

GUSTAVO CAPONI

EL DARWINISMO DE AMEGHINO

(pp.161-174)

IN

**GUSTAVO VALLEJO,
MARISA MIRANDA
ROSAURA RUIZ GUTIERREZ
MIGUEL ÁNGEL PUIG SAMPER
(EDS.)**

DARWIN Y EL DARWINISMO DESDE EL SUR DEL SUR

**DOCE CALLES
MADRID
2018
ISBN 978-84-9744-233-6**

EL DARWINISMO DE AMEGHINO

Gustavo Caponi
(CNPq / UFSC)

PRESENTACIÓN

Los biógrafos de Florentino Ameghino¹, y otros estudiosos que también se ocuparon de sus obras, suelen coincidir en lo que considero un error: presentan a este paleontólogo – que fue el primer científico argentino de renombre internacional²– como habiendo tenido poco rigor conceptual en lo atinente a sus compromisos teóricos; sobre todo, en lo que respecta a la cuestión de su darwinismo. Ángel Cabrera afirmó que en *Filogenia* (Ameghino, 1915[1884]): «no hay nada de selección natural ni de lucha por la vida»; que en dicha obra «todo es a base de adaptación y de herencia de modificaciones somáticas»; y que «después de recorrer sus páginas, el lector no puede menos de preguntarse si el autor conocía realmente los fundamentos del transformismo de Darwin y de Wallace» (Cabrera, 1944: 31). Y los que vinieron después de Cabrera, con mayor o menor énfasis, tendieron a ratificar esa idea: el darwinismo de Ameghino habría sido poco claro, no muy coherente, y bastante contaminado de lamarckismo³.

Creo, sin embargo, que ese veredicto, o esa sospecha, de inconsistencia, responde a algunos errores que merecen ser señalados. Los mismos se derivan de una cierta

¹ Lujan, 1854 – La Plata 1911 (cf. Mercante, 1936: 53; Cabrera, 1944: 10; Fernández, 1997: 282).

² Al respecto es interesante leer la elogiosa reseña que Cope (1891) hizo de su *Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina* (Ameghino, 1889). Pero véase también: Simpson (1985: 196-7); Buffetaut (1993: 274-5); y Sanz (2007: 156-9).

³ Véase: Orione (1987: 447); Márquez Miranda (1951: 136; 1957: 16); Salgado (2011: 121); y Casinos (2012: 98).

incomprensión sobre lo que significaba ser ‘darwinista’ en la época en que Ameghino delineó su programa de investigación. Si se evitan esos errores –reforzados por una lectura de la Biología Evolucionaria del Siglo XIX propiciada por el advenimiento de la Nueva Síntesis– se puede llegar a la conclusión de que *Filogenia* es una clara y ambiciosa propuesta destinada a la realización de los objetivos epistémicos que Darwin (1859) propuso para la Historia Natural en *On the origin of species*. Libro que, si le hacemos caso a Cabrera, Ameghino no habría leído o no habría comprendido.

LA INSTAURACIÓN DEL PROGRAMA FILOGENÉTICO

Lo que en dicha obra se propone como conquista, y se capitaliza como logro, es la unificación teórica, en virtud de la explicación de la *unidad de tipo* por la *filiación común*, de las evidencias de la Biogeografía, la Paleontología y la Anatomía y la Embriología Comparadas (Darwin, 1859: 413)⁴. Darwin (1996[1859]) veía ahí su carta más alta (Mayr, 1992: 107; Sober, 2009: 59); y, de sus tesis fundamentales, esa fue la que más inmediata y profundamente en los modos de hacer Historia Natural (Mayr, 1992: 36; Bowler, 1996: 7). Más allá de los desacuerdos que en los años siguientes fueron surgiendo sobre los mecanismos del cambio evolutivo⁵, todo ese universo disciplinar se comprometió, de forma mancomunada y con relativa rapidez, con la tesis de la filiación común y asumió la ambiciosa agenda de reconstruir el árbol de la vida⁶. Agenda ésta a la que puede denominarse ‘Programa Filogenético’ (Caponi, 2011: 4), y cuya articulación Peter Bowler (1996: 40) analizó en *Life's splendid drama*.

Para la mayor parte de los evolucionistas del Siglo XIX, insisto en lo que Bowler mostró en esta última obra, el genuino compromiso darwiniano era el de desarrollar ese Programa Filogenético tal como Darwin había llamado a hacerlo: los análisis morfológicos, propios de dos disciplinas ya reconocidas y consagradas como la *Anatomía* y la *Embriología Comparadas*, podían ser reinterpretados de forma tal que permitiesen una reformulación de los objetivos de esas disciplinas y también de los objetivos a los que respondían la Taxonomía, la Paleontología y la Biogeografía⁷. Una reformulación que también era una unificación o una coordinación. Asociando la *unidad de tipo* con la *filiación común*, Darwin mostró de qué forma todas esas disciplinas, ya consolidadas, podían reorientarse, mancomunadamente, hacía el trazado de filogenias (Russell, 1916: 247).

