

## **DARWIN Y EL NEXO ENTRE DIVERGENCIA Y COMPETENCIA**

### **UNA REVISIÓN CRÍTICA**

*DARWIN AND THE NEXUS BETWEEN DIVERGENCE AND COMPETITION*

*A critical review*

*DARWIN E O NEXO DIVERGÊNCIA-COMPETIÇÃO*

*Uma revisão crítica*

***Daniel Labrador Montero***

*(Universidad de Salamanca, España)*

*danilabra@usal.es*

Recibido: 19/09/2022

Aprobado: 14/07/2023

### **RESUMEN**

Este artículo tiene como objetivo ofrecer una revisión y reinterpretación al problema teórico en la teoría de Darwin en el que se pone en relación el principio de divergencia y la competencia entre los seres vivos. Respecto a este asunto ha habido dos interpretaciones fundamentales. La primera de ellas es la de aquellos que defienden que la divergencia se ve favorecida porque implica una reducción de la competencia a la que se enfrentan los seres vivos que se desplazan de nicho ecológico. Por otro lado, algunos abogan — aunque es una posición menos extendida— por una interpretación en la que la reducción de la competencia no es la ventaja, sino que lo es la especialización y, por tanto, el incremento en la competitividad, es decir, el tener mejores herramientas o capacidades para competir. En este artículo se defiende esta última tesis, fundamentalmente sostenida por William Tammone, pero desde otra perspectiva y sustentada en otros argumentos que se nutren de la propuesta de Trevor Pearce acerca de la noción de economía natural de Darwin.

Palabras clave: Darwin. especialización. nicho ecológico. economía de la naturaleza. lucha por la existencia.

### **ABSTRACT**

This article offers a review and reinterpretation of the theoretical problem in Darwin's theory in which the principle of divergence and competition between living beings are related. There have been two fundamental interpretations of this issue. The first is that of those who argue that divergence is favoured because it implies a reduction in the competition faced by living beings that move from one ecological niche to another. On the other hand, - although this is a less widespread position - some advocate an interpretation in which reduced competition is not the advantage, but rather specialisation and, therefore, the increase in competitiveness, which means having better tools or capabilities to compete. This last thesis is defended in this article, fundamentally supported by William Tammone, but from another perspective and supported by other arguments that feed on Trevor Pearce's proposal about Darwin's notion of natural economy.

Keywords: Darwin. specialization. ecological niche. economy of nature. struggle for existence.

## RESUMO

Este artigo pretende oferecer uma revisão e reinterpretación do problema teórico na teoria de Darwin, na qual o princípio da divergência e da competição entre seres vivos está relacionado. Houve duas interpretações fundamentais sobre esta questão. A primeira delas é a daqueles que argumentam que a divergência é favorecida porque implica uma redução da competição enfrentada pelos seres vivos que se deslocam de um nicho ecológico para outro. Por outro lado, embora esta seja uma posição menos difundida - alguns defendem uma interpretação em que a redução da competição não é a vantagem, mas sim a especialização e, portanto, o aumento da competitividade, ou seja, ter melhores ferramentas ou capacidades para competir. Este artigo defende esta última tese, fundamentalmente apoiada por William Tammone, mas de outra perspectiva e com o uso de argumentos que se baseiam na proposta de Trevor Pearce sobre a noção de economia natural de Darwin.

Palavras-chave: Darwin. especialização. nicho ecológico. economia da natureza. luta pela existencia.

### 1. Introducción

El principio de divergencia de Darwin ha sido fuente de discusión en las últimas décadas entre los especialistas en la teoría del naturalista inglés. Especialmente desde finales de los años 70, grandes estudiosos de la obra de Darwin, tales como Ernst Mayr (1992), Silvan Schweber (1980, 1985), David Kohn (1985, 2009) o Stephen J. Gould (2002), entre otros, han remarcado los principales problemas relacionados con dicho principio, así como el papel y armonía de este con el resto de la teoría darwinista. La discusión se situó, incluso, desde diferentes perspectivas, en torno al momento exacto e influencias en la génesis de este principio (cf. Sulloway, 1979; Brackman, 1980; Browne, 1980; Schweber, 1980; Ospovat, 1981; Beddall, 1988; Kohn, 1981, 1985; Gruber, 1984).

A pesar de los diferentes y variados trabajos que han tratado el tema del principio de divergencia, existen todavía desacuerdos acerca de diversos aspectos sobre la propuesta de Darwin a este respecto y su concordancia con otros elementos de su teoría. El objetivo de este artículo es intentar clarificar, en la medida de lo posible, los puntos esenciales causantes de las desavenencias respecto a uno de esos problemas teóricos: la correlación entre la divergencia y la competencia entre organismos en la obra de Darwin. La importancia de emprender tal tarea radica en que el principio de divergencia es imprescindible para entender la teoría de Darwin, sobre todo si se tiene en cuenta la importancia que su propio autor le confiere, como se argumentará en el siguiente apartado. Por otro lado, el concepto de competencia es un elemento teórico central del principio de selección natural. Por tanto, sin llegar a una conclusión acerca de cuál es la relación que Darwin estipula entre la divergencia y la competencia, resulta imposible entender los procesos de especiación y extinción, que son fenómenos nucleares de su teoría de la evolución.

La necesidad de una clarificación acerca del tema concreto de la relación entre la divergencia y la competencia proviene, por otra parte, de la necesidad de una revisión tanto de la postura predominante como de las propuestas discrepantes. La posición más extendida entre gran parte de los estudiosos del tema es que las variedades divergentes se ven beneficiadas, según Darwin, de una competencia reducida gracias a que pueden apoderarse de nuevos nichos. La tesis que se pretende defender en este artículo, en cambio, es que la divergencia no lleva aparejada una reducción de la competencia en un sentido estricto y complejo de dicha relación. Esta es la conclusión que intentó sostener William Tammone (1995), pero sus argumentos también necesitan una cierta revisión, del mismo modo que también es necesario un análisis más profundo de ciertos conceptos. Para llevar a cabo esta labor, se parte del reconocimiento de

las ambigüedades conceptuales y teóricas de Darwin y de la dificultad de desentrañar la gran red de fenómenos expuestos en su teoría. Por esta razón, es menester, primero, remarcar las raíces del desacuerdo y, desde ahí, ir avanzando hacia una aclaración de algunos elementos e implicaciones del principio de divergencia y sus conceptos relacionados.

## 2. El principio de divergencia como piedra angular

Antes de comenzar con el desarrollo de la argumentación y en aras de una mayor claridad, resulta oportuno introducir brevemente qué es el principio de divergencia y cuál es su papel dentro de la teoría darwiniana sin entrar en los aspectos causantes de la discordia. El principio de divergencia es introducido por Darwin en el cuarto capítulo de *El origen de las especies*, dedicado a la selección natural. Lo mismo sucede en su inacabado *Natural Selection* —en este caso en el Capítulo 6— (Darwin, 1975, p. 227). Tal decisión por parte del autor inglés puede suscitar la siguiente pregunta: ¿por qué un principio tal es expuesto junto o incluso asimilado por el de selección natural? La respuesta más plausible es que Darwin quería argumentar que la divergencia era una consecuencia derivada de la selección natural sobre los individuos. Y es que, aunque Darwin los categoriza como principios diferenciados (incluso a veces también une a estos dos el de extinción), realmente asume que se trata de una intrincada y “compleja interacción” entre diversos fenómenos en distintos planos (cf. Darwin, 1975, p. 238).

Al principio de divergencia le fue encomendada la labor de dar explicación de la gran diversidad de géneros, especies y variedades presentes en la naturaleza, lo cual implicaba también desvelar los mecanismos de especiación. En otras palabras, el principio de divergencia debía dar cuenta de los procesos que provocan la división de un linaje en varios taxones diferentes (cf. Gould, 2002, p. 225), es decir, resolver por qué el “árbol de la vida” se ramifica y ensancha su copa de manera continua, aun partiendo de un tronco común. La divergencia, por tanto, supone un proceso en el que los descendientes progresivamente se van separando y diferenciando de la línea ancestral, de tal forma que las distintas variedades de una misma especie, con el paso de numerosas generaciones, pueden acabar desembocando en especies bien diferenciadas.

