modelo de SN planteando así una línea dura hiper seleccionista.

Lo anterior representó un quiebre epistémico a partir del cual se estableció firmemente que las especies no eran eternas ni inmutables, así

como la idea de que los seres vivos evolucionan a partir de ancestros comunes, consolidando el modelo Darwiniano-Wallaceano como el paradigma central de la explicación evolutiva. Por lo que en el presente trabajo se realiza una reconstrucción histórica sobre el desarrollo de la teoría evolutiva acuñada por Alfred Russel Wallace haciendo énfasis en el rechazo y posterior aceptación del concepto de utilidad.



Introducción

La obra de Alfred Russel Wallace despertó el interés de los estudiosos de la teoría evolutiva, por ser actor de uno de los episodios más célebres de la Biología: la historia de una coincidencia que lo llevó a descubrir el mecanismo de selección natural de manera casi simultánea junto con Charles Darwin (Marchant, 1916a: 2; Quammen, 2008:1), quien posteriormente desarrolló ampliamente este mecanismo en su obra *The Origin of Species by Means of Natural Selection*, publicada en 1859. Darwin describió la selección natural de la siguiente forma:

“ On the struggle for life, any variation, however slight and from whatever cause proceeding, if it be in any degree profitable to an individual of any species, in its infinitely complex relations to other organic beings and to external nature, will tend to the preservation of that individual, and will generally be inherited by its offspring. The offspring, also, will thus have a better chance of surviving, for, of the many individuals of any species which are periodically born, but a small number can survive. I have called this principle, by which each slight variation, if useful, is preserved, by the term of Natural Selection (Darwin, 1859: 61).”

A lo largo de su vida, Wallace mantuvo sentimientos de afecto y admiración hacia Darwin, postura que expresó en múltiples ocasiones en sus publicaciones y en la correspondencia que intercambiaron de 1857 a 1881 (Wallace, 1905: 9). Incluso él mismo fue uno de sus más férreos partidarios. Cabe mencionar que a

pesar de compartir con Darwin la paternidad de la teoría, Wallace quedó eclipsado después de la publicación de *The Origin* (Darwin, 1859), pasando a la historia como la sombra de Darwin. Esta minimización de Wallace en la percepción y valoración histórica en el desarrollo de la teoría evolutiva, se debió, en gran medida, a él mismo, según se desprende del comentario que hizo a Darwin en una carta escrita en 1864, donde menciona lo siguiente:

“...As to the theory of “Natural Selection” itself, I shall always maintain it to be actually yours & your’s only. You had worked it out in details I had never thought of, years before I had a ray of light on the subject, & my paper would never have convinced anybody or been noticed as more than an ingenious speculation, whereas your book has revolutionized the study of Natural History, & carried away captive the best men of the present Age...” Wallace, 1864, citado en Marchant, 1916a: 131).

La titularidad de Darwin sobre el mecanismo de la selección natural ha quedado tan arraigada en la historia “que pocos estudiosos de la evolución¹ llegan a darse cuenta de que hubiera diferencias entre ellos en cuestiones de la teoría” (Gould, 2006: 49). Es prudente señalar que los desacuerdos principales que se observan en sus propuestas evolutivas surgen cuando tratan de explicar: 1) Cuál es la importancia de la selección sexual, 2) Qué características de los organismos

¹ El término “evolución” fue entendido por Wallace como “Un proceso que conduce a la producción de entidades individuales altamente complejas de formas definidas, cada uno en estado de movimiento interno constante” (Camerini: 2002: 167). Forbes (1854: 429) lo define como la sucesión de formas animales y vegetales en orden de progreson en sus respectivas series.

deben ser consideradas como adaptaciones,² 3) Cuál es el papel que desempeña la selección natural como mecanismo de la evolución, 4) Cuál es el origen de los caracteres, 5) Cuál es el origen del intelecto humano, 6) Cuántos mecanismos intervienen en la evolución. Resulta así que cuando se analiza la supuesta coincidencia, se descubre que Darwin y Wallace llevaron su pensamiento seleccionista por rumbos muy diferentes. En el Cuadro 1 se resumen las principales diferencias entre Darwin y Wallace.

Charles Darwin	Alfred Wallace
La selección natural explica el surgimiento de la mente humana.	La Selección Natural no es suficiente para explicar el surgimiento de la mente humana.
La Selección Natural es el mecanismo más importante de la evolución, pero no el único.	La Selección Natural es el único mecanismo de la evolución.
La Selección Sexual es una forma especial de selección, que puede favorecer caracteres no adaptativos.	La Selección Sexual se aplica en términos de Selección Natural.
La Selección Natural actúa sobre variaciones individuales.	La Selección Natural actúa de forma grupal.
La selección natural favorece a los organismos mejor dotados.	La Selección Natural elimina a los organismos menos aptos.
Los mecanismos de aislamiento son el producto secundario de cambios acumulados en las poblaciones.	Los mecanismos de aislamiento son producto directo de la Selección Natural.
Cuadro 1. Principales diferencias entre las ideas evolucionistas de Charles Darwin y Alfred R. Wallace. (Rodríguez, 2008: 6-7.)	

Estas diferencias entre ambos se hicieron notar cuando Wallace abordó a la selección natural en una forma inflexible y extremista, argumentando que todas las

² El término “adaptación” era entendido como una variación que sucedió en el pasado, la cual le permite al organismo que la posee estar bien ajustado al medio ambiente (Ridley, 1997: 109).

características de los organismos, aun pareciendo de poca importancia, cumplían o cumplieron con un papel significativo en el funcionamiento de los individuos y, por lo tanto, éstos se podían considerar como totalmente adaptados. Mientras que la falta aparente de utilidad de un órgano sólo podía ser el reflejo de nuestra ignorancia acerca de su origen, “una argumentación notable”, menciona Gould (2006), “dado que hace que el principio de utilidad sea *a priori* imposible de descalificar”, es decir, se convierte en una hipótesis pseudocientífica, desde el punto de vista popperiano (Popper, 2002), ya que es imposible someterla a pruebas experimentales para poder refutarla.

No obstante, en publicaciones anteriores, principalmente las que abarcan el periodo comprendido entre 1855 a 1860, como por ejemplo “On the Law Which Has Regulated the Introduction of New Species” de 1855, “On the habits of the orangutan of Borneo” de 1856, y en “On the Tendency of varieties to Depart Indefinitely From the Original Type” publicada en 1855, Wallace no era tan estrictamente adaptacionista, e incluso atacó dicha postura argumentando que era más un acto de imaginación por parte de los naturalistas, que el producto de una observación objetiva y de sentido común, ya que en muchos animales existían órganos rudimentarios o incluso inútiles. Tal como lo describe en “On the Habits...”:

“In the structure of animals, especially that large class best known to us, vertebrate animals, there is a general plan, which, so far as we can see, goes beyond the circuit of the special adaptation of each animal to its

mode of living; and is a rule of creative action, in addition to the rule that the parts shall be subservient to an intelligible purpose of animal life. We have noticed several phenomena in the animal kingdom, where parts and features appear rudimentary and inert, discharging no office in their economy, and speaking to us not of purpose, but of law” (Wallace, 1856: 31).

Así, en sus primeras teorizaciones, Wallace explicó la presencia de órganos vestigiales por la persistencia de un plan corporal básico y no porque cumplieran precisamente una función adaptativa. Con base en lo anterior, es evidente que ocurrió un cambio en la postura de Wallace sobre la adaptación. Sin embargo, pocos son los trabajos que profundizan sobre esta transformación ideológica. (Por ejemplo Bueno y Llorente, 2004; Shanahan, 2004; Rodríguez-Caso, 2008).

En la primera edición de *On the Origin...* (1859), Darwin sostuvo que la selección natural ha sido el principal, pero no el único, medio de modificación, posición que mantuvo incluso en las ediciones posteriores. Sin embargo, Shanahan (2004) considera que la postura de Darwin con respecto a la adaptación fue “sufriendo cambios, pasando de un adaptacionismo estricto, donde admite que cada característica de los seres orgánicos está perfectamente diseñada y cumple con una función específica, hasta una postura más flexible y “no adaptacionista” (Shanahan, 2004: 106). En la última edición de *On the Origin* (1872), Darwin sostiene que sus conclusiones han sido deformadas, ya que él no reconoció a la selección natural como el único mecanismo: *“Furthermore, I am convinced that*

Natural Selection has been the most important, but not the exclusive, means of modification" (Darwin, 1872: 4). Sin embargo, esta aclaración no tuvo gran repercusión, pues prevaleció la idea de la selección natural como el mecanismo casi exclusivo de evolución y su efecto era producir adaptación.

La concepción de Wallace con respecto a la adaptación comenzó cuando viajó por el Amazonas y el Río Negro (Beddall, 1968: 267). El viaje duró cuatro años con un final desafortunado, pues su embarcación se incendió y se perdió la mayoría del material recolectado. Pero lejos de detener su trabajo, Wallace inmediatamente se preparó para realizar otro viaje, esta vez al Archipiélago Malayo (George, 1964). Así, en la primavera de 1854, partió de nuevo, en una exploración que duraría ocho años en los trópicos al otro lado del mundo. Fue ya en este segundo viaje donde Wallace comenzó a destacarse en el terreno teórico y donde desarrolló su concepto de adaptación (Bueno y Llorente, 2003).

A su llegada al archipiélago, Wallace se adaptó a las costumbres locales, aprendiendo las lenguas nativas, encontró alimento y refugio donde pudo, y utilizó cualquier medio de transporte disponible. Por cuestiones prácticas, el clima y los arreglos de viaje determinaron en gran medida su itinerario. Los dos primeros años los pasó en Singapur y en Borneo, los cinco años posteriores en el área de las Célebes al norte de Nueva Guinea, y el último año en Timor, Java y Sumatra (Beddall, 1968: 268).

Este fue un periodo muy productivo para Wallace, pues aquí es donde hizo sus primeras publicaciones importantes sobre Historia Natural. En particular, en lo que se refiere a la adaptación de los organismos, mostró una actitud más plural, pues a partir de observaciones de la flora y la fauna locales, se abstuvo de caer en interpretaciones estrictamente adaptativas. Los trabajos principales en los que Wallace abordó el tema de la adaptación fueron:

- “On the Law Which Has Regulated the Introduction of New Species” (1855)
- “On the Habits of the Orang-Utan of Borneo” (1856)
- “On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely From the Original Type” (1858)

El primer artículo, “On the law which has regulated the Introduction of new Species” (1855) es muy importante, pues fue la primera declaración de Wallace sobre el proceso de evolución biológica, donde, gracias a la influencia de la obra de Robert Chambers (1844) *Vestiges of the Natural History of Creation*, Wallace hizo referencia a la sucesión de los seres vivos bajo el principio de que las formas de vida actuales están íntimamente relacionadas con las existentes en periodos geológicos anteriores, además abordó el caso de los órganos rudimentarios que poseen los organismos, lo cual da razón de una postura no totalmente adaptacionista en la naturaleza, donde hay cabida para partes u órganos que carecían de una función específica e incluso podían ser perjudiciales. Al abordar las cuestiones anteriores, Wallace admitió que existen órganos que no son de carácter adaptativo y principalmente, planteó que existe una ley que regula la

formación de especies: cada especie surge coincidiendo tanto en espacio como en tiempo con otra especie preexistente estrechamente relacionada (Wallace, 1855: 185), es decir, las especies surgen por un proceso natural y no como productos de creaciones separadas.

Como resultado de su búsqueda por nuevas evidencias a favor de la tesis transmutacionista,³ Wallace escribió otros dos trabajos donde en concreto, mencionó el concepto de adaptación biológica y da algunos ejemplos. Tal es el caso de artículo “On the habits...”, donde aparte de hacer una descripción de las características físicas y de comportamiento de los orangutanes, condena claramente el adaptacionismo. Wallace notó que tanto los machos como las hembras poseían caninos que nunca utilizaban, lo cual hacía inexplicable la tesis de que todas las características de un organismo tienen una función adaptativa (Rodríguez-Caso, 2008: 64-65), por lo que concluyó que es un error común asumirla como invariablemente válida.

En este escrito se observa que Wallace relaciona a la adaptación con otro concepto importante: la utilidad, que se relaciona con la doctrina del utilitarismo (Rodríguez-Caso, 2008: 83), y en su publicación más importante, “On the Tendency”, conocida como el “*Ternate essay*” (Van Wyhe, 2012: 249) aparecida en 1858 mientras habitaba en el archipiélago, dejó ver una postura contraria a la

³ Transmutación: entendido como “transformar una cosa en algo diferente” fue utilizado en el ámbito biológico por Erasmus Darwin en su libro *Zoonomia* (1796), lo cual sería retomado por Charles Darwin (1859) y Alfred Wallace (1876). En este sentido el termino no tiene relación con el significado que adquirió en el siglo XX con los trabajos de Mendel (1865) y De Vries (1901).

concepción utilitaria, cuando se refiere a características de los seres vivos como “partes sin importancia” y por lo tanto, no adaptativas.

De este modo, al considerar sus primeras publicaciones, se puede afirmar que la actitud de Wallace en contra del adaptacionismo se da en razón de que la ve como una postura de los naturalistas que degradaba el mundo orgánico, con la insistencia de que cada parte tenía que ser útil para algo (Rodríguez-Caso, 2008: 65). Y aunque todas las partes de los seres vivos tuvieran funciones específicas, Wallace consideró como un error la facilidad temeraria con que los naturalistas proponían funciones para cada carácter, lo cual parecía más cuestión de imaginación que de verdadero descubrimiento.

Finalmente con el paso del tiempo, en publicaciones posteriores a las que realizó durante su estancia en el archipiélago Malayo, y en gran medida gracias a la influencia ejercida por los trabajos de Darwin, Wallace adoptó una postura ultra adaptacionista. Un claro ejemplo de ello se observa en una carta enviada a su amigo H. W. Bates el 24 de diciembre de 1860:

“I know not how or to whom to express fully my admiration of Darwin’s book. To him it would seem flattery, to others self-praise ; but I do honestly believe that with however much patience I had worked up and experimented on the subject, I could never have approached the completeness of his book—its vast accumulation of evidence, its overwhelming argument, and its admirable tone and spirit. I really feel

thankful that it has not been left to me to give the theory to the public. Mr. Darwin has created a new science and a new philosophy and I believe that never has such a complete illustration of a new branch of human knowledge been due to the labours and researches of a single man” (Wallace, 1860; citado en Marchant, 1916: 73).

Así, habiendo establecido el cambio de postura de Wallace respecto a la adaptación, el objetivo de esta investigación es precisamente encontrar las razones de este cambio durante el desarrollo de su pensamiento. Que lo llevó a convertirse en uno de los principales defensores de la concepción ultraseleccionista de la evolución, postura que mantuvo por el resto de su vida. Y asumiendo el papel de “the tireless advocate for “Mr. Darwin’s theory” who prided himself on being “more Darwinian (i.e. more adaptationist) than Darwin.” (Shanahan, 2004: 108) y se convirtió en el eje central sobre el que se desarrollaron las posteriores discusiones sobre la teoría evolutiva.

