

Evolución y Filogenia de Arthropoda

Sección I: Conceptos y métodos en el estudio de la filogenia

EL ORIGEN DE LAS TEORÍAS EVOLUTIVAS

Juan José De Haro

Departamento de Biología Animal, Universidad Autónoma de Barcelona
08193 Bellaterra (Barcelona) — jjdeharo@retemail.es

Resumen

Se describen los puntos más importantes de la teoría de la evolución y se examinan diversos autores que han influido de forma relevante, con su pensamiento o su obra, en la elaboración de la teoría de la evolución. Se describe también el momento histórico en el que Darwin y Wallace hicieron pública su teoría y las aportaciones posteriores más significativas a la misma.

Palabras clave: Evolución, Darwinismo, Selección natural, Darwin, Wallace, Filogenia.

The origin of the evolutive theories

Abstract

The most important points of the theory of the evolution are described. We also examine diverse authors who have influenced, with their thought or his work, in the processing of the theory of the evolution. The historical moment at which Darwin and Wallace made their theory public is also described as well as the more significant later contributions to the same one.

Key words: Evolution, Darwinism, Natural selection, Darwin, Wallace, Phylogeny.

INTRODUCCIÓN

"Ninguna persona, incluso la más ignorante, puede suponer que he pretendido atribuirme a mí mismo el origen de la doctrina que las especies no han sido independientemente creadas. La única novedad de mi trabajo es el intento de mostrar cómo las especies han llegado a modificarse; y corroborar de forma extensa cómo la teoría de la descendencia explica un gran número de hechos; y en estas consideraciones no he recibido asistencia de mis predecesores."

Carta de Darwin a Baden Powell fechada el 18 de enero de 1860 (De Beer, 1959)

De esta forma tan humilde hacia Darwin participe a Baden Powell de la idea que él mismo tenía sobre la singularidad del Origen de las Especies (Darwin, 1859). Ciertamente muchas de las ideas que propone Darwin en su principal obra ya habían sido formuladas por otros autores de forma independiente. No pretendemos con esto quitar originalidad a la teoría evolutiva darwiniana ya que, sin lugar a dudas, fue el primero en organizar las ideas en el aspecto evolutivo, así como en formular una teoría coherente sobre la anagénesis y cladogénesis de los organismos vivientes y fósiles. Además de aportar ideas innovadoras en el campo de la Biología tales como la selección natural.

LA TEORÍA DE LA EVOLUCIÓN DE DARWIN

En el Origen de las Especies podemos diferenciar varias teorías que conforman el conjunto de lo que se ha denominado darwinismo (modificado de Eldredge & Gould, 1972 y Mayr, 1988):

1. Descendencia con modificación. Es la evolución como tal (anagénesis), mediante la cual los organismos cambian y se transforman a lo largo del tiempo.

2. Diversificación de las especies. Por bifurcación se producen especies nuevas (cladogénesis). De esta forma se explica la diversidad de seres vivos en nuestro planeta.
3. Gradualismo. Contrariamente a una parte de la opinión de la época, la aparición de nuevas especies no ocurría por cambios repentinos que daban lugar a nuevos organismos, sino mediante pequeños cambios que se acumulan lentamente de generación en generación.
4. Origen común. Cada grupo de organismos desciende de un organismo común y todos los seres vivos sobre la tierra se remontan a un único antepasado que ha dado lugar a todas las especies actuales.
5. Selección natural. Es la aportación más destacable de Darwin y es la teoría según la cual los caracteres que han permitido sobrevivir a un organismo son transmitidos a la siguiente generación con la consiguiente mejora que ello supone de generación en generación. La variabilidad intraespecífica, la muerte de un gran número de individuos que no pueden sobrevivir en su medio y la heredabilidad de los caracteres de padres a hijos son los factores que hacen posible la selección natural.

LOS ANTECEDENTES DEL ORIGEN DE LAS ESPECIES

Aristóteles (384-322 a.C.)