Eso fue clave para la adhesión que rápidamente conquistó el Programa Filogenético (Bowler, 1996: 14; Caponi, 2011: 102). Con el darwinismo, podemos decir, esa constelación de disciplinas no sólo se unificaba en sus bases, sino también en sus objetivos; que además pasaron a ser más ambiciosos de lo que antes eran. Ese primer darwi-

⁴ Al respecto, consúltense: Kitcher (2001: 57-8); Waters (2003: 127-8); y Caponi (2011: 103).

⁵ En su momento, Cope (1895); Kellogg (1907); y Le Dantec (1909) escribieron trabajos muy claros al respecto de esas disidencias. En *El eclipse del Darwinismo*, de Bowler (1985) desarrolló una excelente investigación sobre ese tema.

⁶ Al respecto, ver: Semper (1881: 2); Kellogg (1907: 20); Ameghino (1936[1908]: 225-6); Russell (1916: 268); Ruse (1983: 287); Bowler (1996: 40); Futuyma (2010: 12); y Faria (2012: 220).

⁷ Véase: Russell (1916: 246); De Beer (1997[1971]: 214); Mayr (1992: 37); Bowler (1996: 41); Amundson (2005: 110); y Faria (2012: 217).

nismo fue el darwinismo de Thomas Huxley, de Ernst Haeckel, de Carl Gegenbaur, de Edwin Lankester⁸; y es ahí en donde hay que situar obras como: *Für Darwin* de Fritz Müller (1864)⁹, *The origin of vertebrates and the principle of succession of functions* de Anton Dorhn (1994[1875])¹⁰, y la propia *Filogenia* de Florentino Ameghino (1915[1884]). Una obra, ésta, en la que no se pretende otra cosa que una formulación particular de ese programa delineado por Darwin: una formulación según la cual, la disciplina rectora de dicho programa debía ser la Paleontología.

UNA CUESTIÓN SECUNDARIA

En contexto en el que sitúa Ameghino, las discusiones y disidencias sobre los mecanismos de los que resultaba la divergencia de formas cuya filiación interesaba reconstruir, era relativamente secundaria. Darwin había propuesto a la selección natural como el principal agente causal de ese proceso; pero muchos naturalistas no se convencieron de esa preeminencia, menos todavía de la suficiencia de dicho mecanismo. Por eso, sin cuestionar la tesis de la filiación común, algunos comenzaron a postular otros factores de cambio y divergencia; considerándolos a veces como auxiliares o complementarios de la selección natural, y otras veces como más importantes que ella¹¹. Pero esas disidencias, que se agudizaron en torno del 1900 (Bowler, 1985), no interferían en el desarrollo del Programa Filogenético: las mismas no perturbaron, ni afectaron de ninguna manera, el trazado de Filogenias.

Si cabe decir, con Julian Huxley (1965[1943]: 22), que ahí hubo un ‘eclipse del darwinismo’; también es pertinente subrayar que se trató de un eclipse meramente parcial que no opacó lo que Darwin había considerado como la principal contribución de su teoría. Pero, los arquitectos de la *Nueva Síntesis*, en su inevitable y comprensible afán por valorizar sus propias conquistas teóricas, propiciaron la imagen de que en la última década del Siglo XIX y en la primera década del Siglo XX, había tenido lugar un periodo de confusión y extravío, en el que la Biología Evolucionaria manoteaba desesperadamente en la penumbra, intentando desvendar esos mecanismos del cambio evolutivo que ellos, finalmente, habían conseguido establecer; reinstaurando así el impulso darwinista inicial que habría estado por perderse¹².

Es digno de recordarse, por otra parte, que el claro delineamiento entre un partido *neolamarckiano* y un partido de *darwinistas estrictos* que caracterizó muchas de las polémicas de esos años que Vernon Kellogg (1907) retrató en *Darwinism to-day* y Peter Bowler (1985) examinó en *El eclipse del darwinismo*, fue resultado

⁸ Sobre esos naturalistas, véase: Russell (1916: 246-67); López Piñero (1992: 40-9); Bowler (1996: 6-25).

⁹ Al respecto del pionerísimo valor de esa obra Fritz Müller al desarrollo de las investigaciones filogenéticas, ver: Russell (1916: 252); West (2003: 128); y Amundson (2005: 113).