Por ejemplo, en su publicación de 1867, “Mimicry and other Protective Resemblances among Animals”, escribió sobre la utilidad de absolutamente todos los órganos de los seres vivos:

“A necessary deduction from the theory of Natural Selection, namely— that none of the definite facts of organic nature, no special organ, no characteristic form or marking, no peculiarities of instinct or of habit, no relations between species or between groups of species—can exist, but

which must now be or once have been useful to the individuals or the races which possess them. This great principle gives us a clue which we can follow out in the study of many recondite phenomena, and leads us to seek a meaning and a purpose of some definite character in minutiae which we should be otherwise almost sure to pass over as insignificant or unimportant” (Wallace, 1867: 3)

Así mismo, en su obra cúlmine sobre evolución, titulada *Darwinism*, Wallace hizo múltiples declaraciones en las que da por hecho que cualquier carácter presente en cualquier organismo cumple con una función y es totalmente útil para el individuo, aunque sea por una sola vez en su vida:

“In this way every possible modification of an animal or plant, whether in colour, form, structure, or habits, which would be serviceable to it or to its progeny at an period of its existence, may be readily brought about. There are some curious organs which are used only once in a structure’s life, but which are yet essential to its existence. Such are, the great jaws possessed by some insects, used exclusively for opening the cocoon, and the hard tip to the beak of unhatched birds used for breaking the eggshell” (Wallace, 1889: 113).

Lo anterior es evidencia de ese cambio de ideas respecto a la adaptación, desde una posición abierta hasta otra dura. Sin embargo, es muy probable que

haya existido influencia de otras fuentes, pues Wallace al ser un hombre de múltiples intereses, mantenía relación y amistad con diversas personas.⁴

La postura adaptacionista de Wallace queda de nuevo de manifiesto en un escrito realizado en 1896 llamado "The Problem of Utility: Are Specific Characters Always or Generally Usefull?", donde argumentó que todas las características que distinguen a una especie de otra tienen un significado adaptativo. Después de hacer un análisis sobre cómo se forman las especies, concluyó diciendo que incluso si podemos o no descubrir su uso, existe una enorme probabilidad a favor de la afirmación de que cada carácter específico es o ha sido útil, o, en caso de no ser útil en sí, al menos se encuentra muy cercanamente relacionado con otro carácter que sí lo es (Wallace, 1896: 496).

Con base en lo anterior, se puede apreciar un cambio notable en las ideas de Wallace sobre la adaptación, ya que en sus primeros escritos (Wallace, 1855, 1858) se mostró escéptico en aceptar que cada estructura tuviera una función adaptativa, mientras que en sus últimos trabajos (Wallace, 1889, 1896), especialmente en su libro *Darwinism*, expresó una clara postura ultra adaptacionista. Este libro se puede considerar como el epítome sobre las ideas evolucionistas del Wallace de los últimos años.

⁴ John Stuart-Mill, a quien Wallace conoció en 1870 durante una campaña para la reforma de la tenencia de la tierra (Gardiner, 2000:1). Mill fue un exponente, del utilitarismo el cual fue fundado sobre la idea de que las consecuencias de las acciones humanas son la base sobre la que hay que evaluar su mérito. Lo que importa es el tipo de consecuencias que tengan para la felicidad del ser humano. El principio de utilidad, proveniente de una doctrina social, pudo haber sido una influencia importante para Wallace.

Establecido lo anterior, el presente trabajo tiene como propósito hacer un análisis histórico de cuáles fueron las razones e influencias de este cambio hacia un seleccionismo más rígido. Ello resulta de gran interés histórico, ya que el modelo de evolución desarrollado por la teoría sintética, al igual que el promovido por Wallace en su etapa madura, sostiene por igual una postura preeminentemente seleccionista y adaptacionista.

Esta postura ha provocado grandes polémicas y ha sido criticada fuertemente por destacados evolucionistas a través de una serie de investigaciones en la biología evolutiva entre las que destacan, La técnica de electroforesis en gel, a partir de la cual (Lewontin, 1991) pudo cuantificar de forma sencilla y masiva la cantidad de variabilidad genética en una multitud de organismos; La teoría neutralista de la evolución molecular propuesta por Kimura en 1968; Desde el campo de la paleontología, la teoría del equilibrio puntuado propuesta por Niles Eldredge y Stephen Jay Gould (1972); y los trabajos sobre evolución molecular de (Dawkins, 1976; Orgel y Crick, 1980; Dolittle and Sapienza, 1980) en Gregory, 2005) y la investigación en el campo de la biología del desarrollo, o evo-devo propuesta por (Carrol *et al.* 2001).

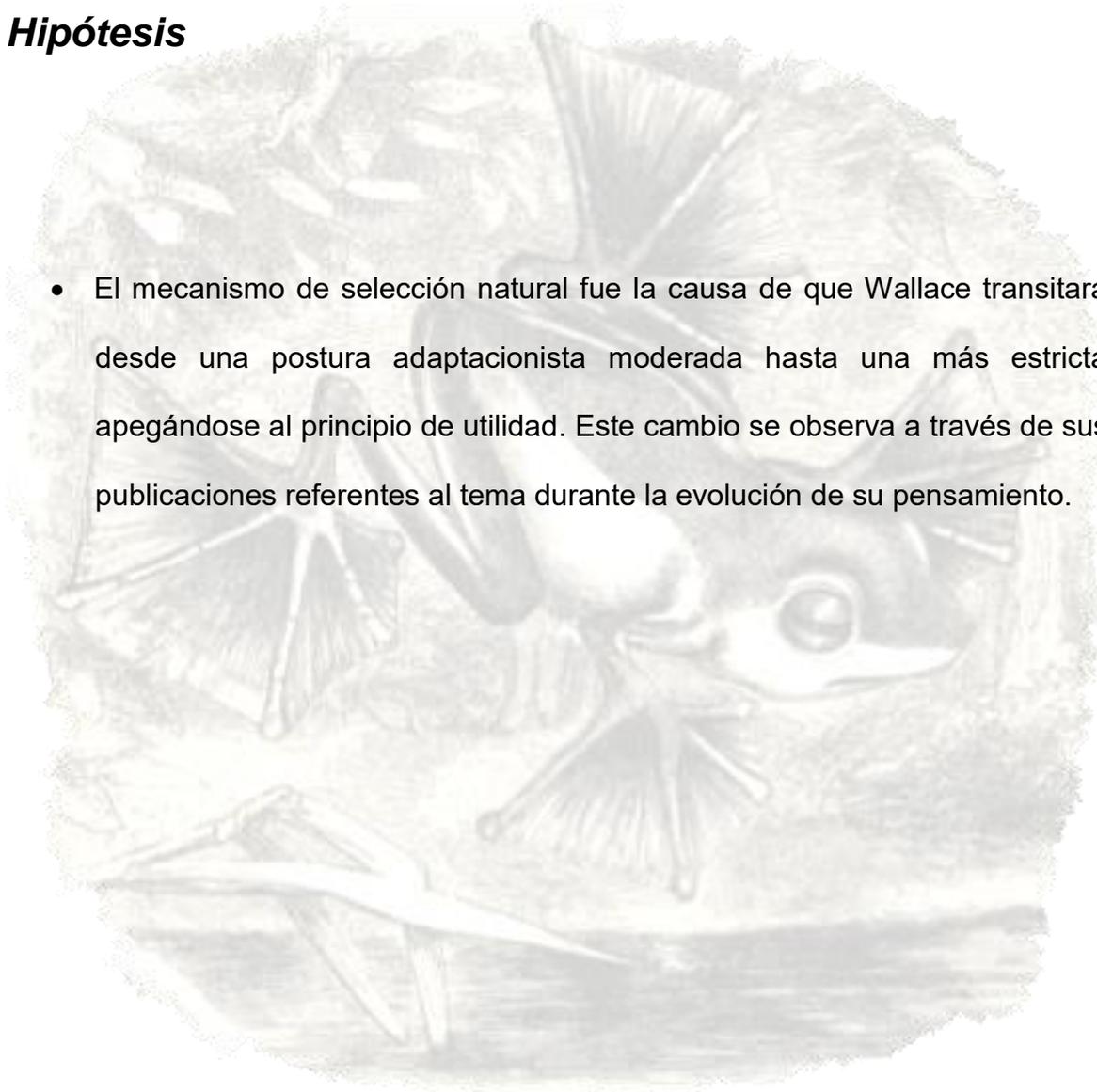
A partir de estos desarrollos tanto teóricos como experimentales, se ha ido estructurando una visión menos adaptacionista, gradualista y seleccionista de la evolución. Dado que la polémica en torno a qué tan gradual o puntuada es la evolución continúa vigente, resulta pertinente el analizar desde una perspectiva

histórica el origen de esta polémica, pues, en palabras de Wallace, ¿qué otra cosa, sino la experiencia del pasado, nos sirve como faro para corregir errores y como guía para transitar por el camino de la verdad? (Wallace, 1905: 203)



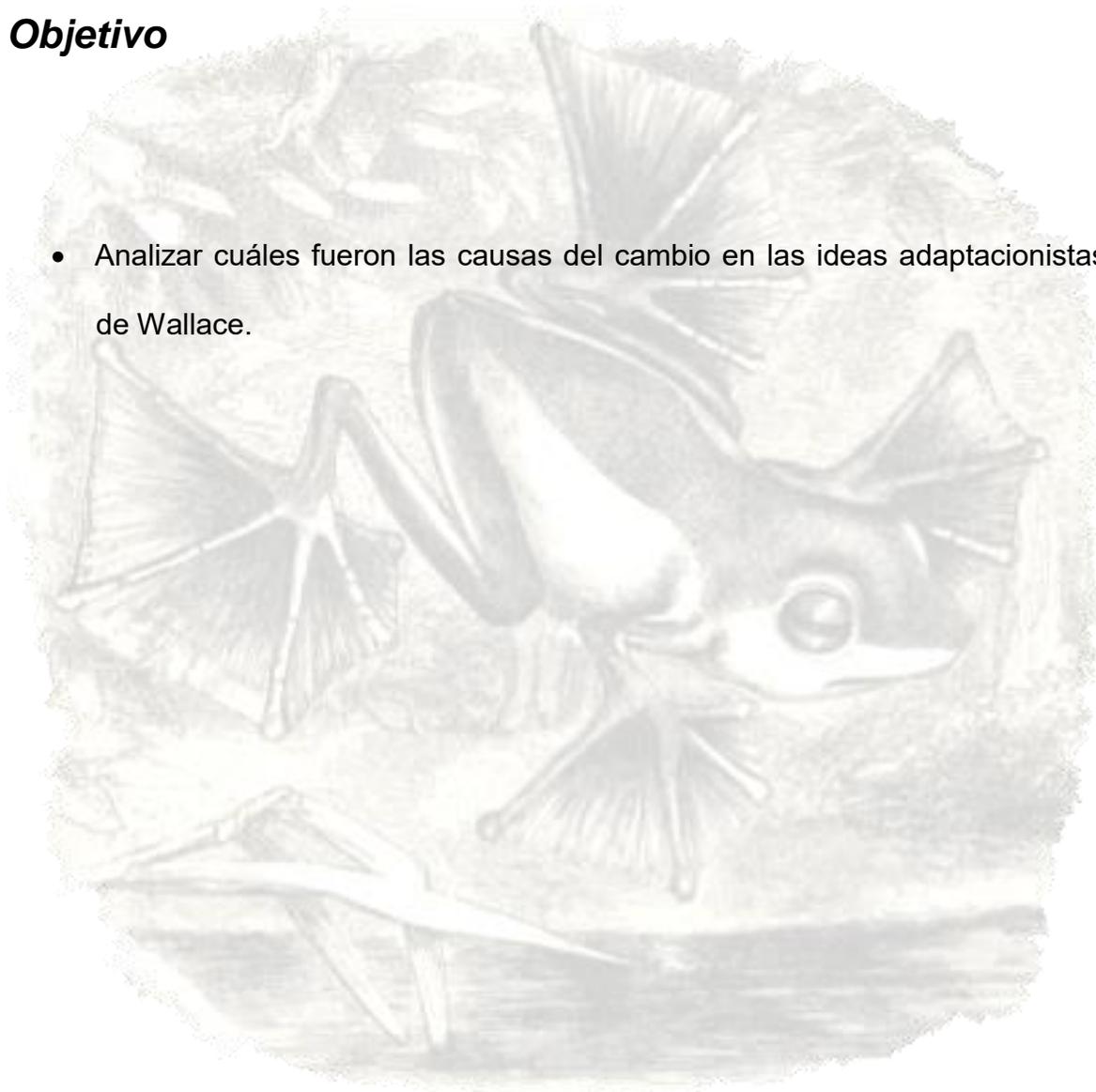
Hipótesis

- El mecanismo de selección natural fue la causa de que Wallace transitara desde una postura adaptacionista moderada hasta una más estricta apegándose al principio de utilidad. Este cambio se observa a través de sus publicaciones referentes al tema durante la evolución de su pensamiento.



Objetivo

- Analizar cuáles fueron las causas del cambio en las ideas adaptacionistas de Wallace.



Acercamiento a la historia natural

"It is true that man is still, as he always has been, subject to error; his judgments are often incorrect, his beliefs false, his opinions changeable from age to age.(...) And what is it but the accumulated experience of past ages that serves us as a beacon light to warn us from error, to guide us in the way of truth." (Wallace, 1905:203-204)

Nacido el 8 de enero de 1823 en el seno de una familia de clase media de ingresos modestos, Alfred Russel Wallace fue desde temprana edad un niño de temperamento curioso y apasionado, a pesar de que la falta de dinero a menudo resultaba ser un obstáculo para sus intereses. El propio Wallace recordaba su niñez como un episodio feliz lleno de matices en su autobiografía *My Life: Letters and Reminiscence* (Wallace, 1905).

Wallace fue un hombre prolífico en diferentes ámbitos durante toda su vida. El joven Wallace se encontró inmerso en diversos campos de estudio, sobre todo en temas sociales. La escuela siempre le pareció tediosa, en gran medida por el método de enseñanza que consistía en repetir y aprender las cosas de memoria. Así, el tener que abandonar la escuela a la edad de trece años no representó ninguna tragedia para Wallace. Por el contrario, representó una oportunidad para desarrollar su gusto por la lectura. Su constante interés por analizar y aprender cosas nuevas lo llevó a convertirse en un joven autodidacta y no volvió a recibir formación académica oficial, con la excepción de algunos cursos en institutos para obreros, los cuales habían sido fundados por participantes activos de los movimientos socialistas, especialmente el dirigido por Robert Owen. Desde esta

temprana etapa de su formación intelectual, se despertó en Wallace un interés persistente por asuntos que afectaban a las clases más oprimidas.

La principal fuente de libros durante su infancia fue auspiciada gracias a que su padre ocupó temporalmente un puesto de bibliotecario. Sin embargo, por problemas financieros, Wallace tuvo que abandonar su hogar y peregrinó bajo la tutoría de sus hermanos mayores, aprendiendo oficios como la carpintería y la topografía. Este último se había vuelto un oficio muy próspero gracias a las nuevas reformas en el Reino Unido, las cuales obligaban a los propietarios de tierras al pago de impuestos. En este tiempo Wallace trabajó para su hermano William, de quien aprendió una serie de habilidades y conocimientos como la redacción y elaboración de mapas, la geometría y la trigonometría, el diseño de edificios y la construcción, la mecánica, y la química agrícola (Wallace, 1905).

Sin embargo, cuando el trabajo disminuyó, tuvo que buscar otras alternativas de empleo. Su modesta posición económica y las constantes carencias monetarias forjaron el carácter decidido y emprendedor de Wallace. Así, gracias a su persistencia, consiguió empleo como profesor y ahí fue donde nuevamente tuvo a su disposición una amplia gama de textos sobre temas de actualidad, incluidos los de historia natural, donde el tema de la transmutación biológica se perfilaba como una importante tendencia en los estudios realizados por los naturalistas de la segunda mitad siglo XVIII. Las ideas fijistas, las cuales habían prevalecido por mucho tiempo como el paradigma dominante, comenzaban a ser cuestionadas por personajes pioneros en nuevas interpretaciones

transformistas, como los naturalistas franceses Georges Louis Leclerc, Conde de Buffon (1707 –1788) y Jean-Baptiste Lamarck (1744 – 1829).