Aristóteles

La idea de Aristóteles sobre la existencia de esencias o tipos puros condicionó la idea que posteriormente se tuvo sobre la naturaleza. Ésta se veía formada por entidades discretas con una esencia propia que las diferenciaba. Estas entidades, las especies, se podían distinguir por características fijas e inmutables que definían cada una de las clases en las que se dividían los seres vivos. La esencia, por lo tanto, es permanente e invariable. Esta concepción es llamada esencialismo.

Las observaciones zoológicas de Aristóteles fueron las más exhaustivas de su tiempo, y sus trabajos pervivieron muchos siglos después. Dividió los animales en géneros (con un sentido mucho más amplio que el actual) y éstos a su vez en especies. Para ello se basaba en las semejanzas entre los animales. Estableció dos grandes grupos: Animales con sangre roja y animales sin sangre (o de sangre no roja), que se correspondían con los vertebrados e invertebrados. A su vez clasificó los animales con sangre roja en cuatro géneros: cuadrúpedos vivíparos (mamíferos), aves, cuadrúpedos ovíparos (reptiles y anfibios) y, finalmente, peces y ballenas. Los animales sin sangre roja fueron divididos en cefalópodos, crustáceos, insectos (incluyendo también a los ciempiés, arañas y escorpiones), animales con concha (incluyendo algunos cefalópodos y equinodermos) y animales planta, entre los cuales incluyó aquellos que tenían forma vegetal como muchos cnidarios.

Georges-Louis Leclerc Buffon (1707-1788)



Buffon

En la época en la que vivió Buffon se pensaba que la Tierra tenía unos 6.000 años de antigüedad, tal como podía desprenderse de una lectura histórica de la Biblia. En el libro publicado en 1788 "Las épocas de la naturaleza", sugería que la vida del planeta era superior a lo que se pensaba. La gran obra de Buffon fue "Histoire naturelle générale et particulière", de más de 100 tomos. En ella describió todos los conocimientos que existían en la época sobre el mundo natural. También admitió la posibilidad del cambio en las especies aunque no articuló ninguna explicación que indicase cómo había sucedido dicho cambio. Creía en la acción directa del ambiente sobre los organismos. El de Buffon, es uno de los primeros testimonios que admiten la no-inmutabilidad de las especies, abriendo una vía a las futuras ideas evolutivas.

Carolus Linnaeus (1707-1778)



Linneo

Aunque Linneo no tenía ideas de tipo evolutivo, su clasificación de los seres vivos ha influido de forma determinante en el pensamiento biológico posterior. Su intención era realizar una taxonomía natural que reflejase el orden divino de la creación. Para clasificar los organismos utilizó características compartidas por ellos y ahí radica una de sus originalidades, ya que hasta la fecha las clasificaciones habían sido más o menos arbitrarias. Los géneros, las especies y las categorías sistemáticas de orden superior fueron realizadas sobre la base de similitudes compartidas. Originalmente agrupó los géneros en órdenes, estos en clases y las clases en reinos. Posteriormente los taxónomos incluyeron categorías adicionales con la finalidad clasificar mejor a los seres vivos. Además, simplificó los nombres dados en latín a las especies mediante el uso de un nombre simple para el género y otro para la especie, en la llamada nomenclatura binomial que, modificada, permanece vigente hasta nuestros días.

En los primeros tiempos decía que la invariabilidad de las especies era la condición para el orden. Posteriormente llegó a pensar que las especies podían formarse por hibridación y hacia el final de sus días se dedicó a investigar la formación de nuevos géneros por hibridación de los géneros procedentes de la creación. Por lo tanto, Linneo pensaba que la aparición de nuevas especies podía suceder de forma habitual a través de la hibridación. No se puede considerar que tuviese ideas de tipo evolucionista, únicamente la admisión de algún tipo de variación en las especies como la formación de nuevas a partir de las preexistentes.

Erasmus Darwin (1731-1802)

Erasmus Darwin, el abuelo de Charles Darwin, fue un eminente naturalista, filósofo y poeta de su época. Formuló una de las primeras teorías sobre la evolución en la obra "Zoonomia, or, The Laws of Organic Life" (1794-1796). Aunque no desarrolló la teoría de la selección natural, sí trató temas que su nieto abordaría más tarde en el Origen de las Especies. Investigó cómo se había desarrollado la vida a partir de un ancestro común simple, formando lo que él llamó un "filamento de vida", también trabajó sobre cómo una especie puede formar otra. Erasmus Darwin habló de

competencia y como la selección sexual podía provocar cambios en las especies. Parece que llegó a estas conclusiones a través de la observación de especies domesticadas, la conducta de animales en estado salvaje y la integración de sus conocimientos en muchos campos, tales como la paleontología, sistemática, embriología, anatomía comparada, etc.

Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829)

Lamarck no fue apreciado como sus contemporáneos Cuvier o Buffon. Sus teorías fueron ignoradas durante su vida y sólo después recibió atención por parte de Haeckel o Darwin. Este último habla de Lamarck en los siguientes términos:

"Lamarck fue el primer hombre cuyas conclusiones sobre el tema avivaron la atención. El justamente celebrado naturalista publicó primero sus opiniones en 1801; que amplió en 1809 en su "Filosofía Zoológica" y posteriormente, en 1815, con la introducción a su "Historia Natural de los Animales sin Vértebras". En esos trabajos mantiene la teoría de que las especies, incluido el hombre, son descendientes de otras especies. Fue el primero en realizar el eminente servicio de despertar la atención en la probabilidad de que todo cambio en el mundo orgánico, así como en el inorgánico, ha sido el resultado de una ley, y no una disposición milagrosa." (Darwin, 1859)

Para Lamarck los organismos en la naturaleza cambiaban debido a la influencia del ambiente. Estos cambios producen otros en la conducta que llevan a usar más unos órganos que otros. Esto conduce a que, a lo largo de las generaciones, algunos órganos llegan a desarrollarse más, y otros a desaparecer. La segunda idea importante de Lamarck es que todos estos cambios son heredables de padres a hijos. Hasta los descubrimientos de la genética mendeliana, se desconocía por completo cómo se transmitían los caracteres de padres a hijos por lo que esta hipótesis era tan válida como cualquier otra. Lamarck creía en la formación de nuevas especies por generación espontánea y en el perfeccionamiento de las especies a lo largo del tiempo, el cual consideraba mucho más extenso que la mayoría de sus contemporáneos. Así pues el motor de la evolución lamarckiana es la necesidad fisiológica creada por interacción con el ambiente, el uso y desuso de los órganos; todo esto unido a la heredabilidad de los cambios.

Georges Cuvier (1769-1832)

Cuvier, fundador de la paleontología de vertebrados como una disciplina científica, no era evolucionista. No obstante fue el creador de la morfología comparada, que es de inestimable valor para la comprensión de la evolución de los organismos. Además, estableció de una forma clara y firme la realidad de las extinciones de especies en tiempos pasados. Estudió los gatos momificados procedentes de la invasión de Egipto por Napoleón. El hecho de que fuesen anatómicamente iguales a los gatos actuales le reforzó en su idea de que los organismos no cambiaban con el transcurso del tiempo, sino que permanecían inmutables e invariables. Tenía una visión de los organismos como un conjunto perfectamente sincronizado, pensaba que cualquier cambio llevaría irremediablemente a la destrucción del delicado equilibrio que todos los seres vivos mantienen en su propia estructura.

Cuvier poseía unos grandes conocimientos de anatomía y morfología que le llevaron a dividir los animales en las siguientes agrupaciones: Vertebrados, Articulados (Artrópodos y Anélidos), Moluscos (que incluía a los invertebrados de cuerpo blando) y Radiados (Cnidarios y Equinodermos).

Las aportaciones de Cuvier a las teorías evolutivas hay que situarlas en la morfología comparada y en la extinción de las especies. Estas extinciones las atribuía a catástrofes naturales que periódicamente asolaban la Tierra y que producían la muerte de miles de especies. Esta idea es la que dio lugar a la teoría del Catastrofismo que estuvo más o menos vigente hasta principios de nuestro siglo.

