José Sala Catalá

OBSERVACIONES AL PARADIGMA ECOLOGICO

Summary: *Two paradigms in scientific research, both prevalent at different times in the XIXth century, are contrasted in the article: the physiological, already firmly entrenched by the 1850's, and what the author calls "the ecological paradigm" which appears in 1859 as a result of the widespread influence of Darwin's ideas. The change is seen not only in the way scientific research is reestructured, but also in the process whreby biological sciences are forced to reexamine their basic principles and methods. The path followed by Darwin in developing his original new approach is reconstructe here.*

Resumen: *Se contrastan dos paradigmas de investigación institucionalizados en el siglo XIX: el fisiológico, establecido ya en la década de los cincuenta, y el llamado por el autor "ecológico" que irrumpe a partir de 1859 y que es el resultado de la difusión de las ideas de Darwin. La reestructuración del paradigma de investigación lleva consigo la reformulación de los principios básicos y de la metodología de las ciencias biológicas. Se analizan aquí los pasos seguidos por Darwin en el proceso seguido para llegar a precisar su enfoque, novedoso y original respecto de los anteriores.*

La ampliación de los marcos tradicionales de experimentación en Biología llevada a cabo por Charles Darwin en las décadas centrales del siglo XIX, tendrá como resultado el descubrimiento de una creatividad y espontaneidad mayor en la organización viviente, y que en consecuencia la hacen potencialmente transformable y susceptible de modificación.

La teoría darwiniana de la evolución, como ha señalado Dov Ospovat (1), reacciona claramente contra el postulado de la biología tradicional según el cual la adaptación del organismo con su medio ambiente es perfecta. Este supuesto se fundaba en la consideración del organismo como un constructo funcional perfectamente integrado tal como se desprendía de los estudios de Cuvier, Magendie o Johannes Müller. La integración funcional de la organización viva, estudiaba órgano a órgano mediante técnicas de registro gráfico como el quimógrafo, implicará una consideración muy ideologizada del papel del medio ambiente en el mantenimiento de dicha organización como es la supuesta en el postulado de la adaptación perfecta y por tanto "la armonía de faunas y floras" y la consiguiente existencia de un plan unitario para la creación del mundo orgánico.

Por el contrario, la consideración adaptativa de la organización viva desarrollada por Darwin supondrá la explicación de la diversidad natural por la filogenia en lugar de "armonía de faunas y floras". El evolucionismo supondrá un cambio en los modos de organizar la investigación biológica y por tanto, la organización del trabajo científico en una institución; en definitiva una reinstitucionalización de la ciencia biológica vigente desde nuevas áreas disciplinares rectoras.

Por referencia pues, a éstos dos modos de investigar, la historia de la Biología de la segunda mitad del siglo XIX se puede caracterizar adecuadamente por el conflicto entre dos paradigmas de investigación, uno ampliamente institucionalizado hacia la década de los cincuenta y que llamo paradigma fisiológico y otro que irrumpe públicamente a partir de 1859 y que llamo paradigma ecológico de investigación (2).

Ahora bien, esa reinstitucionalización se concretará a medida que se formulen los principios de las distintas disciplinas biológicas a la luz de la nueva

teoría. No basta las nuevas metodologías y disciplinas creadas, habrá que reasumir todas las prácticas investigadoras tradicionales. Verdadero proceso éste de formación del paradigma, en él intervendrán un número variado de biólogos.

Uno de los aspectos de éste proceso es el referente a las observaciones propias del paradigma. Excepto en Embriología, entre 1859 y 1877 se concretará un conjunto de observaciones características del paradigma que serán punto de referencia esencial en la nueva organización del trabajo investigador de las instituciones correspondientes, ya sean antiguas como de nueva creación.

1. La formalización de las nuevas observaciones rectoras

Como ya es ampliamente conocido el viaje de Darwin alrededor del mundo entre 1831 y 1836 acontece en el marco del cuestionamiento por parte de los naturalistas ingleses de la teoría de las catástrofes desarrollada hasta el absurdo por los discípulos franceses de Cuvier. Su principal impugnador inglés Carlos Lyell introducirá en sus *Principles of Geology* una metodología nueva en ciencias geológicas conocida posteriormente como actualismo en oposición al catastrofismo de la mayoría de los géologos continentales por aquellas fechas.