El afán de conocimiento llevó a Wallace a interesarse en diversos temas, como geología, astronomía, botánica y crítica social. Posteriormente dedicó sus esfuerzos al estudio de la evolución, la antropología, el mesmerismo y el espiritismo. Su primera incursión en la historia natural la hizo como botánico amateur, identificando plantas en el poblado galés de Neath, donde con la ayuda de una guía identificaba las especies vegetales y anotaba datos sobre su distribución en las calles del poblado así como en los campos aledaños y la vegetación ribereña (Stott, 2012: 269-270). Su principal ambición en ese momento era satisfacer la curiosidad de reconocer las plantas que observaba cotidianamente en los largos paseos que realizaba durante su tiempo libre. Desde su juventud, Wallace tuvo un genuino aprecio por la lectura y el aprendizaje de todo tipo de tópicos. Ello se hace evidente en el trabajo titulado “The Advantages of Varied Knowledge” que Wallace presentó en 1843 (publicado en 1905), donde manifestaba ya esa pasión por el conocimiento de la verdad a partir de la experiencia acumulada, pasión que mantendría por el resto de su vida y a la cual concibió como una necesidad intelectual:

“There is an intrinsic value to ourselves in these varied branches of knowledge, so much indescribable pleasure in their possession, so much do they add to the enjoyment of every moment of our existence, that it is impossible to estimate their value (Wallace, 1905a:201)... Can

we believe that we are fulfilling the purpose of our existence while so many of the wonders and beauties of the creation remain unnoticed around us? (Wallace, 1905: 203)”

En 1844, mientras Wallace se desempeñaba como profesor en la pequeña ciudad de Leicester, las lecturas referentes a la geología cobraron importancia, sobre todo en virtud de la anterior experiencia que había tenido como topógrafo. En los textos sobre esta materia, el conocimiento sobre la estructura de la superficie de la tierra había madurado rápidamente desde el siglo XVIII. Las descripciones sobre los estratos minerales fueron muy importantes para establecer su orden probable de sucesión (Coleman, 1983: 106): *“There was in Leicester a very good town library, to which I had access on paying a small subscription, and as I had time for several hours reading daily, I took full advantage of it. Among the works I read here, which influenced my future, were Humboldt’s “Personal Narrative of Travels on South America”... and a number of other standard works (Wallace, 1905: 232).*

Otras lecturas que hizo Wallace a mediados de la década de 1840 fueron *Age of Reason* de Thomas Paine (1794), de la cual adoptó su postura crítica contra la religión institucionalizada, *A Treatise on the Geography and Classification of Animals*, de William Swainson (1835), en el que Swainson expuso el místico sistema quinario del naturalista William S. MacLeay y *On the Manifestation of Polarity in the Distribution of Organized Beings in Time*, de Edward Forbes (1854). Fue precisamente el conocimiento de las concepciones metafísicas de Swainson y

Forbes lo que motivó en Wallace el deseo de desarrollar una explicación alternativa contraria y sin especulaciones místicas sobre las relaciones taxonómicas y biogeográficas de los organismos. Dos obras más resultaron cruciales para el desarrollo de sus ideas evolucionistas. La primera fue *An Essay on the Principle of Population*, de Thomas Malthus (1798):

“But perhaps the most important book I read was Malthus’s “Principles of Population,” which I greatly admired for its masterly summary of facts and logical induction to conclusions. It was the first work I had yet read treating of any of the problems of philosophical biology, and its main principles reminded with me as a permanent possession, and twenty years later gave me the long-sought clue to the effective agent in the evolution of organic species.” (Wallace, 1905: 232).

La segunda fue *Principles of Geology* (1830) de Lyell quien se había convertido en la referencia obligada de los naturalistas que se apegaban al principio de la *Vera causa*. Allí Wallace aprendió cómo los grandes cambios efectuados a lo largo de períodos temporales amplios podían ocurrir por la acción continua y prolongada de procesos de efecto pequeño. Los *Principles* también le proporcionaron una explicación del desarrollo de la Tierra que eventualmente constituyó una base importante para su posterior interpretación de la formación de las especies (Fonfría, 2003:26):

“La posibilidad de la existencia de una cierta especie en una localidad dada –escribió Lyell (1832)-, o de que pueda medrar más o menos dentro de la misma, está determinada no solo por la temperatura, la humedad, el suelo, la altura y otras circunstancias de tipo similar, sino también por la existencia o la no existencia, la abundancia o la escasez de un conjunto particular de otras plantas y animales de la misma región” (Lyell, 1832, citado en Coleman, 1983: 116-117).

De esta manera Wallace comenzó a tomar interés en las consecuencias de los acontecimientos históricos sobre los organismos. Sin embargo, a diferencia de Lyell, Wallace no estaba conforme con aceptar la causa primera y sobre todo, la fijeza de las especies.

Finalmente su curiosidad lo llevó a conocer a un joven entomólogo, dueño de una gran colección de coleópteros, Henry Walter Bates. Por primera vez, Wallace tenía a alguien con quien hablar sobre sus descubrimientos (Bedall, 1968:265) y quién, a partir de este momento, se convertiría en su mentor, confidente, crítico y compañero de viaje en la subsecuente aventura en la que se convertiría su vida, cuando se adentró en las maravillas que la historia natural tenía, hasta ese entonces desconocidas para él.

“But, as already stated, the events which formed a turning-point in my life were, first, my acquaintance with Bates, and through him deriving a taste for the wonders of insect-life, opening to me a new aspect of

nature, and later on finding in him a companion without whom I might never have ventured on my journey to the Amazon” (Wallace, 1905: 240).

Después de estudiar las sugerentes ideas sobre el origen de las especies (Darwin, Lamarck, Chambers), Wallace se convirtió en un partidario de la tesis transmutacionista, siguiendo con gran interés todo lo relacionado con el problema de la naturaleza y la mutabilidad de las especies (Fonfría, 2003:29). Por ese motivo, el documentar cualquier evidencia a favor del curso de la evolución se convirtió en su gran pasión. La tesis transmutacionista planteada en el libro *Vestiges...* de Chambers, publicado anónimamente en 1844, le produjo una gran impresión. En la opinión de Wallace, era una hipótesis ingeniosa que atraía la atención pero que debería ser investigada para dar respuestas al problema (Wallace, 1905: 254). Estos nuevos planteamientos, a pesar de ser inusuales, merecían ser tratados a través de un estudio racional (Fonfría, 2003:29).

De acuerdo con varios autores (Moore, 1997:301-303; Larson, 2004:23-24; Shermer, 2002:54), el desarrollo del pensamiento de Wallace en el tema de la evolución de las especies está claramente marcado por su previo acercamiento a temas sociales y predisposición por las ideas radicales dentro de la política, religión y ciencia que posteriormente relacionó con cuestiones naturales. Trabajos como “Land Nationalization: its Necessity and its Aims” (1882), son una muestra de su preocupación por el bienestar social general.

A partir de ese momento, la historia natural cobró en él un interés más científico, y se convirtió en el tema central de sus investigaciones. Se convenció del cambio progresivo dentro de los seres vivos, sin embargo consideró necesario contar con pruebas de tipo geológico, paleontológico y biogeográfico para tratar de dilucidar los enigmas de la evolución a través de leyes naturales. Si las especies tenían una historia, esa historia quizá podría recuperarse (Coleman, 1983:101) y él estaba dispuesto a intentarlo “sin despreciar ningún hecho por pequeño que sea” (Wallace, 1905:202), lo que lo impulsó a aventurarse a su primera gran expedición al lado de su amigo Bates al Amazonas con enormes expectativas de realizar estudios más detallados en grupos específicos con vista a la teoría del origen de las especies.

Wallace tenía además la intención de recolectar especímenes para ampliar su colección y solventar sus necesidades monetarias por medio de la venta de ejemplares repetidos, debido al auge de un mercado bastante bien remunerado en el que los coleccionistas ingleses se interesaban por la adquisición de especímenes exóticos. Su reputación como colector aumentó, debido en gran medida gracias a sus representantes en Europa, quienes se encargaban de vender sus especímenes. A pesar del final desafortunado que tuvo su viaje al Amazonas, éste representó un ejercicio de valor incalculable en cuanto a experiencias (Bowler, 1989: 184). Wallace intentó reconstruir la distribución geográfica de diversas especies animales a partir de sus observaciones y sus registros en la cuenca del Amazonas, recopilando las cartas que había enviado a sus amigos y familiares, algunas notas que había podido rescatar en el incendio, y

su memoria (Bedall, 1968: 267). Pocos días después de pisar tierra, en lugar de lamentar su pérdida, Wallace comenzó a planificar su próximo viaje.

Su larga expedición al Archipiélago Malayo tuvo resultados muy diferentes. Fue una empresa mucho más fructífera en su rendimiento, no solo en cuanto a ejemplares recolectados, sino también en cuanto a ideas. Fue en el sudeste asiático donde Wallace desarrolló su gran capacidad como naturalista teórico, tanto en el terreno de la evolución como de la biogeografía (Wallace, 1855, 1857, 1858, 1860, 1863 y 1864). Llegó a Singapur en abril de 1854 y pasó los siguientes ocho años zigzagueando entre las islas, adaptándose a la vida que llevaba la gente local (Bowler, 1989: 184). Cuidó sobre todo de llevar un estricto diario de viaje, a partir del cuál encontró el resultado más espectacular, que fue el descubrimiento independiente de la teoría de la selección natural, aunque esta fue sólo una de las muchas contribuciones importantes que hizo a la teoría de la evolución.

El viaje al Archipiélago Malayo fue un período muy productivo para Wallace, pues fue aquí donde hizo sus primeras publicaciones importantes sobre historia natural, las cuales lo convirtieron en uno de los más reconocidos naturalistas teóricos del siglo XIX, pieza fundamental en la transición de la antigua historia natural hacia la biología moderna (Quammen, 2008: 1) y en uno de los biogeógrafos más importantes en la historia de la biología (Nelson, 1978; Browne, 1983). Todo este gran trabajo lo hizo además a contracorriente, como un pensador

original, independiente y extraordinario dentro de una sociedad predominantemente cristiana y conservadora.

Finalmente el resto de su vida se dedicó a merodear entre las más reconocidas sociedades científicas dedicadas al estudio de temas relevantes sobre la naturaleza, donde se codeaba con grandes personalidades y obtenía información suficiente para sus fines y para la vasta cantidad de publicaciones que realizó, además de luchar por ideales sociales que creía importantes para el desarrollo de la humanidad. Con su inagotable curiosidad, desarrolló la habilidad de encontrar en multitud de objetos y procesos el interés histórico o artístico. Se mantuvo siempre como un ardiente defensor de una política que pedía al estado destinar más fondos para la educación.

Wallace murió el 7 de noviembre de 1913, a la edad de 90 años, después de una intensa vida que dedicó por completo a defender sus eclécticos intereses personales, muchos de los cuales le significaron reconocimiento y admiración aunque otros le valieron críticas acerbadas y pérdida de credibilidad. Wallace vivió una época de grandes cambios científicos que llevaron a la creación de importantes innovaciones tanto en la ciencia como en la ingeniería, lo mismo que en las condiciones culturales y socioeconómicas de Inglaterra, en los cuales fue siempre un participante muy activo.

Rechazo al adaptacionismo

*"Direct evidence to show that they were not and are not useful in the ordinary sense".
(Wallace, 1905 [2007]:212)*

El interés en la transmutación de las especies fue la razón que motivó en Wallace sus dos grandes expediciones, la primera a la cuenca del Amazonas (1848-1852) y la segunda y más fructífera con respecto a esta novedosa teoría, al Archipiélago Malayo (1854-1862). Ese interés se debió en gran medida a los antecedentes y planteamientos previos desarrollados por algunos naturalistas (i.e. Chambers, 1884; Forbes, 1846) sobre esta cuestión. En principio, Wallace aceptó la tesis de la transmutación, aunque con reservas, sobre todo porque no estuvo de acuerdo con los mecanismos que se proponían para explicar el cambio permanente de las especies, como las ideas del uso y desuso y la herencia de caracteres adquiridos. Wallace inició una extensa lectura de temáticas referentes a la modificación de especies en busca de un mecanismo mediante leyes naturales que pudiera explicar este cambio así como los alcances y capacidades de transformación de los organismos. Esta búsqueda fue el asunto más importante durante la época comprendida entre 1843-1853. En los escritos de este periodo se puede encontrar a un Wallace consciente de las peculiares formas vivas, interesado en la distribución geográfica de las especies y en su variación interna así como en la relación de estos aspectos con las características ambientales y la sucesión de grupos mayores.

Dentro de los estudios que realizó durante esta búsqueda, los más relevantes por su amplia gama de observaciones, son los relacionados con insectos, aves y algunos mamíferos. En ellos logró reconocer una serie de afinidades entre especies tomando en cuenta su distribución, hábitos y parecido morfológico. Es en este periodo que Wallace desarrolló una sólida argumentación a favor de la historia natural de los organismos y el reemplazo evolutivo. Sobre el tema de la utilidad, nada sugiere que Wallace lo hubiera conectado hasta entonces con la mecánica de sustitución en estructuras adaptativas *per se*, sino que por el contrario, se mostró parco a este respecto. Sin embargo, en las contadas referencias que hizo respecto al tema de la adaptación, no se mostró muy convencido de que ésta fuera particularmente importante para su estudio, ya que consideraba a la interpretación adaptativa de las estructuras y los hábitos como una cuestión secundaria e imaginativa más bien apegada a las explicaciones defendidas por la teología natural.

Durante su estancia en la Cuenca Amazónica, Wallace ocupó mucho de su tiempo en encontrar especímenes raros y en su descripción. Sin embargo, su tema de interés prioritario fue el origen de las especies, como reiteradamente lo expresaba en sus cartas y artículos: *“These extracts from my early letters to Bates suffice to show that the great problem of the origin of species was already distinctly formulated in my mind; that I was not satisfied with the more or less vague solutions at that time offered; that I believed the conception of evolution through natural law so clearly formulated in the “Vestiges” to be, so far as it went, a true*

one; and that I firmly believed that a full and careful study of the facts of nature would ultimately lead to a solution of the mystery” (Wallace, 1905:257).

Como se vio anteriormente, Wallace estaba inmerso en esta problemática evolutiva desde algunos años antes, y su genuino interés lo llevó a conocer las diversas alternativas que ofrecían los naturalistas de más renombre de la primera mitad del siglo XIX. Sin embargo, según su opinión, ninguna representaba una explicación armoniosa capaz de lograr una vinculación certera entre lo que se observaba en la naturaleza y las leyes que la regían, por lo que no lograron convencerlo al no considerarlas una interpretación coherente. Sin embargo, planteaban muchas líneas sobre las cuales Wallace consideró que se podían obtener las respuestas y daban una salida alternativa a la explicación ortodoxa que atribuía el origen de las especies a una creación divina. Había que buscar parentescos entre variedades muy afines, trazar límites de distribución, conocer los hábitos de las especies actuales, reconocer las formaciones estratigráficas así como identificar la evidencia paleontológica que contenían.

El artículo “On the Law which has regulated the introduction of new species” publicado en 1855, representa una grandiosa síntesis de toda una cosmovisión que comenzaba a cobrar fuerza y se dirigía hacia la formulación de la teoría de la selección natural. En este artículo se exponían las evidencias necesarias para dar paso a su futura interpretación:

- Geología: La superficie de la tierra ha sufrido cambios a través de periodos sucesivos; a consecuencia de esto, la vida ha sufrido alteraciones

graduales que han culminado en un reemplazo de especies; su distribución geográfica es el resultado de estos cambios, tanto de la superficie terrestre como de sus habitantes.