¹⁰ Sobre la naturaleza y el significado de los trabajos de Dorhn, ver: Russell (1916: 274); Bowler (1996: 160); y Schmitt (2006: 391).

¹¹ El trabajo de Cope (1871), «The law of organic development», es un ejemplo paradigmático de esas primeras disidencias (cf. Gould, 1981).

¹² Ese es el relato que encontramos en autores tan emblemáticos como Julian Huxley (1965[1943]: 22-8); George Gaylord Simpson (1949: 269-78); y Ernst Mayr (1982: 525-50).

del impacto de la recusa de la transmisión de los caracteres adquiridos que Weissman comenzó a propugnar a partir de 1883 (cf. Mayr, 1982: 699): es en ese momento, y no antes, que empieza a configurarse, paulatinamente, la oposición entre ‘lamarckistas’ y ‘seleccionistas’ (Bowler, 1985: 49)¹³. Previamente, lo que primaba era la idea de una confluencia de diversos mecanismos de cambio y divergencia evolutiva, a los que diferentes autores atribuían nombres distintos y diferentes grados de importancia relativa (cf. Buffetaut, 1998: 81). En ese marco, un factor como la transmisión hereditaria de las modificaciones producidas por el uso y el desuso de los órganos, podía citarse como causa de algunos cambios sin por eso negarse la importancia de la selección natural.

El propio Darwin (1859: 43) había considerado a las influencias directas del medio, y al uso y desuso de los órganos, como parte de una plétora de causas posibles de esas variaciones heredables cuya existencia era una condición necesaria para la ocurrencia de la selección natural (Romanes, 1895: 153); y otros evolucionistas como Cope (1871: 603) y Haeckel (1947[1868]: 200) reforzaron ese recurso a la *transmisión de los caracteres adquiridos* (cf. Gould, 1977: 81), que algunos comenzaron a llamar de ‘lamarckismo’ (cf. Giard, 1904[1898]). Pasándose así por alto que ésa no fue, ni de lejos, una tesis privativa de Lamarck¹⁴; y que hasta su recusa por parte Weissman (1990[1883]), ella había sido una idea que nadie cuestionaba. Aristóteles, por ejemplo, ya la daba por obvia¹⁵; y es innecesario suponer un influjo directo o indirecto de la obra de Lamarck para explicar que esa tesis haya pervivido hasta Darwin y reemergido en sus seguidores más inmediatos.

Es ahí, en ese contexto, que tenemos que situar el, así llamado, *lamarckismo* de Ameghino (cf. Salgado, 2011: 122). En lo que atañe al tópico de los mecanismos evolutivos, él era tan ecléctico y pluralista como la mayoría de sus contemporáneos (Salgado, 2011: 122); entre los cuales, además, el llamado ‘neolamarckismo’ fue muy corriente (Buffetaut, 1998: 83). Eso vale sobre todo para *Filogenia* que, habiendo sido concluida en 1882, fue publicada en 1884: el año posterior al de la primera publicación de Weissman cuestionando la transmisión hereditaria de los caracteres adquiridos; es decir: mucho que antes de que las tesis de este último pudiesen tener algún impacto significativo en la forma en los paleontólogos visualizaban sus propias posiciones¹⁶. No es de extrañar, por eso, que Ameghino haya sido algo impreciso en lo que atañe a esos temas (cf. Salgado, 2011: 134) y poco cuidadoso en lo que respecta a las polarizaciones que se dieron en los años retratados como de *eclipse del darwinismo* (cf.

¹³ Se puede decir que las tesis sobre la herencia de Francis Galton (1876) ya preparan el terreno, o anticipan en algo, a las de Weissman (cf. Pichot, 1999: 89). Pero ellas no tuvieron el impacto de estas últimas; y, además, Galton (1876: 346) no dejó de preservar cierto lugar restringido a la transmisión de los caracteres adquiridos (Pichot, 1999: 89; Botelho, 2007: 68).

¹⁴ Al respecto, ver: Mayr (1976: 241); Jordanova (1990: 116); Burckhardt (1995: 179); Gayon (2006: 105); Martins (2007: 218); y Salgado (2011: 122).

¹⁵ Al respecto, véase: *Investigación sobre los animales* (Aristóteles, 1992, 585a: 30-35); y también: *La reproducción de los animales* (Aristóteles, 1996, 721b: 15-20).