Sin embargo el rechazo del catastrofismo arrastraba importantes consecuencias en Historia Natural. La extinción de las distintas faunas y floras no podía ya explicarse con base en repentinos cataclismos y por tanto la distribución geográfica, tanto de especies fósiles como de los organismos actuales quedaba cuestionada. Lyell, en el segundo tomo de los *Principles*... afrontó directamente el problema buscando una correlación entre la ubicación geográfica de las especies y las características del clima pero él fue el primero en reconocer también que esa correlación no existía. Al final recurrió a un expediente claramente ideológico tomado de la tradición teológico-natural inglesa, consistente en suponer un centro de creación distinto y una duración limitada para cada especie. Esto salvaba los principios rectores de la Historia Natural vigente de unidad de plan de la creación orgánica y armonía constante de faunas y floras. La adaptación perfecta de la especie a su medio era una tesis adecuadamente deducida de estos principios.

Hay que tener en cuenta que Darwin como geólogo es un discípulo directo de Lyell y que el segundo tomo de los *Principles* lo recibió a su llegada a Montevideo con el Beagle a finales de 1832. Allí comienza a anotar los cuestionamientos indicados y que le permitirán afrontar la paleontología de la Patagonia argentina desde posibilidades renovadoras.

El momento de ruptura explícita con las teorías vigentes lo podemos fechar con gran precisión puesto que Darwin reunió todas sus impresiones pertinentes a su Diario, el 9 de enero de 1834, a raíz de la llegada del Beagle a la bahía de San Julián (4). El texto hay que leerlo con cierta prudencia puesto que fue definitivamente ultimado en Londres años después pero no por ello deja de ser muy ilustrativo.

Comienza con un análisis "actualista" detallado de las formaciones y perfiles de la costa. Esto le conduce inmediatamente a notar el fenómeno de que muchos mamíferos semejantes a los actuales, realtivamente recientes en su aparición y coetáneos de los anteriores se han extinguido:

> "La relación, aunque distante, entre el Macrauchenia y el guanaco, entre el Taxodon y el Capybara, la más cercana relación entre los muchos edentados extintos y los actuales perezosos, los Myrmecophaga trydáctila y los armadillos tan característicos de la fauna sudamericana actual y la todavía más estrecha relación entre las especies fósiles y las vivientes de Ctnomys e Hydrochaerus, son realidades que presentan gran interés... Esta maravillosa relación, en el mismo continente, entre "muertos" y "vivos" arrojará sin duda alguna más luz sobre la aparición de los seres organizados en la superficie terrestre, así como sobre su extinción, que cualesquiera otros hechos que puedan considerarse" (5).

A continuación Darwin constata:

> "La mayoría de los cuadrúpedos extintos vivieron en un período reciente y fueron coetáneos de la mayor parte de los moluscos marinos que ahora existen. Desde entonces la tierra no ha debido de experimentar grandes cambios. ¿Qué es entonces lo que ha exterminado tantas especies y géneros enteros? La mente vuela rápidamente y nos hace pensar en alguna gran catástrofe... Un examen más o menos minucioso de las características geológicas de Patagonia y de la región del Plata lleva a creer que la actual conformación del terreno es resultado de cambios lentos y graduales" (6).

Después de rechazar las revoluciones anota la falta de correlación entre clima y extinción, recuperando la anomalía ya señalada por Lyell:

"Difícilmente podemos concebir que un cambio de temperatura destruyese al mismo tiempo la fauna tropical y la de las regiones árticas de ambos polos. Sabemos positivamente (gracias a las investigaciones de Mister Lyell) que en Norteamérica los grandes cuadrúpedos vivieron subsiguientemente al período en que grandes masas rocosas eran acarreadas hasta latitudes a las que actualmente nunca llegan los icebergs. Por razones concluyentes, aunque indirectas, podemos estar seguros de que en el hemisferio sur los Macraucheria también vivieron en el período subsiguiente al acarreo de grandes masas rocosas por los icebergs... ¿Qué diremos de la extinción del caballo? ¿Se agotaron los pastos de estas llanuras?" (7).

Más adelante indica:

"¿quién puede asombrarse de que el Magalonyx abundase menos que el Megastherium o de que los monos fósiles escasearan en comparación a los monos actuales? Y es en esta escasez relativa donde debemos hallar la plena evidencia de condiciones menos favorables para su existencia" (8).

Así pues Darwin formula ya una nueva tarea: conocer las *condiciones de existencia* de las especies en relación con su mayor o menor abundancia. Es el programa de lo que más tarde Haeckel llamará Ecología.

Por último la página del Diario termina con un párrafo ilustrativo:

"Admitir que las especies escasean antes de extinguirse, no sorprenderse en la escasez relativa de una especie respecto de otra, hacer entrar en juego algún agente extraordinario y maravillarse cuando una especie desaparece, es tanto como admitir que la enfermedad lleva a la muerte y, no obstante, sin sorprenderse de la enfermedad, hacer grandes aspavientos cuando el enfermo se muere, creyendo que ha sido de muerte violenta" (9).