La diversificación y la adaptación eran los ejes fundamentales de su teoría, pensaba Darwin, por lo que parecía buena idea darles explicación a través de dos principios que se estructuraran armónicamente. Esto adquirió aún más sentido dado que Darwin hacía años que había cambiado sus ideas acerca de la especiación. En un principio defendía la especiación alopátrica, o sea, provocada por el aislamiento geográfico. En cambio, una vez se convenció de que la especiación simpátrica era lo común, esto es, sin barreras geográficas, las presiones selectivas pasaban a ser el principal motor de la especiación, por lo que la divergencia entraba en escena con un rol central al tener que haber una relación indispensable entre la adaptación competitiva, la diversificación y la especiación. En realidad, el principio de divergencia, en su patente y estrecha relación con el principio de selección natural (o como consecuencia derivada de este), implica que la selección tenga aún más importancia, pues supone que esta última por sí sola fue capaz de generar las grandes divisiones y diferencias observables en el mundo vivo (cf. Bowler, 1989, p. 182).

Por estas razones, Darwin concibió el principio de divergencia como la otra piedra angular de su teoría. Así, en una carta a Joseph Hooker en junio de 1858 destaca que “the ‘principle of Divergence,’ which with ‘Natural Selection’ is the keystone of my Book & I have very great confidence it is sound” (Burkhardt y Smith, 1991, VII, p. 102). De la misma manera ya había escrito a su amigo Asa Gray el 5 de septiembre de 1857:

Otro principio, que podría denominarse principio de divergencia, desempeña, a mi juicio, un papel importante en el origen de las especies. El mismo lugar albergará más vida si está ocupado por formas muy

diversas: lo vemos en las numerosas formas genéricas que hay en una yarda cuadrada de césped (Burkhardt y Smith, 1991, VI, p. 448) (traducción propia)<sup>1</sup>.

También, tanto en *Natural Selection* como en el *Origen de las especies* califica al principio de divergencia como de “gran importancia” para su teoría (Darwin, 1859, p. 111; 1975, p. 227). Por tanto, parece manifiesto que, sea el que sea su papel real en la teoría, para Darwin tal principio era imprescindible y lo consideraba un descubrimiento y logro solo equiparable al de la selección natural. Como defiende Mayr (1985, pp. 759-760): “siempre se refería a él con gran emoción, como si hubiera supuesto un cambio radical en su forma de pensar anterior” (traducción propia)<sup>2</sup>. Muchos otros expertos han confirmado la importancia del principio y del concepto de división del trabajo para Darwin (Browne, 1980; Schweber, 1980; Kohn, 1985, 2009; Bowler, 1989; Young, 1990; Tammone, 1995; Gould, 2002; Pearce, 2010; Richards, 2012; D’Hombres, 2013, 2015). Otros, como Kottler (1985, pp. 380-4), han argumentado que el principio de divergencia darwiniano era más complejo, completo y relevante para su teoría que en la propuesta de Alfred R. Wallace. Así las cosas, en el *Origen*, Darwin (1859, p. 111) comienza el apartado dedicado a la divergencia indicando: “El principio, que he designado con este término, es de gran importancia en mi teoría, y explica, según creo, varios hechos importantes” (traducción propia)<sup>3</sup>. Y esto se debe a que Darwin necesitaba el principio de divergencia para todo aquello que no podía explicar la selección natural, como sus hipótesis sobre la plenitud ecológica o sus modelos filogenéticos ramificados. Por tanto, sin entender bien el principio de divergencia y lo que implica, no se puede comprender correctamente la teoría de Darwin, y, por este motivo, es pertinente intentar dilucidar algunas cuestiones relacionadas con lo que se abordará en este artículo.

### 3. Algunos factores causantes de la controversia

En los párrafos precedentes se señalaba que el principio de divergencia ha sido fuente de desavenencias entre los estudios de Darwin desde enfoques históricos y filosóficos. Esto se debe fundamentalmente a dos causas: i) la intrincada red de implicaciones que hay entre los diferentes fenómenos expuestos en la teoría darwiniana y ii) las ambigüedades conceptuales y los problemas argumentativos propios y desencadenados por el principio de divergencia. Así, las diferentes discusiones, interpretaciones y críticas han girado en torno a temas como la relación existente entre la selección y la especiación, los beneficios de la divergencia o la tensión entre el plano explicativo individualista y la recurrencia de Darwin al nivel variedad-especie al tratar la divergencia (cf. Schweber, 1980; Gould, 2002). Todos estos problemas tienen que ver con la disensión, fruto de la complejidad y, en ocasiones, cierta oscuridad del propio Darwin acerca de la relación entre la divergencia —y, con ello, la especialización— y la competencia.

Esta sección está destinada al señalamiento de algunos problemas argumentativos con los que se encontró Darwin al tratar el principio de divergencia y a los que se han enfrentado sus estudiosos. A continuación, se mostrará una lista de algunas sombras en la argumentación de Darwin que podrían ser el origen de las diferentes posturas acerca de la relación entre la divergencia y la competencia.

#### 3.1. La divergencia como característica seleccionable

El primer problema argumentativo se encuentra en la propia tesis central del principio de divergencia. Según el naturalista británico, las variedades más divergentes tienen ventaja sobre las formas intermedias y las de sus antecesores. Para explicar esto, Darwin acudió al siguiente principio: “Podemos suponer que los descendientes modificados de cualquier especie tendrán tanto más éxito cuanto más diversificada sea su estructura, y estén así capacitados para invadir lugares ocupados por otros seres” (Darwin, 1872, p.

<sup>1</sup> Texto original: “One other principle, which may be called the principle of divergence plays, I believe, an important part in the origin of species. The same spot will support more life if occupied by very diverse forms: we see this in the many generic forms in a square yard of turf”.

<sup>2</sup> Texto original: “he referred to it always with great excitement, as if it had been a major departure from his previous thinking”.

<sup>3</sup> Texto original: “The principle, which I have designated by this term, is of high importance on my theory, and explains, as I believe, several important facts”.

90) (traducción propia)<sup>4</sup>. En otras palabras, los seres más divergentes tienen ventaja y perviven porque tienen la capacidad de ocupar más y diferentes lugares en la economía de la naturaleza (nichos ecológicos, en terminología actual).

Ahora bien, ¿por qué las “variantes más divergentes” han de tener mayor ventaja a la hora de apoderarse de nuevos nichos? ¿Cómo explicar entonces la extinción de las variedades intermedias y antecesoras? Darwin intenta acudir a la acumulación hereditaria como argumento, pues, según asevera, las “formas más diferenciadas”, por utilizar los términos de Darwin, conservarían aquellas características que dieron ventaja a sus predecesores. Sin embargo, esto no parece llevar aparejado como resultado que dicha variedad se especialice a nivel ecológico, sino, más bien, lo contrario, implicaría que dicha variedad fuera más generalista, es decir, tendría una mayor amplitud de nicho, por utilizar lenguaje contemporáneo. La cuestión es que no hay motivos para creer que una mayor divergencia otorgue una mayor capacidad de adaptarse a las diferentes situaciones. Es más, como explica Robert J. Richards (2012, p. 262), en la lucha por la existencia las características extremas suelen ser, por lo general, perjudiciales y no beneficiosas. Además, resulta del todo incoherente hablar de características extremas teniendo solo en cuenta a las variedades emparentadas y no a los entornos habitados y por ocupar. Que una característica sea extrema o radical no la convierte en seleccionable, a no ser que represente una verdadera ventaja en la lucha por la existencia; y no hay forma de demostrar que una mayor divergencia conlleve una mayor competitividad.

De acuerdo con Richards, Darwin se excede en el traslado de determinadas cuestiones desde los procesos de la selección artificial a los de selección natural. Las analogías y las metáforas son herramientas imprescindibles en la actividad y teorización científica, pero si no se usan con cuidado pueden conllevar extralimitaciones. Richards puede tener razón, al menos en cierta medida, ya que, en ocasiones, el naturalista de Down House traslada la estructura argumentativa de cómo el criador escoge las variedades más extremas a los casos naturales. Esto es algo que se puede apreciar en el *Origen* (1859, pp. 212-13), donde Darwin argumenta que en la naturaleza se puede “aplicar” un “principio análogo” al del criador que selecciona las variantes más diversificadas. Richards lo explica de la siguiente manera:

Así, el criador selecciona los rasgos más extremos y acaba obteniendo un individuo morfológicamente muy extremo. Darwin creía que la naturaleza actuaba de forma análoga: elige rasgos extremos en cada iteración y finalmente produce una especie bastante distinta. La ventaja obtenida sería un dominio más seguro de los recursos y un mayor número [...]. Lo que parece haber escapado a su atención reflexiva, sin embargo, fue la notable diferencia entre la naturaleza y el criador: el colombófilo puede detectar rasgos extremos y seleccionar cuidadosamente de su bandada solo aquellas aves que muestran tales rasgos y aparear a los individuos entre sí. La naturaleza, al parecer, no puede realizar una hazaña similar (Richards, 2012, pp. 262-263) (traducción propia)<sup>5</sup>.