- Geografía orgánica: El estudio de la distribución geográfica de los organismos ha dejado en claro que los grupos grandes, como clases y órdenes, se extienden por toda la tierra, mientras que los más pequeños, como familias y géneros, se limitan a una porción muy pequeña; en lugares de clima similar pero con alguna barrera de por medio, se presentan familias afines, pero géneros y especies peculiares; ningún grupo ha existido dos veces.

La ley que deduce es que “Cada especie ha llegado a existir coincidiendo en el espacio y tiempo con especies pre existentes muy afines”. (Wallace, 1855: 186).

La ley propuesta por Wallace, conocida como la ley de Sarawak, muestra su interés por liberar a la historia natural de las explicaciones metafísicas. Wallace la propuso para confrontar las ideas de Edward Forbes, quien había propuesto una esotérica ley de la polaridad, según la cual, al principio del Paleozoico y al final del Neozoico, se había dado la mayor variedad de tipos genéricos, mientras que durante el lapso intermedio, la diversidad había decrecido sensiblemente (Forbes, 1854). Explicaba también Forbes que la similitud entre diferentes grupos fósiles se debía a la inclinación del Creador por ciertos diseños animales en particular. Tales ideas resultaron ser una abierta provocación para quienes, como Wallace, intentaban explicar los fenómenos de la naturaleza mediante procesos

naturales (Van Oosterzee, 1997). A Wallace le parecieron absurdas y arbitrarias las ideas de Forbes, de modo que intentó explicar la distribución de los organismos de manera racional. Ni siquiera el célebre Cuvier, también creacionista, recurría a hipótesis tan arbitrarias. Para explicar algunos patrones biogeográficos, prefería hipotetizar dispersiones intercontinentales que creaciones milagrosas (Papavero et al., 1997, 2004) citado en (Bueno y Llorente, 2005)

En el siglo XIX se dio un encendido debate entre Cuvier y Saint-Hilaire acerca del origen de las estructuras morfológicas (Barahona, 2009: 3). Por un lado, el naturalista francés Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, afirmaba que dichas estructuras surgían a partir de un modelo abstracto proporcionado por la naturaleza, el cual disponía de cada uno de sus componentes dependiendo de las condiciones ambientales a las cuales el organismo se enfrentaba. Para su coterráneo Georges Cuvier, en cambio, el origen de las estructuras tenía una base funcional, es decir, la forma animal era una expresión de las utilidades fisiológicas adecuadas para enfrentar las condiciones ambientales, las cuales hacen posible la existencia de los seres vivos, y “la verdadera condición de existencia de un ser vivo, y parte de su definición esencial, es que sus partes trabajen juntas para el bien del todo” (Cuvier, 1798).

Cabe señalar que Wallace no aceptaba esta posición teleológica según la cual la función es suficiente para explicar la forma animal. De acuerdo con Wallace, tales interpretaciones eran meramente especulativas y cuestionables, ya que para tener un conocimiento objetivo de las diversas estructuras se requería

estudiar a los animales en su ambiente natural y no solo limitarse al estudio morfológico de las estructuras en sí.

Las declaraciones de Wallace son claramente contrarias a posturas como las de Geoffroy y Cuvier. La existencia de órganos rudimentarios se explica con la ley de Sarawak, la cual implica la analogía de la divergencia con un árbol ramificado donde las nuevas ramas que surgen representan a las nuevas especies partiendo desde el tronco. Las especies son destruidas por cambios geológicos, mientras que el nuevo grupo tiene estructuras modificadas sobre un “antitipo” y será el nuevo representante en la nueva formación geológica. Al referirse a los órganos rudimentarios, Wallace explicó:

“That these really do exist, and in most cases have no special function in the animal œconomy, is admitted by the first authorities in comparative anatomy. The minute limbs hidden beneath the skin in many of the snake-like lizards, the anal hooks of the boa constrictor, the complete series of jointed finger-bones in the paddle of the Manatus and whale, are a few of the most familiar instances. In botany a similar class of facts has been long recognized. Abortive stamens, rudimentary floral envelopes and undeveloped carpels, are of the most frequent occurrence. To every thoughtful naturalist the question must arise, What are these for? What have they to do with the great laws of creation? Do they not teach us something of the system of Nature? If each species has been created independently, and without any

necessary relations with pre-existing species, what do these rudiments, these apparent imperfections mean? There must be a cause for them; they must be the necessary results of some great natural law. Now, if, as it has been endeavoured to be shown, the great law which has regulated the peopling of the earth with animal and vegetable life is, that every change shall be gradual; that no new creature shall be formed widely differing from anything before existing; that in this, as in everything else in Nature, there shall be gradation and harmony,--then these rudimentary organs are necessary, and are an essential part of the system of Nature..” (Wallace, 1855:195-196).

Es necesario mencionar que Wallace en ese momento consideró erróneamente las estructuras vestigiales como creaciones incipientes, que no habían logrado tener todavía ninguna función, pero que se entendían como parte de un proceso de desarrollo gradual que operaba en la naturaleza, en vez de reconocerlas como estructuras que habían tenido alguna función en el pasado pero que actualmente la habían perdido (Smith, 2010).

En el artículo “On the habits...” (Wallace, 1856), consideró que debido a que la dieta de los orangutanes consta de frutas y en ocasiones de brotes y hojas, la presencia de caninos es innecesaria, incluso cuando se considera que podrían servir como defensa contra animales carnívoros, puesto que sus hábitos son básicamente arborícolas, además de que en todo caso, las hembras, que son las que están más expuestas, deberían tener los colmillos más grandes y sin embargo

los tienen más reducidos: “Se debe afirmar, entonces, que hay órganos que no son de utilidad?” La respuesta de Wallace es que si algunos animales están provistos de órganos y apéndices que no tienen ningún propósito material o físico (las excrecencias de algunos insectos, las coloridas plumas de algunas aves, los grandes cuernos de los antílopes, las flores), su presencia se explica por un principio general progresivo de la naturaleza (antitipo) más que por cubrir las necesidades individuales”.

Este documento fue escrito tres años antes de su célebre artículo de “Ternate” (Wallace, 1858), donde Wallace incluyó el principio de utilidad como uno de los elementos centrales del modelo evolucionista Darwiniano-Wallaceano que estaba desarrollando. En este modelo proponía que las fuerzas selectivas que actúan sobre las variaciones hereditarias son explicación suficiente para el cambio evolutivo (Michaux, 2015). Michaux considera que Wallace utilizaba un lenguaje diferente con el fin de ocultar sus inclinaciones evolutivas, utilizando el término “antitipo” para referirse a los ancestros comunes” y utilizaba la palabra afinidad para referirse a “homología”.

Su pensamiento iba sufriendo cambios conceptuales y metodológicos en la medida que ampliaba sus intereses intelectuales. Su desarrollo intelectual lo llevó a adoptar una postura más científica y objetiva, por lo que rechazó los argumentos especulativos a favor de la utilidad funcional necesaria para la adaptación, los cuales estaban ligados a las explicaciones de la teología natural. No deja de llamar la atención que posteriormente Wallace terminó por adoptar el concepto de

la utilidad funcional como un componente inherente a su teoría evolutiva. El concepto de “adaptación” predarwiniano consistía en ideas completamente teístas y antropocentristas, sustentadas empíricamente en las relaciones forma-función. Wallace se oponía a tales ideas, al igual que al lamarckismo debido a los resultados de experimentos realizados por anatomistas, en los cuales se cortaban colas a grupos de ratas durante varias generaciones y sin embargo seguían apareciendo en las nuevas generaciones. Wallace postuló una realidad biológica en la que las especies se entendían como el resultado de una ley natural de desarrollo progresivo y no como entidades que ocupaban compartimentos estancos preasignados (Caponi, 2006:10), y la única forma de dilucidar este proceso era por medio del estudio empírico de la naturaleza.

Posteriormente, en una carta enviada a Charles Darwin después de esbozar su mecanismo en “On the tendency...” (Wallace, 1858), Wallace aceptaba que aún no tenía muy claro muchas cuestiones referentes a la selección natural:

“I had no opportunity of revising it before it was printed in the journal of the Linnean Society, and, especially, that at that time nobody had any idea of the constant variability of every common species, in every part and organ, which has since been proved to exist. Almost all the popular objections to Natural Selections are due to ignorance of this fact, and to the erroneous assumption that what are called “favourable variations” occur only rarely, instead of being abundant, as they certainly are, in every generation, and quite large enough for the efficient action of

"*survival of the fittest*" in the improvement of the race." (Wallace, 1905: 363)

Sin embargo, pronto iba a convertirse en un adaptacionista estricto *sensu* "la supervivencia del más apto".



Evidencias a favor de la tesis transformista: Wallace y la Selección Natural

"The wonderful complexity and adaptability of organization of all living things leading to that infinite variety of form and structure, of colour and motion, which constitute the greatest charm of the study of nature"
(Wallace, 1905:69-70).

Hasta la primera mitad del siglo XIX, los teólogos eran tributarios de la idea de la economía natural, según la cual, a partir de una concepción teleológica, Dios otorgaba a cada ser la perfecta adaptación para cumplir con una funcionalidad completamente coherente dentro de un sistema natural programado. Esta idea tenía sus antecedentes, desde hacía mucho tiempo, en los "modelos ideales" de Aristóteles y en las "combinaciones afortunadas" de Empédocles de Acragas que retomaría posteriormente Tito Lucrecio Caro (1969). Sin embargo, ninguna de estas propuestas puede distinguirse como una teoría estructurada y con un cuerpo coherente de ideas. Fue hasta después, cuando la perspectiva se amplió y se adoptó el modelo de explicación por leyes naturales, que Wallace pudo elaborar una teoría que explicara convincentemente el cambio orgánico, gracias al conocimiento acumulado y al conjunto de hechos de la historia pasada y presente del mundo (Wallace, 1855, 1858; Darwin, 1859). Estos hechos, hasta entonces inimaginables, fueron proporcionados por los extensos viajes exploratorios, y constituyeron el fundamento empírico suficiente para cambiar la dirección de las nuevas investigaciones. Fueron precisamente Charles Darwin y Alfred Russel Wallace, quienes elaboraron nuevas explicaciones para dar cuenta del mundo orgánico, aunque siguieron diferentes caminos.

Así, mientras Darwin esperaba encontrar evidencia palpable de la verdad de la *Biblia* e identificar los “centros de creación” al partir en el *Beagle*, no imaginaba que este viaje daría un vuelco completamente radical a su concepción del mundo natural. El poder observar hechos como la gran fertilidad de los individuos, el tamaño más o menos constante de las poblaciones, los recursos limitados, la heredabilidad de la variación, además de la influencia que ejerció en él la observación de animales domesticados, esta serie de acontecimientos lo llevó de una simple curiosidad inicial a una indagación mucho más profunda en la que trató de adaptar el modelo de explicación por leyes naturales desarrollado por John Herschel (1832) al mundo orgánico.

Además de este marco epistemológico, otros descubrimientos empíricos, como la coincidencia geográfica de restos fósiles de edentados y armadillos actuales en Sudamérica, condujeron a Darwin a razonar lo improbable que sería explicar esta distribución geográfica particular por una mera coincidencia azarosa y mucho menos por la doctrina de las creaciones independientes. ¿Qué sentido tendría que Dios creara cierto tipo de organismos para después destruirlos y crear otros muy parecidos? ¿Por qué las especies de aves que habitaban el archipiélago de las Galápagos, a pesar de ser únicas, tenían que presentar una afinidad tan clara con las del continente más cercano, es decir, con las especies que habitaban Sudamérica? De este modo, Darwin se percató de que existía un tipo de sucesión no solo temporal sino también espacial de formas afines. La ley

propuesta por Wallace se aplicaba perfectamente a estos casos. Las variedades tendían a divergir hasta convertirse en nuevas especies.

Por otro lado, Wallace, quien había vivido intensas peripecias durante su viaje al Amazonas, incluido su desastroso final, ya desde antes de partir al Amazonas estaba totalmente convencido de la transformación de las especies, aunque aún no entendía su causa eficiente. Fue así que desde entonces se propuso estudiar el origen de las nuevas especies desde un punto de vista objetivo, poniendo especial cuidado en la distribución geográfica.

Después de leer *A Treatise on the Geography and Classification of Animals* de Swainson (1835: 9), Wallace encontró que, según este autor:

"We may, indeed, build a theory upon every thing in nature: but the more we investigate, the stronger will be our conviction in the following deduction: - That the primary causes which have led to different regions of the earth being peopled by different races of animals, and the laws by which their dispersion is regulated, must be for ever hid from human research."

Wallace escribió "no" al margen de este pasaje (Bedall, 1968:9). Su intención era precisamente la opuesta: encontrar una ley que explicara los patrones biogeográficos.

La parte fundamental de sus estudios en la cuenca amazónica estuvo dirigida a establecer los límites geográficos de las especies así como los factores que afectaban la distribución de grupos específicos, las condiciones que influían en la adaptación de las variedades y a la estratigrafía. Sin embargo, el Amazonas no le dio la respuesta completa que estaba buscando, en parte por la pérdida de sus datos. Aun así, lo proveyó de una gran experiencia en campo y lo motivó a intensificar sus estudios sobre diversos grupos animales y vegetales.

Su siguiente destino fue el Archipiélago Malayo, al cual arribó el 20 de abril de 1854. Este fue el periodo más productivo de su vida en el estudio de la historia natural, tanto en el aspecto empírico como en el teórico. Durante este tiempo realizó amplios estudios sobre zoogeografía, con excelentes descripciones de la fauna y las islas que componían este archipiélago y desarrolló tanto su teoría transmutacionista como su modelo biogeográfico. A su regreso se convirtió en un miembro activo en las discusiones sobre evolución de las diversas sociedades de historia natural de Inglaterra, además de continuar con sus intereses en el ámbito social, donde incluso participó directamente en causas a favor de las clases menos favorecidas, en temáticas como la nacionalización de la tierra.

The Malay Archipelago (Wallace, 1869), representa una obra destacada en el terreno teórico y es la mejor evidencia de la metodología que desarrolló durante su trabajo como naturalista. En esta narrativa de viaje se encuentran grandiosas y detalladas descripciones físicas, geográficas y biológicas, así como observaciones sobre la distribución, peculiaridades y anomalías faunísticas, todo ello como

resultado de las últimas series de cambios graduales que la tierra ha sufrido y no de la similitud geográfica o física. Wallace, todavía bajo su primera posición extensionista (Bueno y Llorente, 2005: 59-96), hipotetizó antiguas conexiones terrestres para explicar la historia natural de las islas (Wallace, 1869: 27-28) y a su vez complementó con evidencia geológica el trazo del mapa de tierras y continentes que desaparecieron bajo el océano mucho antes de que surgieran las primeras civilizaciones humanas (Wallace, 1869: 29). Consideró que solo la distribución geográfica de los organismos puede develar aquellos cambios de la superficie terrestre inaccesibles a la geología, pues ésta no puede estudiar las profundidades de los océanos, y es aquí donde el trabajo de los naturalistas adquiere genuina importancia en la reconstrucción histórica, ya que puede llenar la brecha que deja la geología respecto al pasado de la tierra, permitiendo así que estos dos campos del conocimiento se iluminen recíprocamente (Wallace, 1869: 29). De cualquier manera, Wallace concebía al cambio evolutivo como un proceso lento: “El cambio de las especies es un proceso lento. Sobre esto hemos coincidido todos aunque podamos diferir en el modo en que ha tenido lugar” “Change of species is a slow process. On that we are all agreed, though we may differ about how it has taken place.” (Wallace, 1869: 214).