Cuestionamiento decidido de los principios históricos naturales vigentes: catástrofe y creaciones múltiples. Hay que recordar aquí que aún en la fecha de 1854 Louis Agassiz encuentra en la no correlación de especies y condiciones físicas una demostración de la realidad de las creaciones múltiples (10).

Además Darwin ha reconocido un nuevo marco de observaciones: las *condiciones de existencia* de los seres vivos. Sin embargo todavía conserva un modo abstracto de considerarlos, siempre razona en términos de especie taxonómica como correspondía a la Paleontología vigente. A pesar de reconocer como no sabidas las relaciones de los organismos con su medio todavía no adecuaba a ese proyecto su objeto de observación.

Esto, precisamente acontecerá en las islas Galápagos.

Verdadero laboratorio biogeográfico natural, su primer apunte sobre el mismo es del 15 de septiembre de 1835. El 8 de octubre Darwin realiza las conocidas observaciones sobre los pinzones (11):

"Lo más curioso es la perfecta gradación en el tamaño del pico de las diferentes especies de Geospiza, en la que se encuentran picos tan grandes como el del cocotraustes o el del Pinzón... o incluso el del pájaro cantor. Hay no menos de seis especies en una perfecta gradatoria en la que las diferencias de uno a otro pico son casi imperceptibles. El pico del lactarnis es muy parecido al del estarnino y el del cuarto subgrupo o lamorhychus, es casi idéntico al del loro. A la vista de esta gradatoria y de la diversidad de formas de un grupo de pájaros cuyas diferentes especies se hallan íntimamente emparentadas, podría pensarse que, de un pequeño núcleo de pájaros originarios del archipiélago surgió una especie *que fue modificándose para adaptarse a fines diversos*" (12).

Esta observación se complementa en la misma nota con la peculiaridad de los galápagos de cada isla: el poder adaptativo de la especie es evidente. Incluso, al comentar la flora, Darwin caerá en la cuenta del influjo de las corrientes marinas y la consecuente diferenciación florística de las islas. Su manera de considerar al organismo ha cambiado confiriendo gran importancia a las variedades.

Sin embargo, para proseguir nuestra historia, hemos de situarnos ya en Londres, en 1837, después de regresar del viaje alrededor del mundo Darwin se establece en esa ciudad y a la vez que ordena sus colecciones y apuntes comienza sus reflexiones sobre el "origen de las especies".

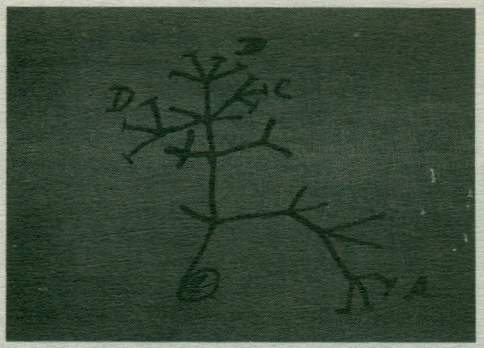
Como ya es conocido va a inaugurar unos cuadernos de notas ya con mayor pretensión sistemática. Desde la publicación de estos cuadernos por Gavin de Beer, ha sido señalado por varios especialistas diferencias fundamentales entre el primero y el segundo que iluminan el proceso por el cual Darwin elabora sus observaciones (13).

El primer cuaderno, abierto a pocos meses de llegar a Inglaterra, todavía en 1837, incorpora ya decididamente una nueva consideración del organismo vivo como *variedad adaptativa individual*, destacando como objeto prioritario de investigación las variedades que en relación al medio exhibe un individuo orgánico frente a los caracteres generales de la especie taxonómica a la que pertenece.

En segundo lugar, ya desde el principio busca

una descripción unitaria de los procesos de diferenciación y extinción de las especies. La metodología actualista de cambios geológicos graduales y las observaciones anotadas en los Galápagos constituyen su principal punto de referencia. El aislamiento geográfico y los cambios geológicos graduales influirían en la modificación de los caracteres orgánicos así como en la eliminación de razas que no varían en una dirección adaptativa.