¹⁶ Sobre del momento en que Ameghino escribió *Filogenia*, consúltese: Cabrera (1944: 21); Márquez Miranda (1951: 82; 1957: 16); y Fernández (1997: 285 n8). Como estos autores, también lo señalan, la obra de Ameghino debió esperar un tiempo hasta que Estanislao Zeballos facilitase los recursos para su publicación.

Salgado, 2011: 121). Por otra parte, y esto es lo más importante, lo cierto es que todas esas cuestiones relativas a los mecanismos involucrados en los procesos evolutivos no eran relevantes y pertinentes a las reconstrucciones filogenéticas.

Ya lo señalaron Adriana Novoa y Alex Levine (2010: 98): para situar debidamente este asunto del *lamarckismo* de Ameghino, «debe tenerse en cuenta que a finales del Siglo XIX, no había, hablando estrictamente, una teoría darwiniana de la herencia; y que Ameghino, «como paleontólogo interesado en una taxonomía filogenéticamente orientada», «no estaba espacialmente interesado en la herencia *per se*». Como observó Bernard Balan (1979: 495), durante mucho tiempo, los naturalistas comprometidos en el desarrollo de lo que aquí vengo denominando Programa Filogenético, pudieron «permanecer relativamente ajenos a las discusiones técnicas sobre la validez de los procesos de variación y de selección»; por eso: «no hay sorprenderse, ni indignarse, por el hecho de que ellos mesclen sin mayores escrúpulos los mecanismos lamarckianos de herencia de los caracteres adquiridos (la herencia progresiva de Haeckel) y la selección natural de variaciones contingentes».

Nótese, además, que la oposición entre *neodarwinistas a la Weissman* y *neolamarckianos*, tampoco se instaló inmediatamente como si ella fuese un equivalente de la oposición entre darwinistas y no-darwinistas, como sí ocurrió más tarde, cuando la Nueva Síntesis empezó a articularse. Más de diez años después de la publicación de *Filogenia* y del *paper* de Weissman, un darwinista de primera línea y tan influyente como George Romanes (1895: 150), podía sostener que en el darwinismo continuaba habiendo lugar para los *factores lamarckianos*; y, en 1889, ni siquiera Poulton (1908[1889]) estaba plenamente convencido del *weissmanismo*¹⁷. Incluso en 1909, a menos de dos años de la muerte de Ameghino y conmemorando el centenario de Darwin, todavía era aceptable expresar reparos anti-weissmanianos diciendo que «el darwinismo es más amplio que el neo-darwinismo» (Eigenmann, 1909: 206).

No es de extrañar, por eso, que después de escribir su temprana obra programática, Ameghino haya continuado desarrollando su labor empírica sin revisar o cuestionar sus posiciones sobre ese tema. Además, si se quiere recordar que 1906 y al margen de sus trabajos científicos, en *Mi credo*, Ameghino (1917[1906]: 233) dijo que «el movimiento funcional hacia la adaptación, localizándose en determinadas regiones del organismo, provoca la formación gradual de los órganos destinados a desempeñar las nuevas funciones adaptativas»; también hay que recordar que en 1910, otro adalid del Programa Filogenético como lo fue Ernst Haeckel (1910: 139), todavía sostenía –como lo había hecho cuarenta años antes (Haeckel, 1947[1868]: 172)– que la transmisión de los caracteres adquiridos «era una de los principios más importante de la ciencia evolucionaria», y que, si no la admitíamos como lo habían hecho Lamarck, Darwin, Spencer, Virchow, Huxley y Gegenbaur, «la mayoría de los hechos de la Anatomía Comparada y de la Fisiología» resultaban «inexplicables».

¹⁷ Como sí lo estaría en 1909 (cf. Poulton, 1909: 34-6).

FILOGENIA: UN PROGRAMA DARWINIANO

El enorme trabajo empírico de Ameghino –al igual que el de muchos de los paleontólogos evolucionistas más representativos que fueron sus contemporáneos, como Cope, Marsh, Kowalevsky y Gaudry (cf. Buffetaut, 1998: 77-81)– debe situarse en ese contexto al que vengo aludiendo. Pero lo mismo ocurre con esa temprana, pero clarísima, obra programática que es *Filogenia* (Ingenieros, 1951[1919]: 75). Ameghino enuncia ahí, con toda claridad, cuáles son los objetivos cognitivos de toda esa nueva Historia Natural hegemonzada por el Programa Filogenético; y lo hace en general, no sólo en referencia a la Paleontología (Ameghino, 1915[1884]: 291). Lo hace, además, con rigor y pulcritud: mostrando, en contra de lo sugerido o sospechado por algunos de sus comentaristas, que él ha leído y comprendido cabalmente la obra fundacional del darwinismo.