En definitiva, no hay forma de que la selección natural escoja lo más extremo o divergente, pues esto requeriría de una providencia, pero tampoco hay modo de justificar que los más divergentes obtengan algún tipo de ventaja en la ocupación de nuevos nichos, lo que supone un escollo difícil de superar a nivel argumentativo.

### 3.2. Maximización de la cantidad de vida

Aunque Darwin nunca utilizó el término ‘maximización’, algunos autores (Schweber, 1980, p. 240; D’Hombres, 2015) consideran que en la formulación del principio de divergencia darwiniano hay implícita una tesis de corte económico que se deriva de la idea de que la diversificación en un territorio

<sup>4</sup> Texto original: “We may assume that the modified descendants of any one species will succeed so much the better as they become more diversified in structure, and are thus enabled to encroach places occupied by other beings”.

<sup>5</sup> Texto original: “The breeder thus selects the most extreme traits and ultimately winds up with a morphologically very extreme individual. Darwin believed nature acted analogously: she chooses extreme traits at every iteration and finally produces a quite distinct species. The advantage realized would be a more secure hold on resources and greater numbers [...]. What seems to have escaped his reflective notice, however, was the salient difference between nature and the breeder: the pigeon fancier can detect extreme traits and carefully select out of his flock just those birds that display such traits and mate the individuals together. Nature, it would seem, cannot accomplish a comparable feat”.

lleva aparejada el aumento constante del rendimiento en cuanto a lo que en la actualidad se denomina “capacidad de carga”, es decir, la divergencia de caracteres permite que un mayor número de habitantes puedan convivir en un determinado lugar. Como muestran los trabajos de Limoges (1994), Schweber (1980) y D’Hombres, (2013, 2015), el principio de divergencia se nutre del concepto de división fisiológica del trabajo de Milne-Edwards y, al menos indirectamente a través del zoólogo francés, del concepto de división del trabajo de los economistas políticos. Darwin, de hecho, cita el concepto metafórico de la teoría fisiológica de Milne-Edwards (Darwin, 1859, p. 115-6) y alude a que sucede algo semejante en la economía de la naturaleza. Sin embargo, la divergencia o la división ecológica del trabajo darwiniana, como la han denominado algunos autores (Schweber, 1980; D’Hombres, 2015), en lugar de asemejarse a la división técnica del trabajo dentro de una fábrica como en la propuesta de Milne-Edwards, se asemeja más a las consecuencias de la división social del trabajo. Muchos economistas políticos afirmaban, de la mano de Adam Smith<sup>6</sup>, que la división social del trabajo lleva aparejada un aumento de la población. De manera similar, Darwin consideraba que un territorio tiene una mayor capacidad de asimilar una mayor cantidad de vida cuanto más divergentes sean las estructuras y los hábitos de los seres que lo habitan, pues esto les permite ocupar más y diferentes lugares en la economía de la naturaleza. El propio naturalista de Down House confirma dicha relación con la división social del trabajo en un manuscrito de 1856 (DAR205.5 171): “La ventaja de que cada grupo sea lo más diferente posible puede compararse con el hecho de que mediante la división del trabajo se puede sustentar [*supported*] a la mayoría de las personas en cada país” (Darwin, 1856) (traducción propia)<sup>7</sup>.

Hay desacuerdo respecto a si la maximización de la cantidad de vida es motor o consecuencia de la divergencia. Sin embargo, lo que es evidente es que Darwin consideraba como algo bueno dicha maximización, y esto tiene un estrecho vínculo, a su vez, con el postulado principio de superfecundidad al que Darwin tuvo que acudir al desvincular el origen de las variaciones de la utilidad adaptativa (cf. Gruber, 1984, p. 218; Labrador Montero, 2019, pp. 414-417). Schweber (1980)<sup>8</sup> y Gould (2002, p. 229) consideran esta recurrencia a la maximización como la introducción de un “objetivo natural”, un principio metafísico que implica asumir las bondades de una mayor biomasa:

El argumento de Darwin sobre la divergencia comienza con una premisa incuestionable que hoy nos resulta curiosa (...), pero que resuena con un tema central del siglo de Darwin: el “bien” claro e inherente de maximizar la cantidad de vida en cualquier región dada, y la consiguiente necesidad de una causa que asegure este objetivo natural. La maximización, argumenta Darwin, surge de la diversificación: cuantos más taxones haya en una zona determinada (y más diferentes), mayor será la cantidad total de vida (Gould, 2002, p. 229) (traducción propia)<sup>9</sup>.

El propio Darwin llevaba reflexionando sobre ese tema desde los albores de su teorización. Así en su *Notebook C* ya señalaba: “The end of formation of species & genera is probably to add to quantum of life possible with certain preexisting laws” (Darwin, 1838, p. 146) Sea como sea, puede ser controvertido y motivo de interpretaciones teleológicas la inclusión de un principio metafísico tal en la naturaleza, ya que Darwin no tenía una razón científica para considerar como provechoso que un territorio tenga una mayor cantidad de vida.

---

<sup>6</sup> En el Capítulo 16 de la *Riqueza de las naciones*, Smith vincula de manera férrea el desarrollo de los países con la división del trabajo. Al mismo tiempo, considera que el aumento de la población es un signo distintivo de prosperidad: “The most decisive mark of the prosperity of any country is the increase of the number of its inhabitants” (Smith, 1904, p. 72). Y es que la división del trabajo y el aumento de la población en una teoría como la de Smith son correlativos. La división del trabajo está limitada por la extensión del mercado, y esta está limitada por el tamaño y concentración de la población (cf. Smith, 1904, pp. 19-23). Por el lado contrario, solo a través de la acumulación de capital y de la división del trabajo y el florecimiento de una diversidad de empleos es posible que aumente la densidad poblacional.

<sup>7</sup> Texto original: “The advantage of each group becoming as different as possible, may be compared to the fact that by division of labour most people can be supported in each country”.

<sup>8</sup> En este artículo, Schweber esboza toda una argumentación que vincula el principio de divergencia de Darwin con el principio de maximización benthamiano y el concepto de optimización económica.

<sup>9</sup> Texto original: Darwin’s argument about divergence begins with an unquestioned premise that strikes us as curious today (...), but resonates with a central theme of Darwin’s century—the clear and inherent “good” of maximizing the amount of life in any given region, and the consequent necessity for a cause to insure this natural goal. Maximization, Darwin argues, arises by diversification: the more taxa in a given area (and the more different), the greater the total quantity of life.

### 3.3. El swamping argument

En 1867, Fleeming Jenkin explicitó anónimamente en la revista *North British Review* un problema argumentativo, del que Darwin ya era de alguna manera consciente, conocido como el *swamping argument*, y que el naturalista inglés llegó a considerar como la réplica más importante que se había hecho a su teoría (cf. Morris, 2009). Como se señalaba *supra*, el papel esencial del principio de divergencia en la teoría de Darwin se debe, fundamentalmente, a sus intentos de explicar la especiación a través de mecanismos simpátricos. Pero esto implicaba un problema: cómo justificar que no se perdieran por el camino aquellas variaciones individuales valiosas para un entorno indicado en el cruce con otros individuos que no poseen tal variación<sup>10</sup>. Todo esto teniendo en cuenta que la mayor divergencia se produce en poblaciones amplias (los géneros grandes, sostuvo Darwin, son los que dan lugar a más variedades fructíferas que terminarán convirtiéndose en especies diferenciadas) y que son las barreras ecológicas —y no las geográficas— y las presiones selectivas las que producen comúnmente dicho fenómeno. Bowler (1983, p. 182) lo explica de la siguiente manera:

El problema de la especiación simpátrica surge cuando consideramos que en el darwinismo tradicional todos los cambios deben ser lentos y graduales. Resulta difícil imaginar cómo la selección natural puede impedir el entrecruzamiento entre dos partes de la población, si existe una zona intermedia en la que no actúan las presiones de selección, habitada por individuos que aún pueden aparearse con los de uno y otro extremo (traducción propia)<sup>11</sup>.