Darwin pues ya en este primer cuaderno reconoce fenómenos que ya serán retenidos en las elaboraciones teóricas posteriores. Se trata de la *ubicuidad geográfica de las variedades* así como de la *multidireccionalidad* de la variación. No había una dirección necesaria de progreso orgánico. Esto lo plasma en el primer diagrama filogenético del evolucionismo:



Ahora bien, hay un fenómeno que será ampliamente olvidado en el segundo cuaderno de notas como es la relación causal entre medio y variación, mínimamente considerada en el primero (14). ¿Qué ha ocurrido?

Entre finales de 1837 y principios de 1838 Darwin quiere comprender las causas de la variación heredable. En este sentido busca unas *experiencias* concretas que pueden sugerir una explicación. Es entonces cuando se dirige al campo de la cría y selección de animales y plantas en domesticidad y sobre todo es la lectura de las obras de John Wilkinson (15) y Sir Jhon Sebright (16) las que le influencian decisivamente. Allí la selección artificial es descrita con gran optimismo, como una técnica capaz de producir una modificación *ilimitada* de caracteres y lo que es más importante, con *efectos permanentes*. De ahí Darwin incorpora dos nuevos supuestos como son *la infinitud de la variación* y *la irreversibilidad* y sobre todo define ya el campo técnico desde el que va a acometer la formalización definitiva de las observaciones claves de su teoría. Tiene entonces que resituar las observaciones efectuadas hasta ese momento en otro interés teórico que supone un abandono de cierto lamarckismo. Sin embargo le falta una comprensión cabal del fenómeno de la selección en la naturaleza. Además, y esto es muy importante, durante la semana del 7 de Agosto de 1938 Darwin lee el resumen que ha hecho David Brewster del *Curso de Filosofía Positiva* de Comte en el número de julio del *Review Edimburg*. Se convence entonces de que su teoría debe ser *predictiva* y que por lo tanto tiene que formalizar matemáticamente sus observaciones con vistas a describir en leyes generales la relación entre medio ambiente y variación orgánica. Es entonces cuando lee la obra clásica de Quetèlet "Sur l'homme et le dévélopement de ses facultés" (París, 1835), pionera en la incorporación de la cuantificación en el estudio de las razas. Es allí donde Darwin tiene noticia de la tesis malthusiana, sobre todo de su formulación matemática: "La población tiende a incrementarse en progresión geométrica..." (17). Sin embargo, ¿Cómo definir o delimitar tendencias en la variación orgánica de los individuos que describan tanto la diferenciación como la extinción de las especies?

Hasta 1842 enriqueció más sus observaciones sobre selección artificial y domesticación, tanto con lecturas como experiencias propias fracasando en su búsqueda de la causa de la variación heredable, sobre todo en la cuestión de la herencia de los caracteres adquiridos. A pesar de ésto el camino recorrido ya era largo y Darwin insiste en él. Al final ya ante la urgencia de publicar "El Origen..., acomete la definitiva tarea de formalizar matemáticamente su teoría durante los años 1857 y 1858 encontrando grandes dificultades (18). El esfuerzo encuentra su culminación en los capítulos 2, 3 y 4 del libro publicado ya en 1859 (19).

Todo el capítulo segundo del "Origen de las Especies" contiene una serie continua de formulaciones matemáticas. Primero, bajo el epígrafe de "Diferencias individuales" Darwin resalta el objeto clave de su análisis: la variedad adaptativa individual por oposición a la abstracción taxonómica de especie. Dice:

"Por eso, al determinar si una forma debe ser clasificada como especie o como variedad, la opinión de los naturalistas de buen juicio y larga experiencia parece la única guía que seguir. Sin embargo, en muchos casos tendremos que decidir por mayoría de naturalistas, pues pocas variedades bien caracterizadas y bien conocidas pueden citarse que no hayan sido clasificadas como especies por, al menos, algunos jueces competentes" (20).

Más adelante:

"Por consiguiente, considero a las diferencias individuales, a pesar de su escaso interés para el sistemático, como de la mayor importancia para nosotros, por ser los primeros pasos hacia variedades tan leves que apenas se las cree dignas de mención en los tratados de historia natural. Y considero a las variedades que son en algún grado más distintas y permanentes como pasos hacia variedades más intensamente acentuadas y permanentes; y a estas últimas, como pasos que conducen a las subespecies, y luego a las especies" (21).

Los epígrafes siguientes del capítulo son muy ilustrativos: "Las especies de gran dispersión, las muy difundidas y las comunes son las que más varían". "Las especies de los géneros mayores de cada país varían más frecuentemente que las especies de los géneros menores" (22), o dicho resumidamente: en la actualidad acontece también génesis de variación en correlación a la diversidad geográfica. La realidad de la variación en el presente. Además "...Las variedades ocupan, por lo general, áreas muy restringidas" (23). Es decir: ubicuidad de la variación.