Identificando con claridad el punto de arranque del Programa Filogenético establecido por el propio Darwin (1859: 420; 1993[1872]: 579), Ameghino (1915[1884]: 14) parte de la idea de que «toda clasificación natural, debe ser genealógica» (cf. Ingenieros, 1951[1919]: 72); y su obra –hablo de *Filogenia*– se destina a pertrechar a los naturalistas, en particular a los paleontólogos, de los recursos metodológicos necesarios para reconstruir esas genealogías (Ameghino, 1915[1884]: 347) que, al converger y articularse entre sí (Ameghino, 1915[1884]: 16)¹⁸, iban a dar lugar a esa clasificación genealógica, o ‘Filogenia’, que también sería el mapa de la ruta efectivamente seguida por la evolución (cf. Ameghino, 1915[1884]: 502-3)¹⁹. En cierto modo, tal como lo dijo en su momento José Ingenieros (1951[1919]: 76), lo que Ameghino se propone es «hacer con la Paleontología lo que ya había realizado Haeckel con la Embriología»: reorganizarla metodológicamente para mejor desempeñar la función que ella debe desempeñar dentro del Programa Filogenético.

Ameghino sabía que la re-significación de las evidencias y métodos de las disciplinas clásicas de la Historia Natural generada por el darwinismo permitía que los naturalistas se comprometiesen en el Programa Filogenético sin dejar de capitalizar lo que ellos ya sabían hacer. Pero hacía falta más; y Ameghino quería explicitar y formalizar ese saber suplementar que, hasta ahí, estaba siendo construido y usado de forma meramente intuitiva e idiosincrática. Y cuando un saber es construido de esa forma su transmisión también se ve comprometida: *Filogenia*, por eso, además de

¹⁸ Ameghino tenía muy en claro la dimensión cooperativa de la Paleontología: ella sólo podía desarrollarse por el esfuerzo mancomunado de una multitud de investigadores que fuesen aportando, baceanamente, resultados parciales que pudiesen ir convergiendo y articulándose en un mosaico unitario (cf. Ingenieros, 1951[1919]: 73). Eso ya lo había visto Cuvier (1801: 67), que explícitamente, desde París, llamó a la cooperación internacional, de *savans et amateurs* para el desarrollo de la primera Paleontología (cf. Rudwick, 1997: 46; Buffetaut, 2001: 28; Caponi, 2008: 75; Faria, 2012: 80).

¹⁹ Creo que importa señalar que la expresión ‘filogenia’ (*phylogenie*, en alemán) fue amonedada por Ernst Haeckel, que la usaba como sinónimo de «historia natural de los organismos» (Haeckel, 1947[1868]: 324). Y es ese mismo sentido general de Historia Natural orientada por una perspectiva genealógica que Ameghino retoma la expresión. Darwin (1993[1872]: 578), por su parte, usó la expresión ‘phylogeny’ en la sexta edición de *On the origin of species*, aparecida en 1872. Lo hizo citando a Haeckel y afirmando que éste había hecho «un gran comienzo», mostrándonos «como la clasificación será tratada en el futuro» (Darwin, 1993[1872]: 579).

querer ser un libro metodológico (Ingenieros, 1951[1919]: 76), también pudo querer ser un libro didáctico; destinado a formar un ejército de paleontólogos argentinos.

En la Paleontología evolucionista, las habilidades básicas exigidas eran las mismas que las exigidas por la Paleontología clásica, donde en la práctica las perspectivas de Geoffroy y Cuvier se integraban sin mayores inconvenientes (cf. Huxley, 1898[1856]): aun en tiempos darwinianos, ellas continuaban daban el punto de partida de cualquier estudio paleontológico. Pero, si ese estudio apuntaba a objetivos del Programa Evolucionista, dichas habilidades, por sí solas, no permitían completarlo. Ellas sólo nos daban los términos del problema: la determinación de los fósiles a ser integrados en un rompecabezas genealógico; pero no daban la ecuación en la cual insertar esos términos y con la cual obtener una filogenia. Lo que Ameghino buscaba, y pretendía haber encontrado, eran reglas para delinear esas ecuaciones.