A esta objeción Darwin no pudo dar una respuesta satisfactoria o convincente, pues resultaba complicado argumentar cómo una variación beneficiosa, si estas se dan únicamente en los individuos, puede mantenerse y extenderse sin perderse en el cruce con otras variaciones. En la sexta edición de *El Origen*, Darwin intenta dar una solución provisional afirmando que, por un lado, muchas variaciones no son meramente diferencias individuales y, si bien no tienen por qué ser transmitidas directamente a la descendencia, sí que ha de heredarse la tendencia a variar en el mismo sentido. Por otro lado, intenta apoyarse en la selección sexual y asevera que los individuos semejantemente modificados se agrupan y crían juntos (cf. Darwin, 1872, pp. 71-2).

### 3.4. Confusiones con la noción de variedad

Una de las ambigüedades conceptuales que puede causar problemas en la interpretación del principio de divergencia es el uso, aparentemente indiferenciado, de dos conceptos distintos de *variedad*. Como expone Mayr (1992, p. 343), Darwin usa ‘variedad’, en primer lugar, como subespecie o población geográficamente delimitada y, en segundo término, como variantes intrapoblacionales, es decir, como aquellos individuos que se diferencian de la mayoría de la población en algún tipo de carácter. Tanto Schweber (1980) como Gould (2002) han dado cuenta de cómo en lo referente al principio de divergencia Darwin deambula entre el plano individual y el plano tipológico de variedad-especie. Esta tensión entre ambos niveles es causante de numerosas dificultades a la hora de interpretar las páginas dedicadas al principio de divergencia.

## 4. Divergencia y competencia

Estas dificultades anteriormente señaladas pueden haber influido o implicado problemas interpretativos para comprender algunos aspectos fundamentales sobre cómo se relacionan la divergencia y la especialización con la competencia en la obra de Darwin y, posiblemente, se encuentren en la raíz de que haya dos posturas fundamentales a este respecto: i) la divergencia se favorece por una disminución de la competencia para aquellos seres que se apoderan de nuevos nichos; ii) el beneficio de la divergencia

<sup>10</sup> Se debe tener en consideración que no conocía la genética mendeliana, por lo que se antojaba todavía más difícil hacer frente a esta crítica.

<sup>11</sup> Texto original: “The problem with sympatric speciation arises when we consider that in traditional Darwinism all changes must be slow and gradual. It is difficult to imagine how natural selection can prevent interbreeding between two halves of the population, if there is an intermediate area where selection pressures do not operate, inhabited by individuals who still can mate with those and either extreme”.

es que la especialización otorga una mayor capacidad competitiva. Por tanto, no habría una reducción de la competencia sino una especialización y sofisticación de esta.

La disensión comienza con la publicación por parte de Tammone (1995) de un artículo titulado *Competition, the Division of Labor, and Darwin's Principle of Divergence*, donde expone una crítica a autores como, Donald Worster, Frank Sulloway, Peter Bowler o Ernst Mayr. La crítica consiste en atacar “la creencia generalizada” entre los estudiosos de Darwin de que el proceso de divergencia conlleva una continuada reducción de la competencia<sup>12</sup> entre especies relacionadas simpátricamente (Tammone, 1995, p. 109). La clave de la argumentación de estos autores, explica Tammone, es que consideran erróneamente que los seres aventajados por su divergencia acceden a “nichos desocupados”.

Así las cosas, se pueden encontrar tanto semejanzas como diferencias en las propuestas de los autores que defienden una competencia reducida como ventaja de la divergencia. Si se toma a Bowler y Mayr como ejemplos paradigmáticos, se puede observar tal circunstancia. Bowler (1983, p. 183) expone:

Si dos especies fueran muy parecidas tendrían tendencia a competir entre sí lo que sería perjudicial para las perspectivas de futuro de ambas. Sería ventajoso que pudieran divergir, especializándose cada una en un modo de vida diferente y disminuyendo así las posibilidades de competencia. Además, la misma zona de territorio sustentaría un componente mucho mayor de seres vivos si estos se dividieran en una amplia gama de formas, cada una capaz de explotar los recursos de la zona de forma diferente. Dado que la selección natural actúa en beneficio de cada forma, tenderá a aumentar el nivel de diversidad, especializando constantemente a cada una para su propio estilo de vida, incluso cuando el entorno permaneciera estable. He aquí, por fin, un principio de diversidad que convertiría la selección natural en una fuerza activa con las propiedades deseadas por Darwin (traducción propia)<sup>13</sup>.

Por su parte, Mayr (1995, p. 344), en una acudida cita cuando se trata este tema, argumenta que:

El punto básico del principio de divergencia es la simplicidad misma: cuanto más difieran entre sí los cohabitantes de una zona en sus requisitos ecológicos, menos competirán entre sí; por tanto, la selección natural tenderá a favorecer cualquier variación hacia una mayor divergencia. La razón de la importancia de este principio para Darwin es que parecía arrojar algo de luz sobre el mayor de sus enigmas: la naturaleza y el origen de la variación y de la especiación (traducción propia)<sup>14</sup>.

El telón de fondo de ambas citas es el supuesto de que la postura darwiniana acerca de la maximización de la cantidad de vida implica considerarla como un beneficio y objetivo natural, como se explicaba *supra*. Ambos también están de acuerdo en que, para Darwin, existe una ligazón entre la competencia y la divergencia, de tal modo que la divergencia supone el beneficio de gozar de una competencia reducida. Sin embargo, Bowler parece insinuar que el logro de una competencia reducida es la causa que impulsa a la ocupación de nuevos nichos, y lo hace desde un vocabulario que se podría calificar de teleológico. Incluso parece sugerir que la razón por la que los seres divergen es para evitar la severa competencia con sus semejantes. Por el otro lado, Mayr, mucho más cauto, sitúa a esa disminución de la competencia como consecuencia de dicho traslado. Además de esto, es patente que ambos conciben la especialización como el resultado unívoco, lo cual, a su vez, permite que un área pueda soportar más vida.

Además de los ya citados, en textos de Sulloway, Worster y Schweber (1980; 1985) encontramos el argumento de la reducción de la competencia, cada uno con sus diferentes matices. Sulloway (1982, pp.

---

<sup>12</sup> La idea proviene de lejos, pues el mismo Alfred R. Wallace (1890, pp. 105-110) afirma que la ocupación de puestos vacantes en la naturaleza implica el acceso a lugares donde la competencia es menos severa.

<sup>13</sup> Texto original: “If two species were very similar, there would be a tendency for them to compete with each other, which would be detrimental to the future prospects of both. It would be to their advantage if they could diverge, each specializing for a different way of life and thus lessening the chances of competition. The same area of territory, furthermore, would support a far larger component of living things if they were divided into a wide range of forms, each capable of exploiting the area’s resources in different way. Because natural selection works for the advantage of each form, it thus will tend to increase the level of diversity, constantly specializing each for its own life-style even when the environment remained stable. Here at last was a principle of diversity that would turn natural selection into an active force with properties Darwin desired”.

<sup>14</sup> Texto original: “The basic point of the principle of divergence is simplicity itself: the more the coinhabitants of an area differ from each other in their ecological requirements, the less they will compete with each other; therefore natural selection will tend to favor any variation toward greater divergence. The reason for the principle's importance to Darwin is that it seemed to shed some light on the greatest of his puzzles -- the nature and origin of variation and of speciation”.



35-6) asocia de manera íntima la disminución de la competencia con la supervivencia, y llega a la conclusión de que Darwin no utilizó el ejemplo de los pinzones como argumento y justificación de la divergencia, precisamente, porque no tenía información acerca de cómo las diferentes formas de los picos ayudaban en la disminución de la lucha por la existencia. Esto se debe a que, según él, no se apreciaba una diferencia de hábitos entre las distintas especies que provocara dicha reducción. Worster (1977, p. 162), por su parte, intenta desbancar a la competencia como única ley que gobierna en las relaciones naturales. Así, defiende que “la variación, la individualidad y la desviación” son mecanismos poderosos que permiten a los seres vivos alejarse de la confrontación. Por último, Schweber (1980, p. 212) sostiene que la reducción de la competencia es una ventaja adaptativa y que lo que hace Darwin es “biologizar” la doctrina de la ventaja competitiva de la división del trabajo de Adam Smith. De este modo, argumenta que, para Darwin, la divergencia de carácter es fruto de la especialización provocada por el provecho que se obtiene al gozar de una competencia reducida. Esto sería semejante a cuando Smith argumenta que la diferencias entre las personas que ocupan puestos muy diferentes en la sociedad son el efecto y no la causa de la división del trabajo, pues los humanos son, en naturaleza y capacidad, fundamentalmente iguales (Schweber, 1980, p. 265).