El capítulo 3, a propósito del concepto de "lucha por la existencia" introduce el principio de crecimiento que en el capítulo 4 se utiliza para describir la extinción:

"Debido a la elevada progresión geométrica de aumento de todos los seres orgánicos, cada área está ya completamente provista de habitantes, y de ésto se sigue que así como las formas favorecidas aumentan en número, las menos favorecidas generalmente disminuirán y llegarán a ser raras. La rareza, según nos enseña la geología es precursora de extinción" (24).

A su vez una variación favorable como ocurre en la selección artificial tiende a ser ampliamente retenida por una numerosa descendencia cuyos caracteres *divergirán* cada vez más del tipo original. A ésto lo llama Darwin *principio de divergencia*. En realidad ha señalado la unidad tanto de los fenómenos de extinción como de progresión específica.

De modo que, la ubicuidad de la variación, la mayor o menor variación en el presente y el principio de incremento en progresión geométrica suponen una formulación matemática de los fenómenos de extinción y progresión de especies. Tan es ésto así que a continuación Darwin resumirá en un diagrama espacio-temporal ya clásico cómo ocurren estos procesos (25).

Ahora bien, ¿Qué se ha hecho hasta aquí? Darwin ha construido con pretendido rigor formal una serie de "observaciones predictivas" de índole ecológica fundamentalmente para deshacer las anomalías biogeográficas vigentes, así como las ideologizaciones al uso y que él había detectado como tales durante el viaje del Beagle. Con esta filosofía estructura los importantes capítulos sobre "Distribución geográfica", sobre todo el primero: los procesos de extinción y progresión anteriormente descritos explican la ya conocida falta de correlación entre condiciones climáticas y fauna y flora en el planeta, la importante diferenciación de faunas y floras próximas geográficamente pero separadas por importantes barreras naturales, así como su inverso: la afinidad de faunas y floras en extensas áreas interconectadas geográficamente. Por fin:

"Hemos llegado así a la cuestión que ha sido muy discutida por los naturalistas, es decir: si las especies han sido creadas en uno o en más puntos de la superficie terrestre... Sin embargo, la sencillez de la idea de que cada especie se produjo al principio en una sola región cautiva la mente. Quien la rechace, rechaza la *vera causa* de la generación ordinaria con emigraciones posteriores, e invoca la intervención de un milagro" (26).

Por último Darwin define el nuevo marco de la Biogeografía:

"Por consiguiente, me parece como a otros muchos naturalistas, que la opinión más probable es la de que cada especie ha sido producida en una sola área hasta donde se lo han permitido sus facultades de emigración y subsistencia, bajo las condiciones pasadas y presentes" (27).

La geografía por la que acontece la emigración forma parte de una nueva tarea descriptiva del naturalista si quiere explicar adecuadamente la diversidad natural del presente.

2. La reformulación de las observaciones tradicionales

La publicación del "Origen..." en 1859 supuso pues la explicitación de una serie de observaciones

efectuadas en un nuevo campo observacional (28) y que se presentaban como prioritarias para una explicación de la mayor o menor perdurabilidad de las organizaciones vivientes. Si ésto era efectivamente así era algo que los seguidores de la teoría tendrían que demostrar en cada caso. Todas las disciplinas biológicas vigentes tenían que ser profundamente reorganizadas, tanto en sus métodos como en sus objetivos y la mayor o menor capacidad de la teoría de la evolución por selección natural para ser aceptada por las distintas sociedades científicas, dependería en último término de la eficacia y posibilidades demostradas en esa tarea. Un problema importante consistía en encontrar las observaciones que de acuerdo con las incluidas en el principio de selección deberían ser consideradas esenciales para cada disciplina tradicional.

Darwin mismo fue el pionero en acometer esta tarea a partir de sus investigaciones taxonómicas sobre los Cirrípedos (29).

A partir de 1844 Darwin decide profundizar en los problemas clásicos de la Historia Natural abordando la ordenación y clasificación de un subgrupo de Crustáceos cuya sistemática estaba poco clara. Aunque el trabajo definitivo no deja traslucir ninguna intención evolucionista, hoy sabemos que el uso que hacía Darwin de términos clásicos como *afinidad natural* o *analogía* estaba inspirado en la consideración de una evolución divergente desde un ancestral común y que el desarrollo individual era un buen testigo evolutivo de las vicisitudes sufridas por cada variedad adaptativa individual.

Estas observaciones que aparecían ya en la primera edición del Origen (30) fue casi inmediatamente aprovechada por Fritz Müller para ordenar sistemáticamente todo el grupo de Crustáceos.