Antes de la irrupción del darwinismo, los paleontólogos determinaban y reconstruían los fósiles atendiendo a las correlaciones funcionales subrayadas por Cuvier (1992[1812]: 97), pero siempre presuponiendo las constancias morfológicas en las que Geoffroy Saint-Hilaire (1807: 343) había insistido (cf. Guillo, 2003: 160); y eso seguiría siendo así en el marco de la Paleontología evolucionista (cf. Huxley: 1893[1864]: 86; 1893[1878]: 223). Lo nuevo, era poder y saber usar esas reconstrucciones, como también los conocimientos morfológicos en ellas implicados, para reconstruir filogenias; y es a eso que apuntaba Ameghino en *Filogenia*. Insistiendo, como Haeckel²⁰, en ese verdadero ícono darwiniano que es el árbol de la vida (Ameghino, 1915[1884]: 15)²¹ –de hecho un árbol genealógico invertido–, Ameghino (1915[1884]: 7-8) procuró enunciar leyes que permitiesen reconstruir relaciones de filiación con una certidumbre próxima de aquella con la cual, las leyes astronómicas, permitían trazar las órbitas de los planetas (Ameghino, 1915[1884]: 68).

Cuvier (1992[1812]) había mostrado que siguiendo ciertas leyes relativas a las correlaciones funcionales de las partes orgánicas, podían lograrse reconstrucciones, relativamente confiables, de organismos enteros a partir de algunos restos aislados (Caponi, 2008: 59 y ss). Los fragmentos de una dentadura de herbívoro nos llevaban a inferir una determinada conformación del aparato digestivo del animal; y la presencia de restos de cuernos y pesuñas, confirmaba esa inferencia. Y esa misma dentición también podía indicar que el animal en cuestión debía ser un mamífero placentario. Otra forma de dentición nos hubiese podido indicar que el animal a ser reconstruido era un marsupial carnívoro; y eso también permitiría saber algo sobre la forma de su pelvis.

²⁰ Haeckel usa los árboles genealógicos para presentar los grandes lineamientos de la clasificación y la evolución de los reinos Protista (Haeckel, 1947[1868]: 325), Vegetal (Haeckel, 1947[1868]: 351), y Animal (Haeckel, 1947[1868]: 383). Al respecto ver: Russell (1916: 251).

²¹ Cabrera (1944: 34), Márquez Miranda (1951: 125), y Casinos (2012: 91) apuntan esa insistencia en la imagen del árbol como si fuese una nota idiosincrática de Ameghino (1915[1884]: 16; 66; 68; 122; y 502). Yo prefiero considerarla como una marca de un férreo compromiso darwiniano que ordenaba los trabajos y las reflexiones de Ameghino. Su coincidencia con Haeckel en ese aspecto me parece significativa (ver nota anterior).

Pero, todas esas formas de razonar, y las correlaciones que las guían, que Ameghino (1915[1884]: 274) sólo reputaba válidas dentro de márgenes relativamente estrechos y a ser filogenéticamente establecidos, aluden únicamente a la forma y a las partes de un organismo individual. Muchas veces, ellas pueden permitirnos reconstruir los perfiles de una especie antes desconocida y de la que sólo quedan vestigios fragmentarios; pero nada nos dicen de las relaciones de filiación que de esa especie (Ameghino, 1915[1884]: 69). Para descubrir estas últimas con rigor y precisión, pensaba Ameghino (1915[1884]: 10-11), eran necesarias leyes de otro tipo: leyes de la sucesión evolutiva de estados de caracteres (cf. Ameghino, 1915[1884]: 234); y no leyes de coexistencia de partes como las correlaciones cuvierianas o las constantes morfológicas señaladas por Geoffroy. Esas leyes debían señalar secuencias de cambio evolutivo que, sin manifestarse en todos los linajes, fuesen tales que, una vez iniciadas, nunca se llegasen a revertirse, aunque si pudiesen detenerse (Ameghino, 1915[1884]: 231). Así, en caso de conocer esas leyes, siempre podríamos seriar evolutivamente los diferentes estados de cualquier carácter al que las mismas aplicasen.

La tendencia a la encefalización progresiva, la Ley de Masch (1874), nos proveía, según Ameghino (1915[1884]: 235), un ejemplo importante de ese tipo de leyes. Una vez que esa tendencia se iniciaba en un linaje, ella nunca se revertía, aunque sí podía detenerse. Así, para el caso de los vertebrados, podía establecerse esta ley: «Ningún vertebrado puede descender de otro que tenga un cerebro más desarrollado que el suyo, pero todo animal cuyo cerebro en relación a su talla presente un volumen dado, debe descender de otro de cerebro menos desarrollado» (Ameghino, 1915[1884]: 351-2). Partiendo de ella, y dado un conjunto de restos de diferentes géneros de gliptodontes, que suponemos vinculados genealógicamente y que exhiben diferentes grados de encefalización, esa ley nos permitiría decidir cuáles formas son las más primitivas y cuales las derivadas.