Desde el lado opuesto, autores como Dov Ospovat (1981) y Tammone (1995) argumentan que la maximización no es alcanzada gracias a esa reducción de la competencia, sino al aumento de la competitividad entre seres más especializados. Por otra parte, Richards (2012) tiene una postura más comedida al argumentar que, para Darwin, la competencia reducida es una consecuencia derivada de la especialización, pero nunca la causa ni el motivo por el que es favorecida la divergencia por la selección natural. D’Hombres (2015), finalmente, atribuye al uso por parte de Darwin de dos conceptos diferentes de división del trabajo el hecho de que haya esas dos interpretaciones.

Ahora bien, es importante señalar que todos están de acuerdo en que, para Darwin, la divergencia es un rasgo que se favorece en pro de la maximización. Sin embargo, difieren en cuanto al motivo por el que se favorece. Unos consideran que la reducción de la competencia es el beneficio, mientras que para otros la ventaja está en el aumento de la competitividad de las nuevas variedades fruto de la especialización, lo cual no conlleva una reducción de la competencia. Es más, desde esta postura, la reducción de la competencia no sería ventajosa, pues supondría el freno para la selección natural y la divergencia. La disensión radica, por tanto, en que desde una óptica se pone el acento solamente en el traslado de los seres más divergentes a un nuevo nicho o lugar en la economía de la naturaleza, mientras que, desde el otro lado, el foco se pone sobre la especialización como ventaja competitiva, es decir, no como un medio para *evitar la* competencia, sino como un medio para *vencer a* la competencia (Tammone, 1995, p. 110).

Al igual que ya hizo Tammone, en este artículo se intenta atacar la idea de que la divergencia tiene asociada una reducción de la competencia, ya sea como causa o consecuencia. Sin embargo, es necesario ir más allá de las críticas expuestas por dicho autor. Por ejemplo, Tammone (1995, p. 114-5) trata erróneamente como una razón en favor de su enfoque el hecho de que Thomas Huxley y Francis Darwin, como las personas más cercanas al naturalista británico, no fueron conscientes de tal “perturbación apaciguadora” de la divergencia en la lucha por la existencia. Esto, sin embargo, no aporta ningún tipo de prueba acerca del contenido de la teoría darwiniana. Por otro lado, Tammone tampoco ofrece buenas razones cuando entabla uno de los puntos centrales de su crítica. Según él, el error fundamental de autores como Mayr o Bowler es que consideran que las variedades divergentes se trasladan a nichos desocupados. Coincidiendo en que tal cosa es un desacierto, es necesario recalcar en mayor medida tanto la oscuridad de Darwin acerca de dicho tema como la complejidad del asunto. Además de esto, utiliza la premisa de que las variedades divergentes ocupan puestos ya ocupados por otros seres para argumentar que no hay una reducción de la competencia debido a que sigue habiendo competencia interespecífica. Sin embargo, aquí se olvida de que Darwin<sup>15</sup> consideraba mucho más severa la lucha por la existencia intraespecífica que entre diferentes especies, por lo que, en la lógica darwiniana, la competencia intraespecífica a la que estaban sometidas las variedades “migrantes” en el antiguo nicho sería mucho más exigente que la interespecífica a la que tienen que enfrentarse en el nuevo puesto ocupado. Luego

<sup>15</sup> En el capítulo 3 de *El Origen* hay un subapartado dedicado a este tema bajo el título *Struggle for life most severe between individuals and varieties of the same species: often severe between species of the same genus*.

este no puede ser el motivo del rechazo del tratamiento que hacen los autores que intenta criticar. Además, Tammone no hace un análisis lo suficientemente profundo de un concepto absolutamente necesario para la comprensión de la divergencia en Darwin: la noción de “lugar en la economía de la naturaleza”. A este respecto, Pearce (2010) aporta pruebas relevantes que apoyan la hipótesis defendida en este artículo.

Ante esto, es necesario explicitar algunos argumentos complementarios a los de Tammone acerca cuáles son las debilidades a nivel conceptual y argumentativo de la perspectiva de la disminución de la competencia. Estas provienen de dos elementos fundamentales: i) la oscuridad acerca de lo que es esa reducción de la competencia que va de la mano de la divergencia y ii) el concepto de lugar en la economía de la naturaleza. Se pasará, por tanto, a analizar estas dos cuestiones fundamentales en los siguientes apartados.

## 5. Problemas interpretativos relacionados con la idea de reducción de la competencia

Entre las diferentes interpretaciones y actitudes de los autores que defienden la reducción de la competencia existen una serie de aspectos que no quedan del todo claros respecto a la naturaleza de dicho aminoramiento de la lucha por la existencia. En primer lugar, no especifican a qué momento aluden ni durante cuánto tiempo se da dicho “desahogo” competitivo. En segundo lugar, si bien especifican que, según su interpretación de Darwin, dicha reducción de la competencia se produce por la ocupación de nuevos nichos, no explicitan cómo es posible que Darwin pudiera mantener, junto a tal sentencia, que la extinción de sus parientes menos diversificados es un producto fundamental de la divergencia. Por último, y en relación con lo anterior, no explican cómo se produce el traslado a nuevos nichos de las variedades divergentes.

Respecto a la primera de estas cuestiones, resulta esencial entender a qué hacen alusión con la expresión “reducción de la competencia” o “competencia reducida”. La interpretación más plausible de la tesis que dichos autores exponen es que se produce una minimización de la lucha por la existencia de las variedades divergentes con respecto a las variedades con las que están emparentadas una vez se trasladan a un nicho nuevo. Sin embargo, difícilmente se puede afirmar que dicha reducción de la competencia sea prolongada, pues, teniendo como base la doctrina malthusiana y el principio de superfecundidad defendidos por Darwin, en un lapso de pocas generaciones el número de individuos de la variedad divergente habría ascendido tanto que la escasez de recursos llevaría de nuevo a una severa competencia intraespecífica en ese lugar concreto dentro de la economía de la naturaleza. Además, dicha pugna sería entre seres más especializados o mejor adaptados. Por lo tanto, dicha tesis solo tendría sentido para un período indicado de tiempo, medido en generaciones.

Ahora bien, ni siquiera estableciendo estos límites temporales la tesis puede sustentarse. Esto se debe a que, como se señalaba precedentemente, Darwin vinculaba de manera extraordinaria la extinción con este principio de divergencia. Lo hacía bajo la siguiente lógica:

La selección natural actúa únicamente mediante la conservación de variaciones en cierto modo ventajosas, que por consiguiente perduran. Debido a la elevada tasa geométrica de crecimiento de todos los seres orgánicos, cada zona está ya totalmente poblada de habitantes, y de ello se deduce que, a medida que las formas favorecidas aumentan en número, por lo general, las menos favorecidas disminuyen y se vuelven raras. La rareza, como nos dice la geología, es la precursora de la extinción. [...] Pero podemos ir más lejos, porque a medida que se producen nuevas formas, a menos que admitamos que las formas específicas puedan seguir aumentando indefinidamente en número, muchas formas antiguas deben extinguirse (Darwin, 1872, p. 85) (traducción propia)<sup>16</sup>.

<sup>16</sup> Texto original: “Natural selection acts solely through the preservation of variations in some way advantageous, which consequently endure. Owing to the high geometrical rate of increase of all organic beings, each area is already fully stocked with inhabitants, and it follows from this, that as the favoured forms increase in number, so, generally, will the less favoured decrease and become rare. Rarity, as geology tells us, is the precursor to extinction. [...] But we may go further than this; for as new forms are produced, unless we admit that specific forms can go on indefinitely increasing in number, many old forms must become extinct”.