Étienne Geoffroy St. Hilaire (1772-1844)

St. Hilaire fue el introductor del moderno concepto de la homología, es decir, el mismo órgano bajo una variedad de formas y funciones. Gran parte de su trabajo estuvo encaminado a establecer homologías entre órganos de animales muy diferentes. Su "Philosophie Anatomique" es la gran obra donde plasmó las ideas referentes a la existencia de un plan general seguido por todos los organismos. Ello le llevó a establecer homologías entre las patas articuladas de los artrópodos y las vértebras y costillas de los vertebrados. Sus ideas evolutivas se basaban en la aceptación de



Erasmus Darwin



Lamarck



Cuvier

cambios en los organismos, parece que debido a alteraciones embriológicas repentinas y no de tipo gradual, como aseguraba Lamarck. A esto último llegó tras estudiar casos de desarrollo embriológico anormal.



St. Hilaire

Louis Agassiz (1807-1873)

Paleontólogo y sistemático americano que, aunque se opuso a las teorías evolutivas de Darwin, realizó aportaciones de importancia para el desarrollo de la Evolución. Discípulo de Cuvier, fue su heredero intelectual desarrollando la teoría del catastrofismo promovida por su maestro. La aportación fundamental de Agassiz a la biología evolutiva fue la idea de que las formas más simples se encuentran en las capas más bajas de los estratos geológicos. Por lo que existe un paralelismo entre los estratos geológicos y la complejidad de los seres vivos. Agassiz plasmó sus ideas fundamentalmente en la obra: "Essay in classification" en 1851. Sus ideas fueron recogidas por los evolucionistas posteriores para afirmar las ideas que el mismo Agassiz no procesaba.

Ernst Haeckel (1834-1919)

A Haeckel se debe la conocida ley biogenética: "La ontogenia recapitula la filogenia." Es decir, el desarrollo ontogénico por el que pasan las especies refleja los diferentes estados de las especies adultas ancestrales que han dado lugar a la actual. El filósofo y embriólogo alemán Haeckel pensaba que las leyes que guiaban la filogenia eran las mismas que las de la ontogenia. A esta idea obedece su ley que desglosaba en otras tres:

Ley de la correspondencia: Cada etapa embriológica se corresponde con un organismo extinto adulto. Por ejemplo, el cigoto humano estaría representado por el estado 'adulto' de los protistas, el estado de blástula representaría a los protistas coloniales, el estado de embrión humano con hendiduras branquiales correspondería con un pez, etc.

Ley de la adición terminal: el embrión se desarrollaría en una nueva especie por la adición de un paso adicional al final de los estados previos. Así el hombre se habría formado a partir de los grandes primates mediante la adición de un estado embrionario adicional. Esto conduce a una evolución lineal, no ramificada.

Ley del truncamiento: Esta ley dice que el periodo de desarrollo debe ser acortado, esta ley fue necesaria para evitar tiempos de gestación enormes y también porque en los embriones no se pueden observar absolutamente todos los pasos que serían previsible.

Gould (1977a, b) ha hecho notar que si bien la ley de la recapitulación genética es un paradigma en biología, tiene un valor relativo según las especies y no puede ser siempre generalizada. Aún así, tiene un gran peso en el estudio de la filogenia de las especies.



Agassiz

CHARLES DARWIN (1809-1882) Y ALFRED RUSSEL WALLACE (1823-1915)

El libro de Darwin: *Origen de las especies por medio de la selección natural, o la conservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida* es la piedra angular sobre la que se sustenta la biología moderna. La primera edición de su libro fue puesta a la venta el 24 de noviembre de 1859 la cual se agotó ese mismo día. La segunda edición se publicó en febrero de 1860 y se hicieron cuatro más en vida de Darwin. Aunque las teorías iniciales de Darwin han sido ampliamente superadas y completadas posteriormente, el Origen de las Especies sigue siendo un libro de extraordinaria importancia por la claridad y detalle con la que están expuestas todas las razones aducidas por su autor a favor de la evolución de los seres vivos.