Otro caso análogo sería la tendencia a la viviparidad (Ameghino, 1915[1884]: 243). La misma permitía establecer otras leyes de sucesión como estas: «ningún ovíparo puede descender de un ovovivíparo»; y «los placentarios deben haber tenido por antecesores a los didelfos, que éstos deben haber sido precedidos por los ornitodelfos, estos últimos por los ovovivíparos y estos por los ovíparos» (Ameghino, 1915[1884]: 352). Y aun se podría mencionar la tendencia a la osificación (Ameghino, 1915[1884]: 248), que daba base a leyes como esta: «ningún vertebrado cartilaginoso puede descender de otro vertebrado de esqueleto osificado, pero todos los de esqueleto osificado deben tener por antecesores más o menos lejanos vertebrados de esqueleto cartilaginoso» (Ameghino, 1915[1884]: 350). Pero importa mucho subrayar que, al referirse a esas tendencias y al enunciar esas leyes, Ameghino no quería desvendar los mecanismos causales que regían la evolución.

Por eso, si se apela al lenguaje de Cope (1887[1871]: 174), se debe decir que las leyes que Ameghino enuncia en *Filogenia* son puramente *derivativas* y no *originativas*²². Diferentemente de las leyes buscadas por Cope y más tarde por Theodore Eimer (1890; 1898)²³, las leyes enunciadas por Ameghino no son causales, no son *originativas*;

²² Sobre esta distinción de Cope, ver: (Gould, 1979: 85)

²³ Al respecto de Eimer, y de su proximidad con Cope, véase: Kellogg (1907: 282-7).

sino *derivativas*: aluden al trazado de linajes. Son simples leyes de *sucesión*. Leyes que pretenden establecer patrones constantes en la sucesión temporal de ciertos tipos de hechos sin afirmar nada sobre el mecanismo causal que establece esa sucesión. La *ley biogenética*, según la cual *la ontogenia es una recapitulación abreviada de la filogenia*²⁴ –consagrada por Haeckel (1947[1868]: 318; 1948[1876]: 11)²⁵ pero inicialmente propuesta por Fritz Müller (1864: 76)²⁶– sería un ejemplo no paleontológico, aunque sí muy considerado por los propios paleontólogos²⁷, de esas putativas leyes.

Ameghino (1915[1884]: 67), para ser más precisos, pensaba en un decantado, explícito y sistemático, de generalizaciones empíricas, resultantes del saber paleontológico ya acumulado, que sirviese como guía para establecer relaciones de derivación entre estados de caracteres. Por ejemplo: «Los animales que tienen una columna vertebral compuesta de segmentos numerosos no pueden descender de otros cuya columna vertebral fuera constituida por un corto número de osteodemas, pero que los animales que tienen pocas vertebras tuvieron por antecesores a otros que tuvieron muchas» (Ameghino, 1915[1884]: 356). O, para citar otro caso: «Ningún animal provisto de cinco dedos en cada pie puede descender de otro que tuviera cuatro, tres, dos o uno» (Ameghino, 1915[1884]: 362); e incluso que los «vertebrados edentados siempre desciende de dentados y nunca a la inversa» (Ameghino, 1915[1884]: 364).

Análogamente a las correlaciones funcionales de corte cuvieriano, que permitían ir de una pesuña a una dieta, sin nada presuponer sobre el mecanismo causal que establecía esa correlación, esas leyes que Ameghino (1915[1884]: 350) enuncia y articula en *Filogenia*, debían permitir ir de dos especies a su ancestral común (cf. Ameghino, 1915[1884]: 69); y debían no sólo permitir ordenar cualquier grupo de especies próximas en una serie de ancestros y descendientes, más o menos lineal, más o menos ramificada, sino también predecir la existencia de ancestros aún desconocidos (Ameghino, 1915[1884]: 68)²⁸. Las leyes de la filogenia serían, en este sentido, análogas a las leyes de la astronomía (Ameghino, 1915[1884]: 68)²⁹.

SENDAS DE IRREVERSIBILIDAD

Por otra parte, y también de forma análoga al fundamento que las correlaciones cuvierianas podían tener en el Principio de las Condiciones de Existencia y en el Principio de la

²⁴ Al respecto de esa ley, que está en la base del paralelismo entre ontogenia y filogenia, véase: Russell (1916: 257); De Beer (1958: 5); Canguilhem *et al* (1960: 39); Gould (1977: 76); Amundson (2005: 112).

²⁵ Al respecto, ver: Russell (1916: 253); Canguilhem *et al* (1960: 40); López Piñero (1992: 43); Bowler (1996: 77); y Richards (2008: 148).