Por tanto, son las formas aventajadas, que para Darwin generalmente son aquellas que se separan más de la línea parental y pueden ocupar más y mejor nuevos nichos, las que causan en la lucha por la existencia la extinción de las “formas antiguas e intermedias”. Asalta, entonces, la siguiente duda: ¿si las variantes extremas se ven favorecidas en aquellos nichos a los que finalmente se trasladan, por qué prevalecen también en los nichos antiguos hasta el punto de provocar la extinción de sus antecesores y otras variantes intermedias? La respuesta de Darwin a esta cuestión es la siguiente: mientras las variedades divergentes se adaptan al nuevo nicho, mantienen todas las adaptaciones de sus antecesores, de tal forma que estos descendientes conservan las características competitivas de sus progenitores a la vez que añaden algún tipo de capacidad extra que les será ventajosa en otros nichos, en los cuales finalmente se desarrollarán y especializarán de generación en generación dando lugar a una paulatina diferenciación respecto de la línea parental (cf. Darwin, 1872, p. 91). Esto parece conllevar que, mientras se producen los traslados de nicho, sigue compitiendo con sus parientes menos divergentes llegando a provocar su extinción.

Esta argumentación de Darwin indica que el traslado a nuevos lugares en la economía de la naturaleza no es algo inmediato, sino que tiene un carácter procesual. Se trata de un proceso lo suficientemente largo como para que las viejas formas se extingan. Antes de extenderse a nuevas áreas y nichos, una variedad debe haber salido victoriosa en la pugna con sus competidores más cercanos. Así lo expresa Darwin: “lo que es más importante, que las nuevas formas producidas en grandes superficies, que ya han vencido a muchos competidores, serán las que se difundirán más ampliamente y darán lugar al mayor número de nuevas variedades” (Darwin, 1872, p. 83) (traducción propia)<sup>17</sup>. O también lo hace patente en la explicación de su famoso diagrama ramificado: “pero durante el proceso de modificación, representado en el diagrama, otro de nuestros principios, el de la extinción, habrá desempeñado un papel importante” (Darwin, 1872, p. 93) (traducción propia)<sup>18</sup>. Por tanto, las nuevas formas que sobreviven a la inmensa urdimbre de relaciones competitivas en un territorio amplio y abierto son las que posteriormente se extenderán y darán lugar a las nuevas variedades que pasarán por el mismo proceso. Ahora bien, lo importante es que Darwin explica que los que consiguen vencer en la lucha por la existencia son los que se extienden, en lugar de indicar que salen victoriosos evadiendo la competencia, precisamente, gracias a dicho éxodo.

El gradualismo propio de la evolución lo es en el desarrollo adaptativo de las diferentes variedades y, por tanto, también es gradual el traslado y ajuste a los diferentes nichos (cf. Darwin, 1872, p. 98). En suma, la propia adaptación es gradual y, por lo tanto, también la ocupación de nuevos nichos. Además, los individuos varían en grados diferentes, por lo que a unos organismos les será más fácil intentar ocupar nuevos nichos y a otros, aunque ventajoso, no tanto, de tal forma que se acomoden mejor a pervivir en la “frontera” entre nichos. Por ejemplo, si una variedad de una especie de ave obtiene una modificación de su pico que le permite alimentarse de un recurso al que antes no tenía acceso, los individuos con dicha capacidad tenderán a aprovecharse de este alimento en mayor o menor magnitud dependiendo de en qué medida hayan obtenido la ventaja. Es decir, algunos de los pájaros que han obtenido de forma leve la modificación del pico, probablemente tengan que seguir recurriendo a alimentarse del mismo recurso que sus parientes no modificados en ese sentido, aunque ocasional o frecuentemente puedan acudir al nuevo recurso que les brinda la alteración que han sufrido. En otras palabras, no existen fronteras tajantes en cuanto a la ocupación de nichos, pues los organismos y, por tanto, las variedades, en su gama de grados de variación, pueden ocupar más de un nicho y con distinta actividad en cada uno de ellos (cf. Darwin, 1872, p. 81).

En la siguiente cita, el naturalista británico expone cómo todo este proceso sistémico se da de forma lenta y gradual, tanto el surgimiento de variedades diferenciadas (y, por tanto, también las adaptaciones), como la creación y la ocupación de nichos. Dicho de otra manera, las diferentes variedades van

<sup>17</sup> Texto original: “what is more important, that the new forms produced on large areas, which already have been victorious over many competitors, will be those that will spread most widely, and will give rise to the greatest number of new varieties and species”.

<sup>18</sup> Texto original: But during the process of modification, represented in the diagram, another of our principles, namely that of extinction, will have played an important part.

apoderándose de los lugares en la economía natural en la medida en que se van consolidando lentamente como variedades:

Admito plenamente que la selección natural suele actuar con extrema lentitud. Solo puede actuar cuando hay lugares en la política natural de un distrito que pueden ser mejor ocupados por la modificación de algunos de sus habitantes existentes. La aparición de tales lugares dependerá a menudo de los cambios físicos, que generalmente se producen muy lentamente, y de que se impida la inmigración de formas mejor adaptadas. A medida que algunos de los antiguos habitantes se modifican, las relaciones mutuas de los demás se verán a menudo perturbadas, y esto creará nuevos lugares, listos para ser ocupados por formas mejor adaptadas; pero todo esto tendrá lugar muy lentamente. Aunque todos los individuos de la misma especie difieran entre sí en algún grado ligero, a menudo pasaría mucho tiempo antes de que se produjeran diferencias de naturaleza apropiada en diversas partes de la organización. El resultado se vería a menudo muy retrasado por el entrecruzamiento libre. Muchos exclamarán que estas causas son suficientes para neutralizar el poder de la selección natural. Yo no lo creo así. Pero sí creo que la selección natural actuará generalmente muy lentamente, solo a largos intervalos de tiempo, y solo sobre unos pocos de los habitantes de la misma región. Creo además que estos resultados lentos e intermitentes concuerdan bien con lo que la geología nos dice del ritmo y la manera en que los habitantes del mundo han cambiado (Darwin, 1872, p. 84) (traducción propia)<sup>19</sup>.

Hay que tener en consideración que en esta cita se señalan dos cuestiones fundamentales que serán de vital importancia posteriormente. En primer lugar, Darwin afirma que los cambios en las relaciones entre los seres pueden provocar la fundación de nuevos nichos y, en segundo término, que tanto esta creación como la invasión son procesos muy lentos.

En vista de todo lo expuesto, la conclusión a extraer es que la tesis de la reducción de la competencia es indefendible. Primero, porque, en el proceso de mudarse a un nuevo nicho en el que obtiene una ventaja competitiva, la variedad divergente sigue conviviendo y compitiendo con sus parientes en el viejo nicho. En segundo término, porque en dicho curso paulatino de traslado, el nuevo nicho se irá llenando, dejando la competencia reducida como una cuestión breve, de pocas generaciones. Por ende, si se quiere mantener que una competencia menos severa es la causa que provoca el cambio a un nuevo nicho de las variantes divergentes, tiene que asumirse que es porque se trata de algo así como una vía de escape de una competencia feroz en el anterior nicho, lo cual no tiene sentido cuando se tiene en cuenta que son estas mismas variantes divergentes las que provocan la extinción de las formas viejas. Por otro lado, en caso de ser una consecuencia y no una causa, sería en un sentido muy local y ridículamente corto en plazos evolutivos.

## 6. Lugares en la economía de la naturaleza y divergencia

La noción de lugar en la economía de la naturaleza es el segundo elemento que requiere de una aclaración mayor para poder hacer una apreciación adecuada de la relación que puede haber entre la divergencia y la competencia en la obra de Darwin. Las preguntas fundamentales que responder son: ¿los nichos a los que se trasladan las variedades divergentes están desocupados o mal ocupados? ¿Dichos nichos preexisten o son creados? A su vez, dar respuesta a esta última cuestión ofrecería una resolución a si son los puestos en la economía natural limitadores de los caminos que puede tomar la divergencia o, en cambio, la divergencia es condición de posibilidad de la fundación de nuevos nichos.