Como ya se ha visto, Darwin no partió de cero a la hora de elaborar su teoría, sino que durante bastantes años se habían ido sentando las bases para su establecimiento. En el pensamiento darwiniano fue de suma importancia el viaje que realizó a bordo del Beagle entre 1831 y 1836 como naturalista. El numeroso material que recolectó durante los cinco años que duró el viaje, así como las observaciones realizadas durante este tiempo, fueron de gran importancia para el desarrollo de su teoría. La lectura del "Ensayo sobre el principio de la población" de Thomas Malthus fue también uno de los elementos que le ayudaron a su desarrollo. Malthus llamaba la atención sobre el exceso de nacimientos frente a aquellos individuos que consiguen sobrevivir, tanto en la población humana como en la naturaleza. En coincidencia con Wallace, el cual también se vio influido por la misma lectura, se dio cuenta de que si forzosamente mueren muchos individuos es posible que se realice algún tipo de selección entre los que consiguen sobrevivir.



Haeckel

En 1858, Wallace desde Ternate en el archipiélago Malayo, envió a Darwin un manuscrito titulado "On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type". En este escrito de pocas páginas, desarrollaba la teoría de la evolución de forma casi idéntica a la del propio Darwin. Éste se llevó una gran sorpresa cuando vio que Wallace había llegado prácticamente a las mismas conclusiones. Wallace le pedía su opinión sobre este artículo, aunque desconocía totalmente que el propio Darwin estaba trabajando en una extensa obra sobre el origen de las especies, obra que jamás llegó a ser publicada. También le pedía que, de considerarlo conveniente, lo diese a leer al geólogo Charles Lyell.

Darwin se puso en contacto con sus amigos, Lyell y el botánico Joseph Hooker. Ambos les prepararon una presentación, ante la Sociedad Linneana de Londres, para mostrar las ideas de los dos naturalistas de forma conjunta. Ante la presencia de unas 30 personas, fue leído un documento sobre la selección natural. Este documento constaba de un extracto de los escritos de Darwin sobre selección natural, una carta de Darwin a Asa Gray y el ensayo de Wallace citado anteriormente. Esta lectura en público equivalió a una publicación conjunta. Debido a que Wallace no estaba en Londres en aquel momento, Darwin tampoco asistió a la lectura en la Sociedad Linneana, un gesto que sin duda le honra.

A partir de ese momento Darwin abandona la extensa obra que estaba preparando y en su lugar publica un resumen, su libro más famoso "El origen de las especies". En los años siguientes trabajará en numerosos aspectos relacionados con la teoría evolutiva que no habían sido resueltos en su primera obra. Estas obras, todas de carácter evolutivo, son: "La variación de los animales y las plantas bajo domesticación" (1868), "El origen del hombre y la selección en relación al sexo" (1871), "La expresión de las emociones en el hombre y en los animales" (1872), "Las plantas insectívoras" (1875), "Los efectos de la fecundación cruzada y la autofecundación en el reino vegetal" (1876), "Las diferentes formas de las flores en plantas de la misma especie" (1877), "La capacidad de movimiento en las plantas" (1880) y "La formación de la tierra vegetal por la acción de los gusanos, con observaciones sobre sus costumbres" (1881).



Wallace



Charles Darwin

LA SUCESIÓN DEL DARVINISMO

Uno de los puntos débiles de la teoría de Darwin es el origen de la diversidad y los mecanismos implicados en la herencia. Darwin admite la heredabilidad de los caracteres adquiridos, tal como hacía Lamarck, y acude con cierta frecuencia a esta explicación en el Origen de las Especies. En 1883 Weismann rechaza la herencia de caracteres adquiridos, negando la existencia de los efectos del uso y desuso. Wallace (1889) asumió inmediatamente esta postura. En 1896 un discípulo de Darwin acuña el término Neodarvinismo para describir esta nueva postura.

En 1900 fueron redescubiertos los trabajos de Mendel y entre 1936 y 1947 se produjo otro cambio en la concepción de los darvinistas, es la Teoría Sintético Evolutiva.

Se comprendió que los cambios en las especies pertenecen a una variación continua debido a mutaciones genéticas y no necesariamente a pequeños cambios mínimos como decían los gradualistas o a cambios bruscos como los saltacionistas. La variación puede explicarse desde el punto de vista de la herencia mendeliana particularizada.

Se pone el énfasis en las poblaciones de organismos, la especiación geográfica y las tasas de evolución variables. Se da un reconocimiento creciente al azar y una mayor importancia al éxito reproductivo. Los principales artífices de esta teoría han sido el genético Dobzhansky, el paleontólogo Simpson y el ornitólogo Mayr.