El año 1858 representó para Wallace un momento crítico. Durante este tiempo, su salud empeoró, en parte por las condiciones ambientales, además de la deficiente dieta y a la falta de descanso para lograr reponerse por completo del desgaste físico sufrido durante su viaje al Archipiélago Malayo. Sin embargo, esta desmejorada situación, según confesó él mismo, sirvió de vector para la epifanía

que estaba por presentársele. El encontrar la relación entre los postulados propuestos por Thomas Malthus en su obra *Principle of Population* (Malthus, 1798), donde interpretaba la desigualdad económica en Inglaterra como consecuencia del crecimiento desmedido de la población y la escasez de recursos, y las evidencias resultantes de su trabajo de campo, fueron la llave que le sirvió para responder las incógnitas que ya estaban sobre la mesa. De este modo, encontró al fin el eslabón faltante dentro de una cosmovisión ascendente que implicaba el origen y la transformación de las especies.

Al aplicar el principio malthusiano a las poblaciones animales, Wallace se dio cuenta que el número de organismos no aumentaba de manera exponencial, como supuestamente debía ocurrir. La pregunta que se hizo fue por qué algunos viven y otros mueren. Al tomar en cuenta la edad de la tierra junto con los cambios geológicos, geográficos, climáticos y orgánicos - que gracias a Lyell sabía que ocurrían en enormes lapsos de tiempo – y sobre todo considerando la variación individual, de la cual tenía una experiencia directa en sus años como coleccionista, tuvo los elementos necesarios para articular su explicación.

La respuesta era sencilla, el que sobrevive es aquel que está mejor equipado para hacerlo: los más sanos, los más hábiles y astutos, los mejores cazadores, los que tienen mejor digestión, entre otros aspectos. De esta manera, cada parte de la organización de los animales podría ser modificada a través de varias generaciones y este proceso extinguiría a aquellos que no fueran capaces de adaptarse. De esa manera, Wallace logró definir una ley que complementaba

las deficiencias de las postuladas por Lamarck y Chambers, además con la ventaja adicional de evitar las dificultades que éstas presentaban. Después de estos razonamientos, Wallace esperó con ansiedad terminar un artículo completo para enviarlo a Charles Darwin, el cual terminaría siendo conocido como la carta "Ternate".

En el ensayo "Ternate", Wallace introdujo el principio de la selección natural. Además, Consideró que no se pueden comparar las leyes que gobiernan la modificación de los animales domesticados con las que suceden a los animales silvestres, pues en este último caso:

"Requieren de un uso completo de todas sus facultades y de todas sus energías para continuar su existencia y asegurar la de su descendencia inmadura. La posibilidad de obtener alimento durante las estaciones menos favorables, y de escapar de los ataques de sus más peligrosos enemigos, son las condiciones fundamentales que determinan la supervivencia de los individuos así como de toda la especie" (Wallace, 1858: 1). Este argumento era seriamente discutido y se había utilizado también para defender la variación, aunque solamente a nivel infraespecífico (Buffon, 1749) quién consideraba que la naturaleza había sido dotada por Dios para crear y destruir a partir de un "molde interno" y un "molde externo" que debido a constantes cambios climáticos, de alimentación y reproducción producía que las especies mejoraran o degeneraran hasta ser incapaces de subsistir. (Wollaston, 1856) que consideraba que en el caso de los insectos había un límite restringido de inestabilidad que como consecuencia

traería variación, lo cual permanece dentro de lo que él llamaba “variación legítima” y no es resultado de ningún proceso de desarrollo que actué infinitamente.

En este punto Wallace se encontraba muy consciente de las proporciones “malthusianas” de la población y consideraba que la disposición de alimento, la enfermedad, la edad y los depredadores son determinantes en esta lucha y por lo tanto, solo los que son capaces de alcanzar estas metas son los que aumentarán su número:

“Most or perhaps all the variations from the typical form of a species must have some definite effect, however slight, on the habits or capacities of the individuals. Even a change of colour might, by rendering them more or less distinguishable, affect their safety; a greater or less development of hair might modify their habits.” (Wallace, 1858: 57).

Además, la capacidad de los progenitores de generar organismos diferentes a lo largo del tiempo, dejaba de lado la idea de adaptación absoluta, inmutable y perfecta (Ospovat, 1981: 7), promoviendo así un modelo de dispersión y divergencia, ya que la presión competitiva obligaba a las poblaciones a extender su área de distribución.

Tanto Darwin como Wallace ofrecieron argumentos conceptuales convincentes en esta búsqueda por encontrar una explicación natural sobre el origen de las especies, y fueron capaces de encontrar una respuesta original, al proponer que la totalidad de organismos actuales son descendientes modificados de los que existieron en el pasado. Lo anterior representó un quiebre epistémico a partir del cual se estableció firmemente que las especies no eran eternas ni inmutables, así como la idea de que los seres vivos evolucionan a partir de ancestros comunes. Las concepciones trasmutacionistas de ambos naturalistas abrían la perspectiva de una explicación utilitaria diferente, armónica y funcionalmente coherente del mundo natural (Caponi, 2010: 130), la cual tomó forma oficial con la presentación de los trabajos de Darwin y Wallace que se hizo en la Sociedad Linneana el 1 de julio de 1858 por Hooker y Lyell:

“The accompanying papers, which we have the honour of communicating to the Linnean Society, and which all relate to the same subject, viz. the Laws which affect the production of varieties, races, and species, contain the results of the investigations of two indefatigable naturalist, Mr. Charles Darwin and Mr. Alfred Wallace.

These gentlemen having, independently and unknown to one another, conceived the same very ingenious theory to account for the appearance and perpetuation of varieties and of specific forms on our planet, may both fairly claim the merit of being original thinkers in this

important line of inquiry; but neither of them having published his views”

(Darwin and Wallace, 1858, p. 45).

En estos dos trabajos se postuló un mecanismo adaptador, “un relojero ciego e inconsciente” (Dawkins, 1993: 6), que como resultado de procesos naturales logra producir un ajuste entre los seres vivos y las exigencias del ambiente (Caponi, 2010: 131), a través de perpetuar o eliminar diferencias entre los organismos (Coleman, 1983: 127). Eliminar lo inútil, “Nos pone a salvo de los obstáculos que acortan nuestras vidas” (Mill, 2002: 63).

Finalmente, esta teoría fue ampliamente desarrollada por Darwin en *The Origin of Species by Means of Natural Selection*, publicada en 1859, después de más de veinte años de recopilar evidencias que respaldaran sus observaciones:

“On the struggle for life, any variation, however slight and from whatever cause proceeding, if it be in any degree profitable to an individual of any species, in its infinitely complex relations to other organic beings and to external nature, will tend to the preservation of that individual, and will generally be inherited by its offspring. The offspring, also, will thus have a better chance of surviving, for, of the many individuals of any species which are periodically born, but a small number can survive. I have called this principle, by which each slight variation, if useful, is preserved, by the term of Natural Selection”

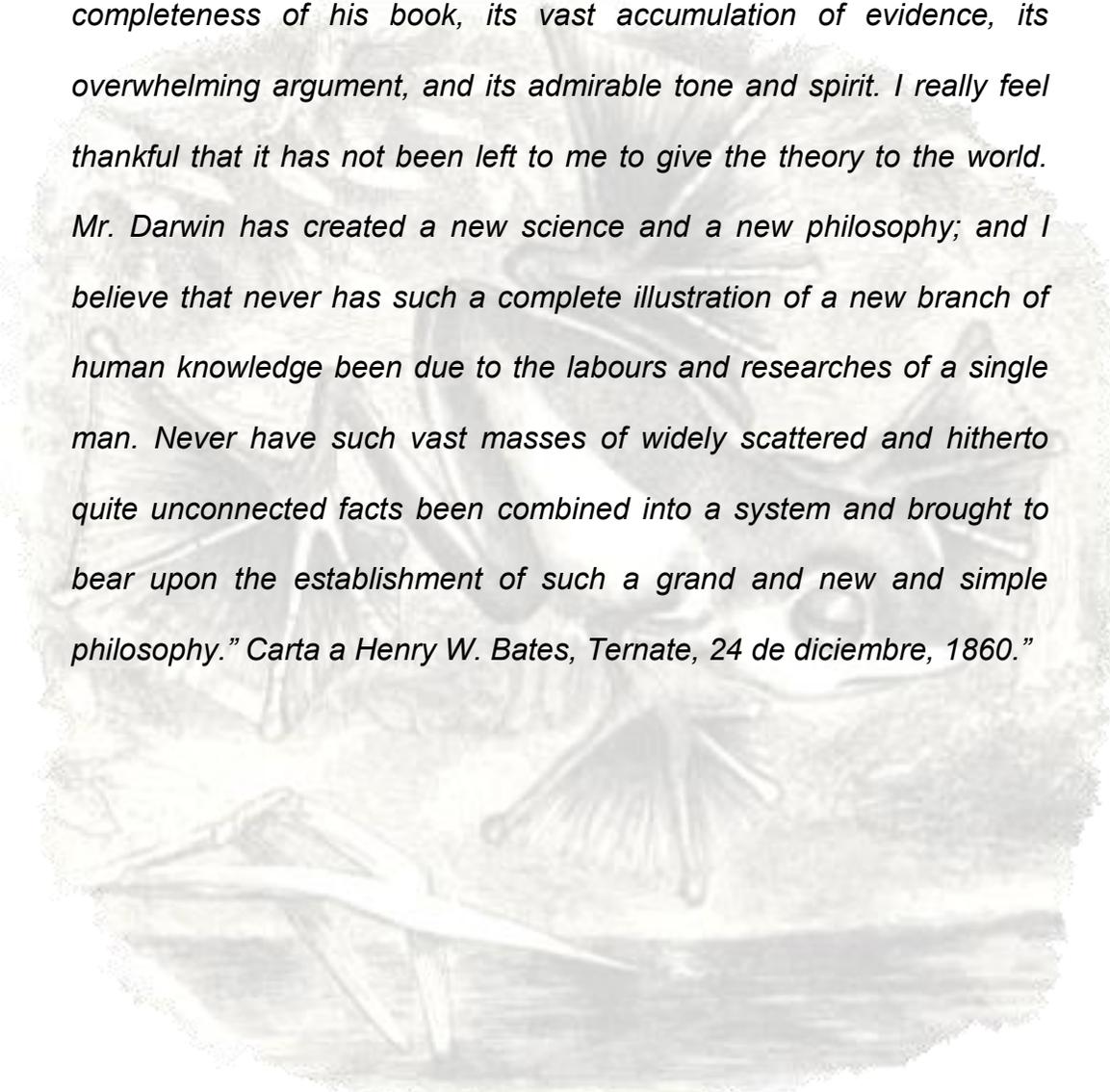
(Darwin, 1859: 61).

Wallace por su parte reiteró la teoría de la selección natural en *Darwinism*, obra publicada en 1889. El retraso se debió a que al volver de su viaje tenía mucho trabajo de gabinete que realizar con sus colecciones, representadas por casi tres mil aves, aproximadamente veinte mil escarabajos y mariposas, algunos cuadrúpedos y conchas diversas (Wallace, 1869:21), algunas de las cuales además de que consideró que sus conclusiones preliminares eran aún insuficientes y había que indagar más en el tema. Sin embargo el enunciado fundamental se encuentra en “On the Tendency...”:

"The numbers of its animal population cannot materially increase.. If one species does so, some others requiring the same kind of food must diminish in proportion. The numbers that die annually must be immense; and as the individual existence of each animal depends upon itself,... as we commenced by remarking, "a struggle for existence," in which the weakest and least perfectly organized must always succumb" (Wallace, 1858: 56-57).

Aunque la selección natural fue descubierta por ambos naturalistas de manera independiente, Wallace siempre guardó especial admiración y respeto por Darwin y sobre todo, le reconoció la prioridad como autor de la nueva teoría, por la cual lucharía el resto de su vida:

"I know not how, or to whom, to express fully my admiration of Darwin's book. To him it would seem flattery, to others self-praise; but I do honestly believe that with however much patience I had worked and experimented on the subject, I could never have approached the completeness of his book, its vast accumulation of evidence, its overwhelming argument, and its admirable tone and spirit. I really feel thankful that it has not been left to me to give the theory to the world. Mr. Darwin has created a new science and a new philosophy; and I believe that never has such a complete illustration of a new branch of human knowledge been due to the labours and researches of a single man. Never have such vast masses of widely scattered and hitherto quite unconnected facts been combined into a system and brought to bear upon the establishment of such a grand and new and simple philosophy." Carta a Henry W. Bates, Ternate, 24 de diciembre, 1860.



El principio de utilidad y el hiperseleccionismo de Wallace

*"...some of my critics declare that I am more Darwinian than Darwin himself, and in this, I admit, they are not far wrong".
"My Life..." (Wallace, 1905:22)*

La concepción de Wallace sobre la transmutación de las especies alcanzó su madurez plena a partir de la década de 1860. Como se señaló anteriormente, el principio de utilidad cobró un alto valor en la argumentación de Alfred Russel Wallace al definir un mecanismo de acción sobre la sucesión ilimitada espacial y temporal de los organismos sobre la tierra independiente de las necesidades individuales o las causas primeras. Sobre todo después de la publicación en 1859 de *On the Origin...* de Charles Darwin, el señor Wallace se dedicó a apelar a favor de la selección natural, a diferencia de su codescubridor, quien consideraba la posibilidad de que ocurrieran cambios no adaptativos, pero antes que nada, hay que señalar que el término "adaptación" *Sensu* Wallace-Darwin era entendido como una variación que sucedió en el pasado, la cual le permite al organismo que la posee estar bien ajustado al medio ambiente (Ridley, 1997: 109). Por tal razón, la utilidad es un factor intrínseco e inherente a este estado del individuo. De este modo, el concepto de adaptación había cambiado respecto al que sostenía la teología natural, pues se entendía como un proceso que ocurría por la operación de causas naturales en vez de sobrenaturales.

De acuerdo con Caponi (2011: 60), el adaptacionismo surge como un corolario que inicialmente fue visto más como una dificultad que como una oportunidad para el desarrollo de una historia natural evolucionista. Ejemplo de esto es la primera

edición de *On the Origin...*, donde esa consecuencia de la teoría de la selección natural no es usada en favor de la confirmación y del desarrollo de dicha teoría. Por el contrario, la adaptación es vista y presentada como una dificultad a ser remontada: como si la adaptación fuese una derivación incómoda y no muy fácil de justificar, ya que en principio, lo que más parece importar a Darwin es mostrar cómo la aparición de modificaciones ventajosas puede producir divergencia de caracteres a partir de una forma originaria (Darwin, 1859: 186). En contraste, bajo la estructura conceptual de la teología natural, la consecuencia de la adaptación era la fijeza de las especies, ya que éstas no necesitaban cambiar debido a que habían sido diseñadas para vivir bajo ciertas condiciones específicas y cada una de ellas era parte de una naturaleza completa, acabada y armoniosa. Sin embargo, para Wallace la selección natural significó mucho más que mera divergencia.

La idea de adaptación surge en Wallace alrededor de 1860, por lo menos así se ha descrito tradicionalmente. A partir de “*On the Habits...*” (Wallace, 1856) se puede apreciar que Wallace relacionaba el concepto de adaptación con el concepto de utilidad, cuando afirmó que consideraba que no es posible negar que las características tienen una utilidad. Esta idea también se resalta en “*The World of Life*” (1910-1914) y en *My Life: The Principle of Utility* (1905, Vol. II, p.22), donde se le puede calificar además como una idea seleccionista (Rodríguez-Caso, 2008:79), pues propone que las formas con mayor organización reemplazan a las originales.

Ejemplos de su apego a este principio (características adaptativas) se pueden encontrar en *The Malay Archipelago* (1869). Donde, al quedar maravillado por una criatura llamada Babirusa, con sus patas largas y delgadas, y sus colmillos curvos como cuernos. Wallace intenta resolver cuál podría ser la utilidad de esos largos colmillos lo que resultó un reto para él: “es difícil entender cuál pueda ser la utilidad de estos extraordinarios dientes parecidos a cuernos” (Wallace, 1869: 310).