Müller se encontraba en Sudamérica en 1860, allí recibió "El Origen..." Estudiaba en esos momentos diversas familias de crustáceos, todas ellas muy afines y que se asemejaban mucho en todos los caracteres importantes. Unas pocas especies de cada familia vivían en tierra y poseían aparato respiratorio, esperaba pues que la estructura anatómica de estos sistemas fuera también muy semejante, sin embargo ésto no era así; encontró que diferían en puntos importantes. Müller razonó que las distintas especies se habían ido *adaptando* paulatinamente al habitat terrestre y su modo de variar no sería el mismo dependiendo del ambiente. El mismo resultado funcional se alcanza por caminos diferentes. A continuación valiéndose de una diagnosis de los caracteres embrionarios de los Crustáceos ordenó toda la sistemática del grupo postulando que el ancestral debía ser un animal acuático semejante a la larva Nauplius actual (31).

De este modo la Morfología recuperaba a la Embriología descriptiva como práctica experimental que le permite conocer las formas en su proceso filogenético. A su vez éstas formas así conocidas confieren objetividad a la sistemática taxonómica del grupo correspondiente. La toxonomía pues tiene que integrar no solo caracteres anatómicos sino incluso funcionales o residuales en un orden que es filogenético adaptativo y constituyendo sólo entonces un verdadero "sistema natural".

En Fisiología va a ser Claude Bernard el que destacará una visión adaptativa de la función orgánica.

Las investigaciones que conducirán a Bernard a su *noción de medio interno* tienen un doble punto de partida. De un lado su especialización dentro de la fisiología vigente (como discípulo de Magendie) en el estudio de lo que él mismo llamará "órganos de secreción interna". De otro lado sus estudios sobre la acción de determinados venenos mortales.

A raíz de las investigaciones de su tesis doctoral (1843) sobre el origen del azúcar en sangre, descubre que la presencia o ausencia de azúcar no depende de la ingesta en contra de lo predicho por la teoría vigente que lo consideraba como "alimento respiratorio" (32).

Durante los años de 1845 y 1946 Bernard investiga el mecanismo de actuación de venenos muy potentes como el curare y el monóxido de carbono. En el caso del primero, observa que al practicar la autopsia no hay lesión anatómica, ahora bien las propiedades de los nervios han desaparecido. Con el monóxido de carbono ocurre lo mismo, lo único digno de observarse es el aspecto rutilante de la sangre. A este tipo de disecciones las llama disecciones fisiológicas puesto que no hay alteración anatómica de ningún órgano. ¿Qué se ha alterado entonces?: el substrato básico del medio interno, la sangre y su regulador principal, el sistema nervioso (33).

La investigación de cómo ocurren estos procesos requiere de la vivisección, que Bernard la convierte en clave de la experimentación fisiológica y

que aplicará insistentemente durante la década de los cincuenta a la elucidación de la función glicogénica del hígado así como a la influencia del sistema nervioso sobre los fenómenos de nutrición y calorificación animal. Ya para 1855, fecha en que inicia sus "Cursos" en el Museo, incluye la noción de medio interno y su consideración prioritaria por el fisiólogo para explicar la funcionalidad del ser vivo en un marco adaptativo (34).

El siguiente hito cronológico fue la formalización de la Paleontología evolucionista llevada a cabo fundamentalmente por Vladimir Kovalevskii en cuatro monografías sobre los Ungulados fósiles publicadas entre 1871 y 1874 (35).

El tema tenía una larga tradición en la práctica paleontológica vigente. Cuvier, basándose en la similaridad con el actual tapiz hizo la descripción clásica del género Paleotherium; posteriormente otros investigadores como Meyer y Christal crearon nuevos géneros como el Anchitherium y el Hippartherium. Por último, en el entorno de 1859, era discutida la relación de estos géneros con el Equus actual. Richard Owen, hacia 1861 consideraba muy afines al Anchitherium y al Hipparión aunque, desde luego, excluya consideracione evolucionistas. Hasta incluso 1869 Joseph Leidy discutía la relación entre Hipparión y Equus como construidos de acuerdo al mismo plan.

Ya para estas fechas, Gaudry y Rutimeyer reinterpretaron al Paleotherium como un antecesor evolutivo del caballo actual. Ellos iniciaron la transformación evolucionista de la paleontología vigente relativizando los códigos al uso y buscando *links*, formas intermedias.