La constatación de largos periodos sin cambios aparentes en el registro fósil, seguidos por periodos muy rápidos de especiación llevó a Eldredge y Gould (1972) a establecer lo que han llamado el equilibrio puntuado. Los aspectos básicos que comprende son:

1. La especiación se produce habitualmente en los límites de la zona geográfica donde vive la especie original. Esta especiación se produce rápidamente al estar formada por pequeñas poblaciones aisladas geográficamente. Las especies hijas sufrirán posteriormente una rápida dispersión e introducción en nuevos hábitats. Una población que coloniza un hábitat nuevo, donde apenas tiene competencia, puede crecer exponencialmente cerca de la velocidad máxima a la que lo puede hacer. Debido a que la especiación ocurre en pequeñas poblaciones y de forma rápida, será muy difícil encontrar pruebas fósiles de este proceso.
2. Una especie puede producir unas cuantas especies hijas durante su existencia. Un cruzamiento a gran escala de la especie troncal con las hijas es improbable debido a que el flujo genético es mucho más extenso con el interior de la zona geográfica donde no hay procesos de especiación. Esto explicaría la estabilidad de las especies durante una gran parte de su existencia.

Como consecuencia, si la especiación se produce en los límites geográficos de la especie troncal, es previsible que la mayoría de los fósiles se encuentren rodeando los límites geográficos de ésta última. Debido a que el tiempo de transición entre especies troncales e hijas es muy breve, la secuencia estratigráfica de fósiles intermedios debe ser también muy breve.

Parece que ciertos organismos, especialmente microorganismos, pueden tener mecanismos que induzcan su propia evolución. Taddei et al. (1996) describen en bacterias el sistema de reparación del ADN, el sistema SOS. Este sistema actúa bajo