La creencia común era que servían como ganchos para descansar la cabeza o proteger los ojos de las espinas. Sin embargo, Wallace desechó esta idea fácilmente debido a que las hembras carecían totalmente de ellos y se inclinó más por la conjetura de que habrían tenido alguna utilidad en otro tiempo, comparándolos con los incisivos del castor o del conejo y su continuo desgaste, aunque actualmente fueran innecesarios debido a las nuevas condiciones de vida (Wallace, 1869: 311).

Otro ejemplo de su forma de aplicar la utilidad a cualquier característica fue el caso de las alas de las mariposas, las cuales eran más puntiagudas en los individuos que poblaban algunas islas que en los de especies afines que poblaban otras. Suponiendo un origen común remoto y una utilidad, Wallace concluyó: “podemos suponer que el ala puntiaguda da una mayor velocidad al vuelo” (Wallace, 1869: 316), pero no parecía que la abundancia de aves insectívoras fuera descomunal para hacer necesario lo anterior. “Y como no podemos pensar que esta extraña peculiaridad carece de significado, es probable que sea el

resultado de un anterior estado de las cosas, cuando la isla tenía una fauna mucho más rica” (Wallace, 1869:316).

Desde ese momento, Wallace comenzó el arduo trabajo de responder las objeciones contra el “darwinismo”, nombre que el mismo acuñó a favor de la teoría que ahora defendían él y Charles Darwin. Hay que recalcar que Wallace no solo propuso el término, sino que fue una figura central en el desarrollo y establecimiento de la forma final de la teoría evolutiva, ya que fue Wallace el responsable (junto con August Weismann), de que la evolución de los organismos se explicara como un proceso cuyo factor principal era la selección natural actuando sobre variaciones fluctuantes y minúsculas, lo cual eventualmente resultaba en la producción de cambios orgánicos (Rodríguez-Caso, 2008: 55).

Las principales influencias que tuvo Wallace para conducir su pensamiento a la luz del desarrollo utilitarista son varias, y como ya se advertía anteriormente, el alternar su trabajo como naturalista con sus intereses en problemáticas sociales, marcó su manera de argumentar a favor de la selección natural. Además de sus propias inferencias a partir de los hechos que él mismo documentó, cabe resaltar la gran influencia que recibió desde el ámbito naturalista por parte de Henry Bates y de Richard Spruce para adoptar este principio, y la gran influencia que representó John Stuart Mill y el desarrollo de su doctrina en el campo social, a quien el propio Wallace conoció personalmente en esta época. Así, bajo la convicción de que la evolución era un proceso progresista y utilitario, Wallace desarrolló sus trabajos con gran entusiasmo y la más firme convicción.

En su afán por defender la selección natural así como la idea de que los organismos no existían para la conveniencia del hombre sino para su propia existencia (Wallace, 1869), Wallace se decidió a abrazar el principio de utilidad, con el fin de explicar la autopreservación, de tal modo que el principio utilitarista queda como una deducción necesaria de la teoría, lo cual a su vez plantea una línea dura hiper-seleccionista en su modelo de evolución, según el cual la falta aparente de utilidad de un órgano sólo podía ser el reflejo de nuestra ignorancia acerca de su origen, y de antemano se debía sospechar siempre una utilidad, aunque ésta no se mostrara inmediatamente, ya que el mero hecho de que existiera indicaba que debió tener alguna utilidad en algún momento y representó cuando menos una mínima ventaja en la lucha por la existencia del poseedor. De esta manera, Wallace cayó en una especie de teleología materialista con fines y consecuencias inescapables (Mill, 2002:45).

El contexto filosófico inglés del siglo XIX también resultó en varios aspectos propicio para el desarrollo de una interpretación utilitarista de sus ideas. Adam Smith (1723-1790) en su obra *La riqueza de las naciones*, proponía que el individuo como participante del mercado no intenta promover el interés político, ni se imagina la medida en que lo está promoviendo (...); busca tan solo su propia seguridad, al canalizar su actividad de modo que su producto tenga el máximo valor. (Smith, 1749)

Con el fin de darle mayor sustento a su postura seleccionista, Wallace basó gran parte de su defensa en el estudio de características morfológicas y

fisiológicas secundarias. Rasgos tales como los colores y sabores de los frutos, la coloración o los medios de dispersión (Wallace, 1905b:73-74), pasaron ahora a ser considerados como algo más que el simple efecto accidental de factores físicos como la luz o la dieta, a tono con la explicación de Cuvier. Es aquí donde se muestra claramente la influencia de Bates, quien en su obra *The Naturalist on the River Amazons* (Bates, 1863), concluyó que el mimetismo de las mariposas era un fenómeno ampliamente extendido y ejemplificaba de forma irrefutable las sutiles adaptaciones de las especies (Sarukhan, 1988: 175), incorporando este fenómeno a la teoría de la evolución: "El principio no puede ser otro que el de la selección natural." Por su parte Spruce, quien estaba muy interesado en las estructuras de defensa de las plantas contra los insectos, le comunicó en una carta a su amigo Wallace: "Si hay un cambio en el clima, una población se verá afectada de diferentes maneras por lo que va a requerir algún tipo de modificación para adaptarse. De este modo algunos se extinguirán, unos se adaptarán de alguna manera y otros de otra". (Spruce, 1846) citado en Wallace, 1905: 68) Por lo que se puede interpretar esto como la acción de un agente selectivo.

La Publicación de "The Problem of Utility", (Wallace, 1896) representa un gran esfuerzo de Wallace por mostrar que todos los caracteres dentro de los géneros y las especies son o fueron alguna vez de utilidad para sus poseedores, y por lo tanto, éstos podían considerarse como totalmente adaptados. Un ejemplo con el que sustentó esta idea es la protuberancia en el hocico de los reptiles que les sirve para abrir el cascaron. Este tipo de argumentaciones nacen a partir de que consideraba la utilidad como un problema fundamental y es bajo la influencia

de (Mill, 2002: 46) que Wallace intentó darle sentido a sus ideas y aplicarlas en la naturaleza: para demostrar que algo es bueno, debe primero mostrarse que constituye un medio para conseguir algo que se admite que es bueno, en este caso la supervivencia y preservación de las variedades.

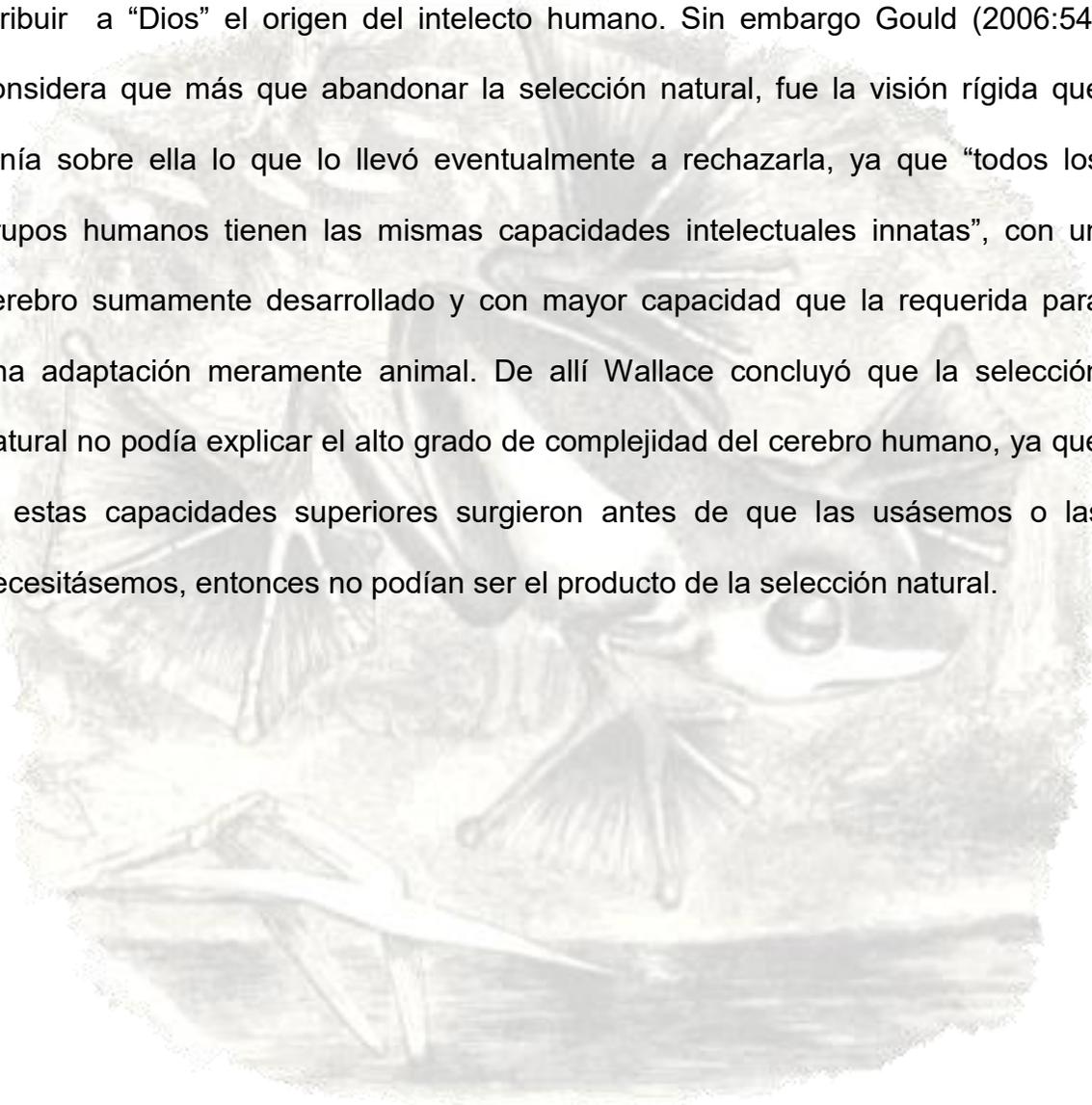
"... that utility is the basic principle of natural selection, and that without natural selection it has not been shown how specific characters can arise. By specific is, of course, meant characters which, either separately or in combination, distinguish a species from all others" (Wallace, 1905:215). Argumentó que cuando no se le encuentra la utilidad a algún rasgo, ello se debe a la falta de conocimiento del grupo, más que a la posibilidad de que realmente no exista, ya que la "utilidad" es una piedra angular que se extiende a todos los grupos. (Wallace, 1905:22). El no asignar a la utilidad una gran importancia implicaba restarle todo poder explicativo a la selección natural.

Como es evidente, Wallace se convenció del poder de la selección natural y buscó la aplicación de este concepto a todos los aspectos que se presentaban en el mundo natural, sugiriendo un principio que conjugaba las nociones elementales de los cambios en el entorno y su relación con los seres vivos, donde la variación es permanente e independiente de las necesidades impuestas por el entorno, y donde éste permite la supervivencia y reproducción sólo de una fracción de los individuos de la población, esquema apegado a un código funcional, donde los caracteres adquieren relevancia sólo a través de su contribución a la supervivencia en su medio determinado.

“Contributions to the theory of Natural Selection” publicado en 1870, representa el compromiso de Wallace con la causa que posteriormente culminaría con su obra más reconocida *Darwinism*, publicada en 1889 después de dedicarse a dar a conocer su teoría como buen predicador a través de Estados Unidos. En *Darwinism*: Los temas tratados son el equilibrio en las poblaciones, la lucha por la existencia, la variabilidad de las especies domésticas y salvajes, la selección artificial y la selección natural. Y, del mismo modo que *On the Origin...*, *Darwinism* incluye también un sexto capítulo sobre “Dificultades y objeciones”. Este trabajo representa la culminación del argumento de Wallace en favor del adaptacionismo y su tesis central puede resumirse en la afirmación de que “Las variedades superiores reemplazan a las especies parentales gracias a su superioridad organizacional” (Wallace [1858] 1977: 14-15).

La influencia de Mill fue un factor importante, ya que él consideraba fervientemente que dentro de los placeres había fluctuaciones desde los más elevados hasta los inferiores, los cuales se van perdiendo debido al lugar que sus poseedores ocupan dentro de la sociedad lo cual no permite que mantengan ejercitadas las capacidades mas elevadas (Mill, 2002:56), aunque en el caso de las capacidades humanas solo implicaría caer del agrado social, analógicamente, para Wallace la perdida de estos atributos significaba la extinción debido a falta de adaptación, considerándolo como la tendencia de la selección natural donde ningún cambio es deliberadamente realizado sino que depende de un factor oportunista dentro de las condiciones.

Finalmente su postura adaptacionista se enfrentó a un dilema mayor al tratar de explicar los fenómenos que ocurrían con la mente humana, asunto en el que aparentemente desechó todo lo que había defendido tan denodadamente al atribuir a “Dios” el origen del intelecto humano. Sin embargo Gould (2006:54) considera que más que abandonar la selección natural, fue la visión rígida que tenía sobre ella lo que lo llevó eventualmente a rechazarla, ya que “todos los grupos humanos tienen las mismas capacidades intelectuales innatas”, con un cerebro sumamente desarrollado y con mayor capacidad que la requerida para una adaptación meramente animal. De allí Wallace concluyó que la selección natural no podía explicar el alto grado de complejidad del cerebro humano, ya que si estas capacidades superiores surgieron antes de que las usásemos o las necesitásemos, entonces no podían ser el producto de la selección natural.



Discusión

Wallace era un hombre de voluntad firme y convicciones férreas. Muchos autores (McKinney (1966, 1969), (Michaux, 2015), están de acuerdo en que lo más probable es que sus intereses, al menos los de dominio público sobre la noción de evolución biológica, aparecieron en él en la década de 1840, después de leer *Vestiges*, aunque Wallace consideraba que Chambers aún no había asociado su tesis transmutacionista con algún mecanismo causal y no había sido capaz de establecer un modelo integral sobre el proceso de la transmutación orgánica.

La evolución intelectual de Wallace entre 1845 y 1870 consistió en gran parte en un cambio de opinión en cuanto a cómo estas leyes fundamentales de la naturaleza se integraban en función de la causalidad final.

De este modo, con la aceptación de la selección natural como mecanismo “creador” de nuevas formas, las concepciones de Alfred Russel Wallace sufrieron un cambio drástico en el cual pasó de la negación de un principio (utilidad) hasta la defensa total de éste. Las causas de este cambio fueron la resultante de su compromiso con las luchas sociales en la Inglaterra de su tiempo. Wallace defendió causas radicales y extrapoló por pura analogía causalidades que actuaban en la esfera social al ámbito de las ciencias naturales. Wallace se propuso con determinación conocer las causas de los fenómenos naturales con la finalidad de reconstruir la historia natural de la tierra.

Es importante tomar en cuenta la influencia que tuvieron en Wallace las ideas socialistas de Richard Owen y de John Stuart-Mill en el desarrollo de su concepción sobre el mundo natural, ya que así se puede entender mejor su cambio desde una posición no adaptacionista hasta otra ultra adaptacionista. Lo que parece ser una contradicción evidente *prima facie* no fue para Wallace más que el camino azaroso por el que se transita cuando se busca la verdad:

"It is true that man is still, as he always has been, subject to error; his judgments are often incorrect, his beliefs false, his opinions changeable from age to age. (...) And what is it but the accumulated experience of past ages that serves us as a beacon light to warn us from error, to guide us in the way of truth." (Wallace, 1905:203-204)

Se ha señalado que Wallace objetó diversas cuestiones referentes a la transmutación de las especies, como las explicaciones que propusieron Lamarck o Chambers. Sin embargo, la insuficiencia de éstas lo motivaron a buscar explicaciones más certeras. Durante el proceso que sufrió en su búsqueda por explicaciones más convincentes sus intereses fueron totalmente eclécticos, desde una gran variedad de aspectos biológicos, como la distribución espacial de los organismos, los patrones biogeográficos, la taxonomía, las variedades modificadas, cuestiones sociales tales como: la nacionalización de la tierra, las campañas anti vacunación, la promoción del voto femenino y la topografía, además de otros asuntos relacionados con la geología y paleontología. Con todos

estos elementos, Wallace intentó armar una cosmovisión amplia, en la cual la naturaleza es explicable por leyes que la regulan.