Como subraya Tammone, la razón esencial por la que tantos autores defienden la tesis de la competencia reducida es que consideran que los nuevos nichos a ocupar por las variantes divergentes están

---

<sup>19</sup> Texto original: “That natural selection generally acts with extreme slowness I fully admit. It can act only when there are places in the natural polity of a district which can be better occupied by the modification of some of its existing inhabitants. The occurrence of such places will often depend on physical changes, which generally take place very slowly, and on the immigration of better adapted forms being prevented. As some few of the old inhabitants become modified the mutual relations of others will often be disturbed; and this will create new places, ready to be filled up by better adapted forms; but all this will take place very slowly. Although all the individuals of the same species differ in some slight degree from each other, it would often be long before differences of the right nature in various parts of the organization might occur. The result would often be greatly retarded by free intercrossing. Many will exclaim that these several causes are amply sufficient to neutralize the power of natural selection. I do not believe so. But I do believe that natural selection will generally act very slowly, only at long intervals of time, and only on a few of the inhabitants of the same region. I further believe that these slow, intermittent results accord well with what geology tells us of the rate and manner at which the inhabitants of the world have changed”.

desocupados. De esta manera, se olvidaría de la competencia interespecífica. Acudiendo a *El origen de las especies*, la cuestión no parece quedar del todo clara. Allí Darwin en algunas ocasiones hace referencia a nichos desocupados y otras veces a nichos no perfectamente ocupados. Algo que sucede, en ocasiones, en una misma oración: “[...] la selección natural actuará siempre en función de la naturaleza de los lugares desocupados o no perfectamente ocupados por otros seres; y esto dependerá de relaciones infinitamente complejas” (Darwin, 1872, p. 92) (traducción propia)<sup>20</sup>. Sin embargo, se pueden encontrar un mayor número de referencias que resaltan el papel de la competencia a la que se expondrán aquellos seres que migran a otros nichos o cambian de hábitos. De esta manera, gana fuerza la tesis de que generalmente los nichos que están expuestos a ser ocupados o invadidos son puestos mal ocupados, y no vacíos, en la economía natural. Sirva de ejemplo la siguiente cita de una parte central de la sección dedicada exclusivamente a explicar el principio de divergencia, donde además también desvela la complejidad de lo que implica ‘cambiar de lugar en la economía de la naturaleza’:

Tomemos el caso de un cuadrúpedo carnívoro cuyo número de individuos haya llegado desde hace tiempo al promedio que puede mantenerse en un país cualquiera.. Si se deja que actúe su poder natural de crecimiento, solo podrá aumentar (sin que cambien las condiciones del país) por el hecho de que sus diversos descendientes ocupen los lugares que actualmente ocupan otros animales: algunos de ellos, por ejemplo, podrán alimentarse de nuevas clases de presas, vivas o muertas; otros habitarán nuevos lugares, treparán a los árboles, frecuentarán el agua y otros, quizá, se volverán menos carnívoros (Darwin, 1872, pp. 87-8) (traducción propia)<sup>21</sup>.

Unos párrafos después, el autor británico vuelve a hacer referencia a cómo las variantes divergentes se apoderan de nichos ocupados. Por tanto, en los párrafos fundamentales en los que trata acerca del principio de divergencia, Darwin se cuida mucho de determinar este factor.

Ahora bien, en esta discusión no se están teniendo en cuenta ciertos aspectos fundamentales del concepto darwiniano de economía de la naturaleza. La economía de la naturaleza se compone fundamentalmente de la compleja interdependencia entre los diferentes seres y las condiciones naturales, cuyo eje organizativo y autorregulador consiste en la ocupación de diferentes lugares o puestos en dicha economía por parte de las diversas especies. Por ello, la adaptación siempre lo es a un lugar en dicha economía. Lo anterior tiene como principal corolario que la economía de la naturaleza en un espacio geográfico dado preexiste a las diferentes alteraciones y, por ende, acota los posibles caminos de la selección y la divergencia. En consecuencia, los lugares a ocupar también son previos a la ocupación. Dicho de otro modo, Darwin mantiene la idea linneana de que hay un orden preestablecido. Sin embargo, que dicho orden sea algo preexistente no quiere decir que sea algo estático y teleológico, sino que, al contrario, es dinámico, histórico, complejo y sistémico, como lo consideraba Lyell. Los elementos fundamentales que determinan los puestos disponibles en la economía de la naturaleza son tres: los accidentes geográficos, las condiciones climáticas y las complejas relaciones entre los diferentes seres (Pearce, 2010, pp. 515-517). Ciertamente, las circunstancias geográficas y climáticas son cambiantes, pero más aún aquella intrincada red de relaciones entre los seres de un mismo hábitat (cf. Darwin, 1872, p. 98). Se podría decir que el constante surgimiento de nuevas variedades y los diferentes saltos de puestos en la economía de algunas de estas provocan un continuo movimiento organizativo en el que las relaciones competitivas son alteradas. Esto provoca la continua alteración y fundación de nichos. No se puede obviar que Darwin frecuentemente utiliza el término ‘coadaptación’, con lo cual quiere resaltar tanto el equilibrio o armonía entre los cambios del entorno o “condiciones físicas de vida” y de los seres vivos que habitan en él como la interdependencia adaptativa entre las diferentes especies y organismos que conviven.

Ahora bien, a pesar de este dinamismo, los posibles nichos a ocupar y, por ende, las variedades que se pueden ver beneficiadas dependen del estado de la economía de la naturaleza en aquel momento dado.

<sup>20</sup> Texto Original: “natural selection will always act according to the nature of the places which are either unoccupied or not perfectly occupied by other beings; and this will depend on infinitely complex relations”.

<sup>21</sup> Texto original: “Take the case of a carnivorous quadruped, of which the number that can be supported in any country has long ago arrived at its full average. If its natural power of increase be allowed to act, it can succeed in increasing (the country not undergoing any change in conditions) only by its varying descendants seizing on places at present occupied by other animals: some of them, for instance, being enabled to feed on new kinds of prey, either dead or alive; some inhabiting new stations, climbing trees, frequenting water, and some perhaps becoming less carnivorous”.

Así, una sola variedad no crea como tal un nuevo nicho, sino que necesita que dicho nicho preexista y que este le posibilite tener ventaja respecto a sus competidores. Una vez se van ocupando los nichos preexistentes, las relaciones cambian y se produce una reestructuración del sistema. “Así pues, la divergencia depende de la economía de la naturaleza, aunque esta economía se vea continuamente modificada por la divergencia.” (Pearce, 2010, p. 518) (traducción propia)<sup>22</sup>. Por esta razón, pensar que las relaciones de competencia se ven disminuidas por la ocupación de nuevos nichos es tomar una perspectiva estática ante un proceso dinámico y gradual, pues tras pocas generaciones se habrá producido una reestructuración de las relaciones competitivas tanto intraespecíficas como interespecíficas y, con ello, la economía de la naturaleza se reinventa. La propia creación de nichos es extremadamente lenta y depende de innumerables factores, entre los que entra la propia ocupación de estos y la forma en que son ocupados. Pearce (2010, pp. 518-9) describe cómo se da esta retroalimentación:

a cuestión de si la economía de la naturaleza o la divergencia es primaria está mal planteada, porque son codeterminantes: la economía de la naturaleza es una restricción externa a la divergencia, en el sentido de que limita los posibles caminos que esta puede tomar, pero la divergencia también altera la economía de la naturaleza. [...] Por ejemplo, si la temperatura de una región aumenta, la economía de la región cambia, lo que a su vez altera las limitaciones de la divergencia; la divergencia y la selección natural continúan a buen ritmo, y las modificaciones (limitadas) provocan más cambios en la economía de la región. Este proceso es complejo e interminable, pero siempre está limitado por una economía preexistente. [...] El papel del azar en la divergencia está limitado por la organización preexistente del mundo natural: esto es lo que explica la sucesión ecológica regular descrita por Darwin. Así pues, la economía de la naturaleza, aunque sea dinámica y variable, siempre limita las vías de divergencia (traducción propia)<sup>23</sup>.

La restricción del estado de la economía de la naturaleza a los cauces que puede tomar la divergencia implica, a su vez, el gradualismo, pues el traslado a un nuevo nicho no puede darse a la mínima variación. Solo podrán extenderse en la economía de la naturaleza (y con esto provocar su reestructuración) aquellas variedades que han vencido en la pugna con sus competidores y que han ido “perfeccionando” lentamente las peculiaridades que les permitirán ser competitivos una vez extiendan su dominio. Darwin manifiesta tanto el gradualismo y la necesidad de fases previas antes del traslado como el hecho de que la extensión de una variedad genera un cambio en las relaciones competitivas, pero no una reducción de estas: “Cada nueva forma, además, en cuanto se haya perfeccionado mucho, podrá extenderse por la zona abierta y continua, y entrará así en competencia con muchas otras formas” (Darwin, 1872, p. 83) (traducción propia)<sup>24</sup>.