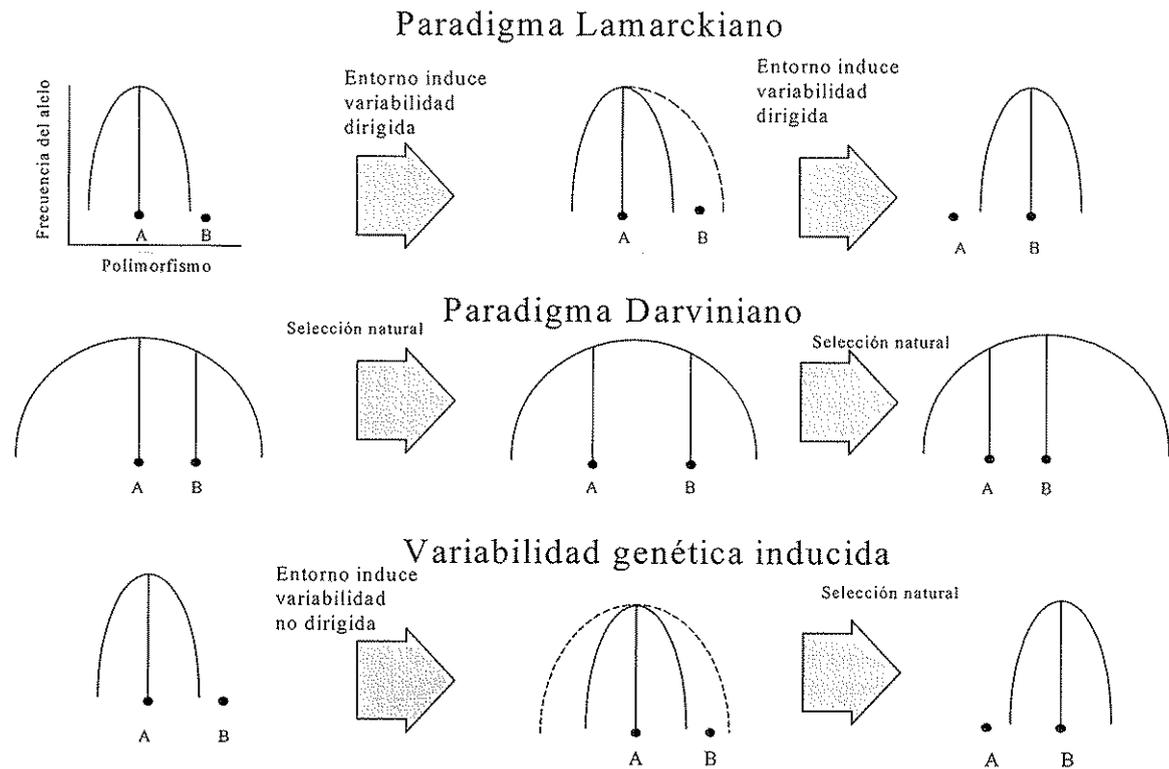


Fig. 1. Según el paradigma lamarckiano el ambiente induce la modificación del órgano en el sentido necesitado por el organismo. El paradigma darwiniano asume que la variabilidad intraespecífica es la que permite a la selección natural seleccionar la modificación adecuada, el alelo ya debe existir. La variabilidad genética inducida no requiere que el alelo esté presente, condiciones de estrés provocan un incremento de la variabilidad genética que será recogida por la selección natural.

condiciones desfavorables. Está formado por unos 20 genes, cuando se activa, al detectar hebras simples de ADN (debidas a carencias nutricionales, rayos UV, choques térmicos, etc.) se ocupa de reparar las hebras del genoma, pero también disminuye la fidelidad del enzima encargado de replicar el ADN, la polimerasa. Como consecuencia, aumenta la variabilidad genética provocando redistribuciones cromosómicas, activando transposones (genes que se desplazan de un genoma a otro) y se incrementa el número de recombinaciones. Durante el estrés se incrementa la variabilidad genética y la selección natural favorece a las bacterias mutantes hasta que se consigue una adaptación óptima.

Por lo tanto, en la evolución de las bacterias parecen estar implicados pequeños cambios en el material genético con aceleraciones bruscas cuando las condiciones son desfavorables. Es un sistema de autoinducción mutágena que acelera el polimorfismo, la especiación y la divergencia entre organismos. La comprobación de la existencia de un mecanismo análogo en otros organismos, sin duda, podría tener una gran importancia de cara a la comprensión de los mecanismos evolutivos.

Esta variabilidad genética inducida (Fig. 1) podría ser la unión entre el lamarckismo y el darwinismo, ya que postula la direccionalidad evolutiva, como el primero, y la selección natural como motor evolutivo, tal como indica el darwinismo.

BIBLIOGRAFÍA

- DARWIN, CH., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London, John Murray, Albemarle Street.
- DARWIN, CH., 1868. *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. 2 vols. Murray.
- DARWIN, CH., 1872. *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. Murray.
- DARWIN, CH., 1874. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (1871), 2nd ed. Murray.
- DARWIN, CH., 1875. *The Movements and Habits of Climbing Plants*. Murray.
- DARWIN, CH., 1876. *The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom*. Murray.
- DARWIN, CH., 1877. *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. Murray.
- DARWIN, CH., 1881. *The Formation of Vegetable Mould, through the Action of Worms, with Observations on Their Habits*. Murray
- DARWIN, E., 1794-6. *Zoonomia: or, the Laws of Organic Life*. 2 vols. Dublin, Byrne & Jones.
- DE BEER, G., 1959. *Some unpublished letters of Charles Darwin*. Notes and Records of the Royal Society of London, vol. 14.
- ELDRIDGE, N. & GOULD, S. J., 1972. Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism, in SCHOPF, T. M., ed., *Models in Paleobiology*. San Francisco, Freeman, Cooper, & Co., p. 82-115; 250 pp.
- GOULD, S. J., 1977a. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge.
- GOULD, S. J., 1977b. *Ever Since Darwin*. Norton, New York.
- LAMARCK, J-B., 1809. *Philosophie Zoologique*.
- MAYR, E 1988. *One Long Argument: Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought*. Harvard University Press.
- TADDEI, F., MATIC, I. & MIROSLAV, R., 1996. Novedades sobre el origen de las especies. *Mundo Científico. La Recherche*. 174:1018-1025.
- WALLACE, A. R., 1889. *Darwinism*. MacMillan. London.