Vladimir Kovalevskii decide estudiar los Ungulados fósiles después de estudiar en Jena bajo la dirección de Gegenbaur y Haeckel. Su primer trabajo paleontológico fue "Sur l'Anchitherium aurelianensi, cuv. et sut l'histoire paleontalogique des cheveaux" (36). Tras la crítica global al trabajo de Cuvier, que según Kovaleskii se ha fijado en las diferencias, plantea la necesidad de elaborar una paleontología de valor filogenético; para ello habría que detectar el cambio y la continuidad de determinadas formas anatómicas en relación al cambio geológico del hábitat correspondiente. En este sentido, localiza su investigación en el desarrollo de las extremidades de los Ungulados fósiles, describiendo así las tendencias evolutivas de los caracteres anatómicos directamente implicados en la relación con el entorno.

La última disciplina clásica reelaborada por la visión adaptativa implícita en el evolucionismo fue la Embriología aunque en principio ésto parezca chocante. Sin embargo hay que constatar las sutiles interrelaciones e implicaciones entre la Morfología y la Embriología. La Morfología incluye siempre una explicación histórico-natural del desarrollo de la forma adulta, mientras que la Embriología describe concretamente cómo se produce ese desarrollo.

Para 1866 Haeckel habría incluido la Embriología en una teoría filogenética de la forma orgánica. Sin embargo para esa fecha ni siquiera había una explicación fisiológica adecuada del desarrollo. El recurso constante a causas filogenéticas no era un expediente útil y así lo hizo ver en 1974 W. His cuando criticó en este sentido el programa haeckeliano (37). Apenas durante esa década iban surgiendo las técnicas experimentales que permitían acceder a una comprensión funcional del desarrollo. Un pionero en este sentido fue el discípulo de Helmohlz, William Prayer. Pero fue el discípulo de Prayer, Wilhem Roux el que desarrolló una explicación funcional del desarrollo del embrión que culminó en 1883 con la enunciación de la teoría del desarrollo en mosaico según la cual cada blastómero estaba predeterminado en su destino final, el cual podía saberse dañándole y observando la lesión orgánica posterior. Dentro de una perspectiva ecológica fue Charles Otis Whitman en 1878 el pionero de describir el proceso de desarrollo enteramente desde los blastómetros iniciales; el trabajo se hizo sobre un anélido del género Clepsina (39). Trazó el destino de cada blastómero desde el huevo unicelular no segmentado hasta la etapa gastrular. Pero fue verdaderamente Hans Driesch trabajando en la Estación Zoológica de Nápoles sobre erizo de mar el que impugnó la teoría del mosaico desde un punto de vista adaptativo.

Driesch eliminó uno de los blatómeros iniciales demostrando que se obtenía un embrión completo. Estudiando las influencias que el pH, composición química del medio, etc., ejercían sobre el proceso de diferenciación embrionaria. La posición de la célula en el embrión, el efecto de la gravedad, su grado de contacto con el exterior, eran todas condiciones causales del desarrollo. Habría un antiajuste contínuo del embrión a los cambios que el mismo desarrollo genera. Su primer trabajo en este sentido fue de 1892 (40).

Como conclusión pues, solo queda indicar que

las observaciones sobre variación ambiental, vicisitudes migratorias, desarrollo embriológico y filogenia de los Crustáceos, regulación de la presencia de glucosa con sangre, evolución gradativa de las extremidades de los Ungulados fósiles y desarrollo del erizo de mar suponen el logro de la primera descripción completa del organismo vivo en términos de adaptación al medio.

Las dos primeras, variación ambiental y migración, punto de partida de dos nuevas disciplinas rectoras: Ecología y Biogeografía y aplicación directa de la teoría de la selección natural.

Las restantes observaciones serán desarrolladas a la luz de la nueva teoría y redefinidoras de los nuevos marcos en que van a operar las disciplinas tradicionales ya formadas: Taxonomía, Morfología, Fisiología, Paleontología y Embriología.

NOTAS

(1) Ospovat, D. (1978): "Perfect Adaptation and Teleological Explanation: Approaches to the problem of the History of Life in the Mid-nineteenth century". *Studies in History of Biology*, *2*, pp. 33–56.

(2) Sala Catalá, J. (1982): "Conflictos y Paradigmas en la Biología de la segunda mitad del siglo XIX". *II Congreso Nacional de Historiadores de las Ciencias.* Septiembre. Jaca.

(3) Alcide D'Orbigny llegó a proponer hasta 27 revoluciones durante el Jurásico y el Cretácico en su *Cours elémentaire de paleontologie et dé geologie stratigrafiques.* (París, 1849).