Al adoptar una hipótesis adaptacionista y desechar la inmutabilidad de las especies Wallace logró explicar la distribución de los organismos y despejar la incógnita de las afinidades de los distintos grupos gracias a su ley: “Cada especie ha llegado a existir coincidiendo en el espacio y tiempo con especies preexistentes muy afines”. (Caponi, 2010:66).

El admitir la adaptación *a priori* fue la consecuencia de admitir a la selección natural como el mecanismo del cambio evolutivo. Sin embargo, al admitir esta premisa, se metió a un callejón sin salida, ya que demostrar que un órgano o una estructura cualquiera le era o le había sido útil y adaptativa a su poseedor resultó inabordable empíricamente. En el fondo, ¿qué diferencia había entre suponer que cada estructura había sido prediseñada dentro de un plan divino para la perfecta adaptación del organismo a su forma de vida o bien suponer también a priori que toda estructura tenía que ser útil y adaptativa por haber surgido de la selección natural?

Antes de 1858, Wallace dudaba que existiera una “utilidad funcional” que fuera necesaria, debido en gran medida a que aún no había podido concebir ni siquiera la idea de un mecanismo de cambio evolutivo que afectara a todas las poblaciones de la misma manera. Debido a esto, más que rechazar el supuesto de utilidad, Wallace ni siquiera se percató de él. En esta etapa temprana de su

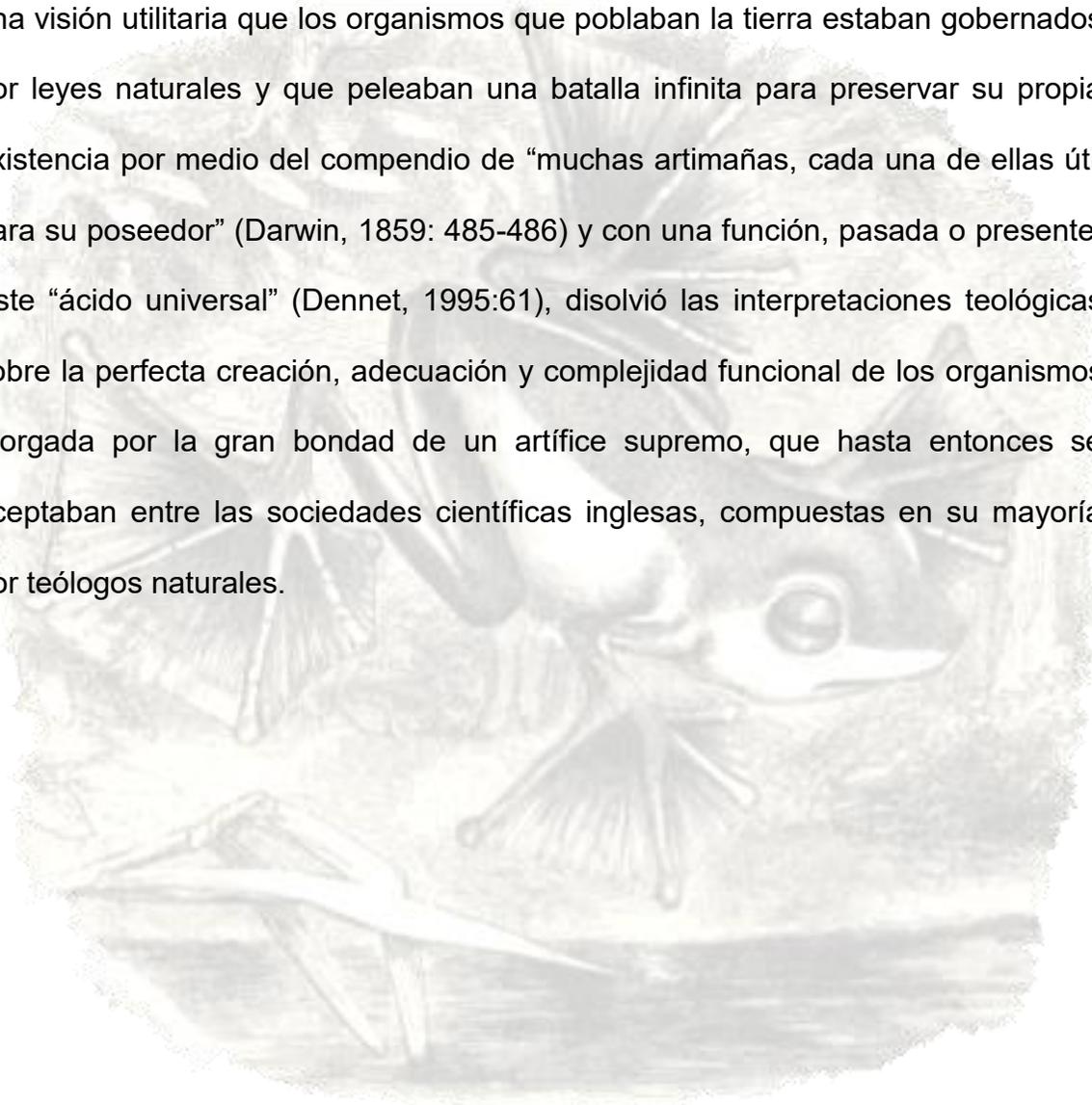
pensamiento, tampoco distinguió claramente la diferencia entre el concepto de utilidad y el de adaptación, ya de por sí tan estrechamente vinculados. Lo que sí tenía claro era su rechazo frontal a la idea cuveriana de adaptación como resultado de un plan preestablecido por Dios. Fue necesario primero encontrar las causas inmediatas del cambio biológico antes de que Wallace aceptara el principio de utilidad.

Cabe hacer la aclaración de que en primera instancia, Wallace se oponía a la idea teleológica de adaptación que proponía el funcionamiento teleológico del mundo. Pero se debe tomar en cuenta que aun los teólogos decimonónicos como William Paley el diseño no es incompatible con la existencia de estructuras no funcionales ya que “el reloj se puede atrasar, o aun ni siquiera funcionar” (Blanco, 2008: 12), esto quiere decir los organismos pueden ser de cierta manera imperfectos a la acción para la cual fueron concebidos. Kirby por su parte consideraba que la sabiduría de Dios es inescrutable y que la providencia escribe derecho con líneas torcidas, interpretación bajo la cual no se comprometen con la total adaptación sino con lo que se podría llamar “perfección relativa” según la escala de creación desde los más inferiores hasta el ser humano (Blanco, 2008: 18).

Así, adoptando principios como los de Lyell, Bates, Darwin, Malthus y preceptos newtonianos, Wallace terminó por cambiar radicalmente su perspectiva sobre cómo la evolución se llevaba a cabo. Al final, aceptó que cada carácter estaba dotado necesariamente de alguna utilidad, por mínima que fuera, ya que

había surgido como resultado de la lucha por la existencia, y con esta postura, que rebasaba al propio Darwin, concluyó su defensa del darwinismo.

Con la teoría evolutiva propuesta por Darwin y Wallace, se demostró desde una visión utilitaria que los organismos que poblaban la tierra estaban gobernados por leyes naturales y que peleaban una batalla infinita para preservar su propia existencia por medio del compendio de “muchas artimañas, cada una de ellas útil para su poseedor” (Darwin, 1859: 485-486) y con una función, pasada o presente. Este “ácido universal” (Dennet, 1995:61), disolvió las interpretaciones teológicas sobre la perfecta creación, adecuación y complejidad funcional de los organismos otorgada por la gran bondad de un artífice supremo, que hasta entonces se aceptaban entre las sociedades científicas inglesas, compuestas en su mayoría por teólogos naturales.



Conclusiones

El interés genuino de Wallace por conocer los mecanismos en que se producía descendencia con modificación, lo animó a realizar su primera gran expedición al Amazonas, con la finalidad de encontrar evidencia fidedigna de este suceso. A partir de este momento se convirtió en uno de los más prolíficos hombres de ciencia del siglo XIX.

Claramente Wallace descubrió la relación existente entre las modificaciones de las especies y su delimitación espacio-temporal, lo cual le permitiría llegar a la solución del problema en 1858. Esta conexión evolución/distribución fue uno de los objetivos más conscientes de sus expediciones de recolección a América del Sur y el Archipiélago Malayo.

El desarrollo de las ideas adaptacionistas en Wallace fue un proceso largo y lento, ya que inicialmente tuvo que aceptar que la evolución era un hecho, para después iniciar la búsqueda de evidencia. Ello lo llevó a fluctuar desde el rechazo hasta la aceptación total de la idea de utilidad (funcionalismo cuveriano). Este principio lo empleó para explicar cómo se volvían permanentes algunas de las variaciones. En el esquema final que desarrolló Wallace sobre la selección natural, la utilidad se convirtió en un principio fundamental del mecanismo que hacia funcional la naturaleza orgánica.

Las ideas adaptacionistas representaron la piedra angular en la madurez de su pensamiento como naturalista. Wallace terminó por aceptar el principio de utilidad como una deducción lógica de su teoría de selección natural. Wallace adoptó este principio de la doctrina utilitarista de John Stuart Mill y lo extrapoló al mundo natural como la pieza central del mecanismo de selección natural. Wallace al igual que Stuart Mill asumió que lo intrínsecamente valioso para los individuos resulta en lo mejor para la sociedad, el mayor bien para el mayor número.

Pero el principio utilitarista no fue el único que retomó Wallace de las teorías de los economistas ingleses clásicos. Es bien sabido que tanto él como Darwin retomaron del ámbito de las ciencias sociales un principio fundamental de la teoría de la selección natural: el principio de Malthus.

Wallace soportó severas críticas por defender la selección natural como el único mecanismo que actuaba sobre la modificación de los organismos. Sin embargo, desechó este principio cuando intentó explicar el origen de las facultades intelectuales en la especie humana y las concibió como el producto de una intervención sobrenatural.

Wallace creía que había una gran discontinuidad entre los animales y el hombre respecto a sus facultades morales e intelectuales y que la mayor sensibilidad de los seres humanos respecto a las bestias había tenido por causa la selección natural, aunque bajo la dirección de una inteligencia superior (Slotten,

2004: 485). Wallace creía que la Selección Natural nada tenía que hacer para explicar los misterios básicos de la vida.

La publicación de *Contributions to the Theory of Natural Selection* (Wallace, 1973 [1870]) marcó la separación definitiva de Wallace de la concepción evolucionista de Darwin (Slotten, 2004: 281). Esta obra concluye con dos de los ensayos más provocativos de Wallace, “The Development of Human Races Under the Law of Natural Selection” y “The Limits of Natural Selection as Applied to Man”.

En el primero, Wallace planteaba la idea de un lento aunque constante progreso hacia una sola raza. La invención de la ciencia había dado a los europeos una falsa ilusión de progreso intelectual y moral, aunque el nivel moral e intelectual de las sociedades actuales era demasiado bajo para hacer buen uso de los avances científicos. Por otra parte, los individuos mediocres, con una baja moral y una baja inteligencia, estaban reproduciéndose más rápidamente que los de moral e inteligencia más altas. La selección natural no podía evitar esa mala tendencia. Sin embargo, a pesar de ello, Wallace veía signos claros del surgimiento de una nueva y mejor moralidad, que daba la esperanza al ser humano de elevarse definitivamente por encima de las bestias.

En el segundo, Wallace abordaba asuntos que se consideraban fuera de los límites de la ciencia, aunque confiaba en que en el futuro quedarían incluidos. Planteaba la existencia de una ley más general que actuaba a un nivel superior a

la ley de la selección natural. Esta ley fundamental operaba con la intervención de una inteligencia superior. Abordaba también el origen de la conciencia. El cómo transitaban los fenómenos físicos a los fenómenos de consciencia, decía Wallace citando a John Tyndall, permanecía como un misterio insuperable. En contra de la tesis de los científicos materialistas como Thomas Huxley, quienes creían que el movimiento de las moléculas podía explicar cualquier fenómeno, Tyndall sostenía que el problema de la conexión mente-cuerpo seguía siendo tan arcano como lo había sido en la era precientífica (Slotten, 2004: 282). Por más compleja que fuera la organización de la materia, no explicaba en nada la consciencia. A partir de esta premisa, se llegaba ineludiblemente a una disyuntiva: o la materia era autoconsciente, una tesis muy improbable, o la consciencia era algo independiente de la materia. Wallace apoyó decididamente ésta última. Creía que una Inteligencia superior usaba las leyes del desarrollo orgánico con un propósito supremo: el desarrollo espiritual de la humanidad.

Cuando Darwin leyó *Contributions*, agradeció a Wallace las halagüeñas palabras que le había dedicado en su prefacio, pero se deslindó claramente de su doctrina (Slotten, 2004: 284). De esta manera, mientras que Darwin mantuvo su adhesión al modelo de explicación del mundo mediante leyes naturales, Wallace, en su afán por lograr el sueño de una sociedad humana mejor y más feliz, terminó por adoptar un teísmo evolucionista y antropocéntrico, según el cual, el progreso de la vida hacia el surgimiento de la especie humana y sus facultades mentales era el propósito divino de la creación.

Incluso contradijo la hipótesis de que existían multitud de galaxias, apoyando la idea de que solo había un sistema de estrellas, con el sol más o menos en su posición central, justo en donde se daban las condiciones únicas y especiales para la evolución (Wallace, 1903: 100-103).



Referencias bibliográficas

- **Bedall, B. G.**, 1968, "*Wallace, Darwin, and the Theory of Natural Selection A Study in the Development of Ideas and Attitudes*", *Journal of the History of Biology*, Vol. 1, No. 2 (Autumn), pp. 261-323
- **Blanco, Daniel**, 2008, "*La naturaleza de las adaptaciones en la teología natural británica: análisis historiográfico y consecuencias metateóricas*", *Ludus Vitalis*, vol. XVI, num. 30, pp. 3-26.
- **Bowler, P**, 1989, "*EVOLUTION: The History of an Idea*", *Revised edition*, *University of California Press, California*.
- **Bowler, P. y I, R, Morus**. 2005. "*Making Modern Science: A Historical Survey*". *University of Chicago Press. Chicago*.
- **Bueno-Hernández, A. A. y J. E. Llorente-Bousquets**. 2003. "*El Pensamiento Biogeográfico de Alfred Russel Wallace*". *Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá*.
- **Bueno, A. y J. Llorente-Bousquets**, 2003, "*Una Perspectiva latinoamericana de la biogeografía*" ed. Morrone, J. Y J. Llorente-Bousquets, *Las prensas de ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM*, P. 29-38.
- **Bueno-Hernández, A. A. y J. E. Llorente-Bousquets**. 2004. "*L'evoluzione di un evoluzionista*". *Bollati Boringhieri. Torino*.
- **Bueno-Hernández, A. A. y J. E. Llorente-Bousquets**, 2005, "*Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines: primeras jornadas biogeográficas de la red iberoamericana de biogeografía y entomología sistemática (RIBES XII.I-CYTED)*", *La obra biogeográfica de*

Alfred Russel Wallace. Parte II: El modelo extensionista y la inflexión al permanentismo., editor Llorente J., UNAM, Distrito Federal.