## 7. Conclusiones

A modo de conclusión, un resultado relevante a extraer es que la discusión acerca de este problema ha de tener como base el plano más complejo del concepto de competencia. No se ha de olvidar que, para Darwin, la lucha por la existencia es una noción sumamente “amplia y metafórica” donde el elemento fundamental es la codependencia entre los diferentes organismos que cohabitan y donde el concepto de supervivencia implica el “éxito en dejar progenie” (cf. Darwin, 1872, p. 50). Dicho de otra manera, incluso la supervivencia es una cuestión lenta y gradual, porque salir victorioso de la lucha por la existencia es, no solo sobrevivir, sino dejar el máximo número posible de descendencia y perpetuar aquellas características valiosas para la supervivencia. Darwin evaluaba el *fitness* de una variación respecto a la extensión y consolidación de un determinado taxón del que esta fue predecesora. Con esto

<sup>22</sup> Texto original: “Así pues, la divergencia depende de la economía de la naturaleza, aunque esta economía se vea continuamente modificada por la divergencia”.

<sup>23</sup> Texto original: “The question of whether the economy of nature or divergence is primary is ill posed, for they are co-determining: the economy of nature is an external constraint on divergence, in that it constrains the possible paths that the latter can take, but divergence also alters the economy of nature. [...] For instance, if the temperature of a region increases, the region’s economy changes, which in turn alters the constraints on divergence; divergence and natural selection continue apace, and the (constrained) modifications lead to more changes in the economy of the region. This process is complex and never-ending, but is always constrained by a pre-existing economy. [...] The role of chance in divergence is limited by the pre-existing organization of the natural world – this is what explains the regular ecological succession described by Darwin. Thus the economy of nature, although it is dynamic and variable, always limits the paths of divergence”.

<sup>24</sup> Texto original: “Each new form, also, as soon as it has been much improved, will be able to spread over the open and continuous area, and will thus come into competition with many other forms”.

se pretende señalar que el propio concepto de competencia implica relaciones y reorganizaciones a largo plazo y, por ende, la clave del principio de divergencia no puede estar en una supuesta competencia reducida en un momento indicado y, mucho menos, se puede pensar que dicha disminución se da de forma dilatada, pues supondría un freno para la selección natural y la evolución, es decir, implicaría que la divergencia acarrearía la paulatina parálisis del dinamismo natural. Es más, el propio Darwin subraya que aquellas especies expuestas a competencias menos severas tienden a producir menos variaciones y diversificación (cf. Darwin, 1872, p. 99).

En suma, la tesis de que la divergencia lleva aparejada una rebaja de la competencia como ventaja ecológica y evolutiva no se sostiene: i) porque no encaja con los tiempos y el gradualismo del resto de fenómenos en la teoría de la selección natural; ii) porque no se ajusta al principio de extinción expuesto por Darwin en el que son las nuevas formas las que provocan la extinción de las viejas; iii) porque implica una simplificación del concepto de economía de la naturaleza y de las relaciones que se producen en ella; iv) porque no tiene en cuenta la complejidad de la dialéctica entre la divergencia y la economía de la naturaleza y, por ello, v) no ofrece una explicación sólida de cómo se producen los traslados de nicho ecológico de las variedades divergentes.

## Referencias

- Beddall, Barbara G. (1988). Darwin and Divergence: The Wallace Connection. *Journal of the History of Biology*, 21(1), 1-68.
- Bowler, Peter (1989). *Evolution. The History of an Idea*. Berkeley: University of California Press.
- Brackman, Arnold C. (1980). *A Delicate Arrangement: The Strange Case of Charles Darwin and Alfred Russel Wallace*. London: Times Books.
- Browne, Janet (1980). Darwin's Botanical Arithmetic and the Principle of Divergence, 1854-1858. *Journal of the History of Biology*, 13(1), 53-89.
- Burkhardt, Frederick y Smith, Sydney (eds.) (1991). *The Correspondence of Charles Darwin*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Darwin, Charles R. (1838). *Notebook C: [Transmutation of Species (1838.02-1838.07)]*. CUL-DAR122. Disponible en: <http://darwin-online.org.uk/>
- Darwin, Charles R. (1856). *NS II Principle of Divergence, transitional-155 Note*. DAR 205.5: 171r. Disponible en: <https://cudl.lib.cam.ac.uk/view/MS-DAR-00205-00005/346>
- Darwin, Charles R. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. 1<sup>st</sup> Edition. London: John Murray.
- Darwin, Charles R. (1872). *The Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, 6<sup>th</sup> Edition. London: John Murray.
- Darwin, Charles R. (1975). *Charles Darwin's Natural Selection. Being the Second Part of His Big Species Book Written from 1856 to 1858*. R. C. Stauffer (ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- D'Hombres, Emmanuel (2013). The 'Division of Physiological Labour': The Birth, Life and Death of a Concept. *Journal of the History of Biology*, 45, 3-31.
- D'Hombres, Emmanuel (2015). The Darwinian Muddle on the Division of Labour: An Attempt at Clarification, *History and Philosophy of the Life Sciences*, 38, 1-22.

- Gould, Stephen J. (2002). *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge, Massachussets y Londres: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Gruber, Howard (1984). *Darwin sobre el hombre. Un estudio psicológico de la creatividad científica*. Madrid: Alianza.
- Kohn, David (1981). On the Origin of the Principle of Divergence [Review of A. C. Brackman, A delicate arrangement]. *Science*, 213, 1105-1108.
- Kohn, David (1985). Darwin's Principle of Divergence as Internal Dialogue. En: David Kohn (ed.), *Darwinian Heritage* (pp. 245-258). New Jersey: Princeton University Press.
- Kohn, David (2009). Darwin's Keystone: The Principle of Divergence. En: Michael Ruse y Robert J. Richards (eds.), *The Cambridge Companion to the Origin of Species* (pp. 87-108). Cambridge: Cambridge University Press.
- Kottler, Makobn J. (1985). Charles Darwin and Alfred Russel Wallace: Two Decades of Debate over Natural Selection. En David Kohn (ed.), *The Darwinian Heritage* (pp. 367-432). Princeton: Princeton University Press.
- Labrador Montero, Daniel (2019). La evolución de la biología y la biología evolucionista: especie y finalidad, *Revista de Humanidades de Valparaíso*, (14), 395-426.
- Limoges, Camille (1994). Milne-Edwards, Darwin, Durkheim and the Division of Labour: A Case Study in Reciprocal Conceptual Exchanges Between the Social and the Natural Sciences. En: I. Bernard Cohen, (ed.), *The Natural Sciences and the Social Sciences* (pp. 317-343). Kluwer Academic Publishers.
- Mayr, Ernst (1985). Darwin's Five Theories of Evolution. En: David Kohn (ed.), *The Darwinian Heritage* (pp. 755-772). New Jersey: Princeton University Press.
- Mayr, Ernst (1992). Darwin's Principle of Divergence. *Journal of the History of Biology*, 25(3), 343-359.
- Morris, Susan W. (2009). Fleeming Jenkin and The Origin of Species: a Reassessment. *The British Journal of the History of Science*, 27(3), 313-343.
- Ospovat, Dov (1981). *The Development of Darwin's Theory: Natural History, Natural Theology and Natural Selection, 1838-1859*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Pearce, Trevor (2010). «A Great Complication of Circumstances»— Darwin and the Economy of Nature. *Journal of the History of Biology*, (43), 493-528.
- Richards, Robert J. (2012). Darwin's Principles of Divergence and Natural Selection: Why Fodor Was almost Right. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 43(1), 256-268.
- Schweber, Silvan (1980). Darwin and the Political Economist: Divergence of Character. *Journal of the History of Biology*, 13(2), 195-289.
- Schweber, Silvan (1985). The Wider British Context in Darwin's Theorizing. En David Kohn (ed.), *The Darwinian Heritage* (pp. 35-69). New Jersey: Princeton University Press.
- Smith, Adam (1904). *An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations*. Vol. 1. Edwin Cannan. London.
- Sulloway, Frank J. (1979). Geographical Isolation in Darwin's Thinking: The Vicissitudes of a Crucial Idea". *Stud. Hist. Biol.*, 3, 23-65.



Sulloway, Frank J. (1982). Darwin and His Finches: The Evolution of a Legend. *Journal of the History of Biology*, 15(1), 1-53.

Tammone, William (1995). Competition, the Division of Labor, and Darwin's Principle of Divergence. *Journal of the History of Biology*, 28(1), 109-131.

Wallace, Alfred R. (1890). *Darwinism: An Exposition of the Theory of Natural Selection*. New York: Macmillan.

Worster, Donald (1977). *Nature's Economy: A History of Ecological Ideas*. Cambridge: Cambridge University Press.

Young, Robert M. (1990). Darwinism and the División of Labour. *Science as Culture*, 1(9), 110-124.