(4) Consultado de Darwin, Ch. (1883): *Voyage d'un naturaliste.* C. Reinwald. Paris, pp. 181-189.

(5) *Ibid.*, p. 185-186.

(6) *Ibid.*, p. 186.

(7) *Ibid.*, p. 186.

(8) *Ibid.*, p. 189.

(9) *Ibid.*, p. 189.

(10) Agassiez, L. (1850): "Geographical Distribution of Animals". En *The Christian Examiner and Religious Muscellany*, Marzo, pp. 181-204.

(11) Un artículo reciente sobre estas observaciones: Sulloway, F. J. (1982): "Darwin and His Finches: The Evolution of a Legend". *J. of. His. Biol. 15*, 1; pp. 1-53.

(12) Darwin, Ch. (1883) *op. cit.*, p. 407.

(13) de Beer, G. y col. (1960-1967): "Darwin's notebooks on transmutation of species", *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), hist.* ser., *2*: pp. 27-200; *3*: 129-176.

(14) Sobre este tema sigo la revisión reciente de Michael Ruse (1979): *The Darwin Revolution*. University of Chicago Press. Chicago.

(15) Wilkinson, J. (1820). *Remarks on the improvement of cattle.* Bart M.P. Nottinghan.

(16) Sbright, J. (1809): "The art of improving the breeds of domestic animals". Sir Joseph Banks, K.B. Londres.

(17) En este punto sigo a Silvan S. Schweber (1977): "The Origin of the 'Origin' Revisted". *J. His. Biol., 10,* 2: pp. 229-326.

(18) Para una narración detallada de estos esfuerzos véase el trabajo de Karen Hunger Parshall (1982): "Varieties As Incipient Species: Darwin's Numerical Analysis". *J. of Hist. Biol. 15,* 2: pp. 191-214.

(19) Darwin, Ch. (1859): "On the Origin of species". Munay. Londres.

(20) *Ibid.*, p. 47.

(21) *Ibid.*, p. 51-52.

(22) *Ibid.*, p. 54.

(23) *Ibid.*, p. 58.

(24) *Ibid.*, p. 109.

(25) *Ibid.*, p. 116.

(26) *Ibid.*, p. 352.

(27) *Ibid.*, p. 353.

(28) Sobre el concepto de "campo observacional". Sala Catalá, J. (1982): *op. cit.*

(29) Darwin, Ch. (1851): A monograph of the sub-class Cirnipedia". Royal Society. Londres.

(30) Darwin, Ch. (1859): *op. cit.*, p. 203-205.

(31) Müller, F. (1864): "Für Darwin". La aportación es incluida por Darwin en la cuarta edición del "Origen..." (1866).

(32) Tomado de Bernard, Cl. (1865): *Introducción a l'etude de la médicine experimentale.* J. B. Bailliere. Paris, pp. 286-291.

(33) Bernard, C. (1865): *op. cit.* pp. 108-112 y 270-285. Sobre el concepto de "medio interno" en Bernard, véase Laín, P. (1947): *Claudio Bernard.* Ediciones El Centauro. Madrid.

(34) Los cursos se publican en forma de libro: Bernard, Cl. (1878): *Leçons sur les phénomènes de la vie...* Baillière. Paris. Las notas sobre medio interno y adaptación orgánica: pp. 103-124.

(35) Para el examen de la obra paleontológica de Kovaleskii he seguido el interesante trabajo de Daniel P. Todes (1978): "V. O. Kovalevskii: The Génesis, Content, and Reception of His Paleontológical Work". *Sudies in History of Biology. 2*, The John Kopkins University Press, Baltimore y Londres, pp. 99-166.

(36) Kovalevskii, V.O. (1873): "Sur l'Anchiterium aurelianense Cum et sur l'histoire paleontologique des cheveaus". *Mem. Acad. Sci. Petersb. 7*, 20, No. 5 pp. 1-73.

(37) His, W. (1874): Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung" Vogel. Leipzig.

(38) Véase a este respecto el interesante capítulo del libro de Garlam Allen (1978) *Life Science in the Twentieth Century* Cambrigde University Press, titulado "Revolt from Morphology I: The Origins of Experimental Embriology" pp. 21-34.

(39) Whitman, C. O. (1878): "The Embriology of Clepsine". Quart. *J. Micr. Sci.*, 13 pp. 215-315.

(40) Driesch, H. (1982) "The potency of the first two cleanage cells in Echinoderm development" *Zeit. fur Wiss. Zool., 53:* 160-178. Reproducido en la obra de Williers y Oppenheimer (1964): "Foundation of Experimental Embriology" Prentice-Hall, N. J.