- **Browne, J., 1983** The secular ark. Studies in the history of biogeography, *New Haven, Conn.*, and London, Yale University Press, 1983, 8vo, pp. x, 273, illus.
- **Buffon, G. L., 1749**, “*Historia Natural, general y particular*”, tomo III, trad. de Joseph Clavijo y Faxardo, Vda. de Ibarra, Hijos y Compañía, Madrid.
- **Caponi, G., 2002**, Explicación seleccional y funcional: la teleología en la biología contemporánea, *iEpisteme*, Porto Alegre, n. 14, p. 57-88, jan./jul.
- **Caponi, G., 2006**, El viviente y su medio: antes y después de Darwin, *SCIENIAE studia*, Sao Paulo, V. 4, N. 1, pag. 9-43.
- **Caponi, G., 2010**, El adaptacionismo como corolario de la teoría de la selección natural, *ÉNDOXA*, no. 24, 2010:123-142,
- **Caponi G., 2011**, “La segunda agenda darwiniana”, Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano, CEFPSVLT, D.F.
- **Caponi, G., 2011**, Las raíces del programa adaptacionista, *scientiæ zudia*, São Paulo, v. 9, n. 4, p. 705-738.
- **Carrol, Saun B.; Grenier, Jennifer K. and Weatherbee, Scott D.** 2001. *From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design*. Blackwell Science. Malden, MA
- **Coleman, W., 1971 (1983)**, “La Biología en el siglo XIX; Problemas de forma, función y transformación”, breviaros Fondo de Cultura Económica, D.F.

- **Cuvier, G. 1798.** En: Russell, E. S. 1916. *Form and function: A contribution to the history of animal morphology.* J. Murray, London.
- **Darwin, C. R.,** 1845, "Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of H.M.S. Beagle round the world, under the Command of Capt. Fitz Roy, R.N., 2da edition, Londres:John Murray.
- **Darwin, C. R.,** 1859 "*On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for life*", London, England.
- **Darwin, C. R.,** 1872 "*On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for life*", London, England.
- **Dawkins, Richard.** 1976. *The selfish gene.* Oxford University Press. Oxford.
- **Dawkins, R,** 1993, "*El relojero ciego*", RBA Editores S.A., Barcelona
- **Dennet, D.,** 1995, "*Darwin `s dangerous idea: Evolution and the meanings of life*", Penguin Group, Inglaterra,
- **Doolittle WF, Sapienza C.**1980. Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. *Nature* 284: 601-603.
- **Eldredge, N. & Gould, S.J.,** 1972, "*Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*" in "Models in paleobiology", edited by Schopf, TJM Freeman, Cooper & Co, San Francisco, pp 82-115.
- **Fisher, Ronald A.** 1999 [1930]. *The Genetical Theory of Natural Selection.* Oxford University Press. New York.
- **Fonfría J.,** 2003, "*Wallace: El explorador de la evolución*", Nivola, Madrid.
- **Forbes, E.** 1854. On the Manifestation of Polarity in the Distribution of Organized Beings in Time. *Notices of the Proceedings of the Meetings of the Members of the Royal Institution* 1: 428-433)

- **Gardiner, B.**, 2000, "*Wallace and Land Nationalization*", the Linnean Society of London, Vol. 16, Num. 4, London, England.
- **Gareth, J. N., Y N. I. Platnick**, 1986, "Biogeografía ", Issue 119 de Carolina Biologia Readers Series, Carolina Biological Supply Company.
- **George, B. W.** 1964. *Biologist philosopher: A study of the life and writings of Alfred Russel Wallace*. Abelard-Schuman. Michigan.
- **Gould, S. J.**, 2006, "*El pulgar del panda*", Ed. Critica, D.F.
- **Gregory Ryan T.**, 2005, "*The evolution of the Genome*", ELSEVIER academy press, Ontario.
- **Herschel, J. 1987 (1832)**. *A Preliminary Discourse on the Study of Natural Philosophy*. The University of Chicago Press, Chicago.
- **Hobsbawm, Eric, J.**, (1964) (1985, "*Las Revoluciones Burguesas*", editorial Labor, S.A., Calabria.
- **Kimura, O.** 1968. Evolutionary Rate at the Molecular Level. *Nature* 217:624-6.
- **Larson, E. J;** 2004. Evolution: The Remarkable History of a Scientific Theory, *Volumen 17 de Modern Library chronicles, A Modern library*.
- **Lewontin, Richard C.** 1991. *Twenty-five years ago in Genetics: Electrophoresis in the Development of Evolutionary Genetics: Milestone or Millstone*. *Genetics* 128(4): 657–662.
- **Lucrecio Caro, T.**, 1969, *De la naturaleza de las cosas*, Espasa-Calpe, Madrid
- **Marchant, J.**, 1916a, "*Alfred Russel Wallace: Letters and Reminiscences (Vol. 1)*", Cassell and Company, Ltd London, New York, Toronto and Melbourne.

- **Marchant, J.**, 1916b, "*Alfred Russel Wallace: Letters and Reminiscences (Vol. 2)*", Cassell and Company, Ltd London, New York, Toronto and Melbourne.
- **Mill John-Stuart**, 1863 (2002), "*El utilitarismo: un sistema de lógica (Libro VI, capítulo XII), Parte 12*", trad. Esperanza Guisán, Grupo Alianza Editorial.
- **Moore, J.**, 1997, "*Wallace's Malthusian moment: The common context revisited. In: Contexts of victorian Science*" (Lightman, B., ed.) University of Chicago Press, Chicago: pp. 290-231.
- **Nelson, G.** 1978. From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. *J. Hist. Biol.* 11: 269-305.
- **Ochoa C, y A. Barahona**, "*El debate entre Cuvier y Geoffroy, y el origen de la homología y la analogía*", LUDUS VITALIS, vol. XVII, NUM. 32, 2009, pag. 37-54
- **Ochoa C, y A. Barahona**, "*Forma versus función: historia de la homología y la analogía*", *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 597- 598, 2010.
- **Orgel, Leslie E.** and F. H. C. Crick. 1980. Selfish DNA: The ultimate parasite. *Nature* 284, 604 – 607.
- **Ospovat, D.**,1981,"*The development of Darwin's theory: natural history, natural theology, and natural selection, 1838-1859*",
- **Paine, Thomas.** 1974. Age of Reason; being an Investigation on True and Fabulous Theology. Barrois, Paris & D. I. Eaton, London
- **Ponce, M.**, 1978, "*Explicaciones teleológicas en Biología: Panorama Actual y Antecedentes Históricos*", *Crítica* 10 (28): 77 – 104.
- **Popper, Karl.** 2002 [1936]. *The logic of scientific discovery*. Routledge. London & New York.

- **Quammen, D.**, 2008, *"The man who wasn't Darwin"*, National Geographic online.
- **Ridley, M.**, 1997, *"Evolution"*, Oxford University Press, Oxford.
- **Rodríguez-Caso, J. M.**, 2008, *"El darwinismo de Alfred Russel Wallace"*; Tesis de maestría; D.F., Universidad Nacional Autónoma de México.
- **Ruse, M.**, 2006, *"Darwinism and Its Discontents"*, Cambridge University Press, Cambridge.
- **Sarukhan José**, 1988, *"Las musas de Darwin"*, 5ta. Edición, Fondo de Cultura Económica, D.F.
- **Shanahan Timothy**, 2004, *"The evolution of Darwinism"*, Cambridge University Press, Cambridge, New York and Melbourne.
- **Shermer, Michael**, 2002, *"In Darwin's shadow: The life and science of Alfred Russel Wallace: A biographical Study on the Psychology of History"*, Oxford University Press, New York.
- **Smith Adam**, 1749, *"La riqueza de las naciones"*, Vol: 1, Oficina de Viuda e hijos Santander, Valladolid.
- **Smith, C.**, 2005, *"Alfred Russel Wallace, past and future"*, Journal of Biogeography (2005) 32, 1509–1515 Journal of Biogeography 32, 1509–1515, Blackwell Publishing Ltd
- **Sloten, Ross. A.**, 2004, *"The Heretic in Darwin's Court: The Life of Alfred Russel Wallace"*, Columbia University Press, N.Y.
- **Stott, Rebeca**, 2012. *Darwin's Ghosts. The Secret History of Evolution.* Spiegel & Grau. New York. Pp. 269-270

- **Swainson, W.**, 1835. *A Treatise on the Geography and Classification of Animals*. Longman, Rees, Orme, Brown, Green & Longman and John Taylor, London
- **Torres José-Leonel**, 2004, "En el nombre de Darwin", 2da Ed., Fondo de Cultura Económica, D.F;.
- **Van Osterzee, P.** 1997. *Where worlds collide. The Wallace line*. Cornell University Press, Ithaca & London. 234 pp.
- **Van Wyhe, John and Kees Rookmaaker.** A new theory to explain the receipt of Wallace's Ternate Essay by Darwin in 1858. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105: 249–252.
- **Wallace, A. R.**, 1852, "*On the Monkeys of the Amazon*", Editor Charles H. Smith's. A paper read at the 14 December 1852 meeting of the Zoological Society of London, and published in their Proceedings series for that year.
- **Wallace, A. R.**, 1853, "*On the Insects Used for Food by the Indians of the Amazon*", Editor Charles H. Smith's Note: A paper read before the Entomological Society of London on 6 June 1853, and printed in their Transactions series in April 1854.
- **Wallace, A. R.**, 1853, "*On the Habits of the Butterflies of the Amazon Valley*", Editor Charles H. Smith's Note: A paper read at the 7 November and 5 December 1853 meetings of the Entomological Society of London, and printed in their Transactions series in 1854.
- **Wallace, A. R.** 1855, "*On the Law Which Has Regulated the Introduction of New Species*", Editor Charles H. Smith's Note: This paper, written at Sarawak in Borneo in February of 1855 and published in Volume 16 (2nd Series) of the Annals and Magazine of Natural History in September 1855.
- **Wallace, A. R.** 1856, "*On the Habits of the Orang-Utan of Borneo*", *Annals & Magazine of Natural History*, pp. 26-32.

- **Wallace, A. R.** 1857. On the natural history of the Aru Islands. *Ann. & Mag. N. Hist.* Ser. 2, Vol. xx. Suppl. Pp.473-484.
- **Wallace, A. R.** 1858. On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection [Read 1 July]. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology* 3 (20 August): 45-50.
- **Wallace, A. R.** 1860. On the Zoological Geography of the Malay Archipelago. *Proc. Linn. Soc. (Zool.)*, 4: 172-184.
- **Wallace, A. R.** 1863. On the physical geography of the Malay Archipelago. *J. Roy. Geog. Soc.*, 33: 217-234.
- **Wallace, A. R.** 1864. On some anomalies in Zoological and Botanical Geography. *Edinburgh New Philos. Journ.*, 19: 1-15.
- **Wallace, A. R.** 1867 [2010]. *Mimicry, and Other Protective Resemblances Among Animals* (2010). Alfred Russel Wallace Classic Writings. Paper 8. p. 2-3.
- **Wallace, A. R.**, 1867, *Mimicry, and other protective resemblances among animals*", Westminster Review (London ed) Vol. 88, pp. 1-43.
- **Wallace A. R.**, *The Malay Archipelago*, Echo library, 1869(2006),
- **Wallace, A. R.**, 1869 (1997), "Archipiélago Malayo", Consejo Nacional para la Cultura y las Artes, México.

- **Wallace, A. R.**, 1889, "*Darwinism*" Macmillan and Co., London and New York.
- **Wallace A. R.**, 1896, "*The Problem of Utility: Are Specific Characters Always or Generally Useful?*"
- **Wallace, A. R.**, 1903, "*Man's place in the universe: a study of the results of scientific research in relation to the unity or plurality of worlds*", McClure, Phillips & Co. edition, N.Y.
- **Wallace, A. R.**, 1905, "*My Life: A Record of Events and Opinions*" (Vol. 1-2)", London, Chapman and Hall Ltd., p. 9, vol. 2
- **Wallace, A. R.**, "*My Life: A Record of Events and Opinion*", 1905(2007), cosimo Inc., N.Y
- **Wollaston, T. V.**, 1856, "*On the variation of species, with especial reference to the Insecta ; followed by an inquiry into the nature of genera*", John Van Voorst, Paternoster row, London. P.35.
- **Young P.**, 1998, "El descubrimiento de la evolución", ediciones del Serbal, Barcelona.

Páginas web

Van Wyhe, John., ed. 2002- *The Complete Work of Charles Darwin Online* (<http://darwin-online.org.uk>)

Van Wyhe, John., ed. 2012-. *Wallace Online* (<http://wallace-online.org/>)

Smith Charles H., ed. 2013-(2010) *The Alfred Russel Wallace page* (<http://people.wku.edu/charles.smith/index1.htm>)

Michaux, B. 2015. En: <http://people.wku.edu/charles.smith/wallace/S043.htm>

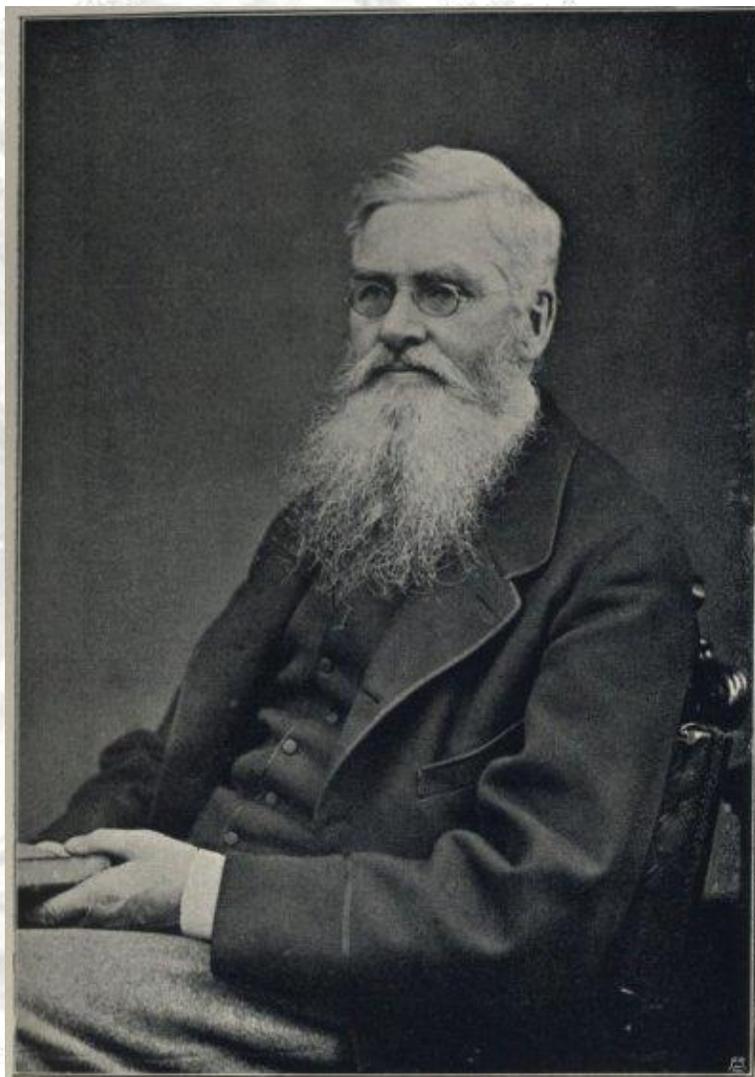
Imágenes

Alfred Russel Wallace

- <http://wallace-online.org/content/frameset?keywords=my%20life&pageseq=92&itemID=WS1.1&viewtype=text>
- <http://wallace-online.org/content/frameset?pageseq=1&itemID=S729.2&viewtype=text>

Rhacophorus nigropalmatus

- <http://wallace-online.org/content/frameset?keywords=my%20life&pageseq=92&itemID=WS1.1&viewtype=text>



ALFRED R. WALLACE. 1878