²⁶ Como Haeckel (1947[1868]: 171; 1948[1876]: 11; 2009[1897]: 251) nunca dejó de reconocerlo, la prioridad en la formulación del paralelismo entre ontogenia y filogenia, y no simplemente entre ontogenia y serie zoológica, pertenece a Fritz Müller-Desterro que la formuló en la Isla de Santa Catarina en base a investigaciones hechas sobre crustáceos de estas mismas playas. Al respecto, ver: De Beer (1958: 4); Canguilhem *et al.* (1960: 39); Gould (1977: 76); López Piñero (1992: 43); Bowler (1996: 74); West (2003: 133); y Amundson (2005: 113).

²⁷ Por ejemplo: Edward Cope (1887[1871]: 175); el propio Ameghino (1915[1884]: 291); y también Charles Depéret (1945[1907]: 241).

²⁸ Al respecto, ver: Salgado & Lizarraga (2005: 122); Novoa & Levine (2010: 99); y Casinos (2012: 94).

²⁹ Consúltese: Martínez & Rocca (2004: 201); Salgado & Lizarraga (2005: 117); y Casinos (2012: 93).

Correlación de los Órganos, esas leyes de la filogenia –que básicamente eran generalizaciones empíricas³⁰– parecían buscar un fundamento en una concepción de la evolución como proceso irreversible (cf. Ameghino, 1915[1884]: 387). Por eso, como Leonardo Salgado y Fernando Lizarraga (2005: 121) de alguna forma lo entrevieron, podría decirse que esas leyes encontrarían su fundamento en la ley que Louis Dollo vino a establecer diez años después de la publicación de *Filogenia*: «un organismo no puede regresar, siquiera parcialmente, a un estado anterior, ya realizado en la serie de sus ancestros» (Dollo, 1893: 165)³¹. Las *leyes de seriación* de Ameghino pretendían señalar *sendas de irreversibilidad*: caminos en el morfoespacio³² que sólo podían recorridos en una dirección.

La Ley de Dollo, que como Gould (1970: 202) supo subrayar no es una ley ortogénica a la Eimer, integra dos ideas: «[1] Una presunción a priori de que un organismo nunca revierte completamente hacia un estadio filogenético anterior»; y «[2] Una hipótesis contrastable de que una parte compleja de un ancestro nunca reaparece exactamente en su misma forma en un descendiente» (Gould, 1970: 201). Dos ideas que, me atrevo a sugerirlo, parecen ser la clave unificadora, implícita, de las leyes enunciadas por Ameghino. Aunque también es muy posible que la clave integradora de esas leyes quede más clara si se consideran esos dos corolarios de la ley Dollo que son la *Ley de Williston* y la *Ley de Arber*.

La primera de estas leyes fue enunciada por Samuel Williston (1914: 3) en *Water reptiles of the past and present*: «es una ley de la evolución que las partes de un organismo tienden hacia una reducción en número, y a una creciente especialización funcional» (cf. Simpson, 1970: 45). La segunda, mientras tanto, fue formulada por Agnes Arber (1920: 336) en *Water Plants* y denominada por ella ‘ley de la pérdida’ (*law of lost*): «una estructura u órgano, una vez perdido en el curso de la filogenia, nunca puede ser recuperado; si después el organismo tiene ocasión de reemplazarla, dicha estructura no será reproducida sino construida de nuevo de alguna forma diferente».

Pero Ameghino no intentó esa posible fundamentación que aquí estoy sugiriendo. Él se limitó a una justificación empírica de las leyes enunciadas en *Filogenia*. Ponerla evidencia sería más un trabajo de elucidación epistemológica que de Historia de la Ciencia. Lo que importa, por ahora y desde una perspectiva más histórica, es que esas leyes debían funcionar como principios metodológicos para desarrollar el Programa Filogenético (cf. Ameghino, 1915[1884]: 386); y aunque la universalidad de algunas de esas generalizaciones haya sido dudosa, lo cierto es que, dentro de cierto margen, ellas cumplían esa función. Además, el hecho de buscarlas muestra que el compromiso de Ameghino con el darwi-

³⁰ Cuvier (1992[1812]: 102) de hecho reconoce que muchas de sus correlaciones son meramente empíricas y sin un fundamento claro; aunque se suponga que ellas obedecen a los principios fundamentales de la Anatomía Comparada. Creo que muchas de las que Ameghino enuncia merecerían la misma calificación. Doy dos ejemplos: «Todo vertebrado acuático cuyos miembros estén provistos de uñas, deriva de vertebrados terrestres provistos igualmente de uñas»; y también: «todo cuadrúpedo de uña y de dedos unidos por una membrana para facilitar la natación, desciende de otro cercano puramente terrestre y cuyos dedos eran por consiguiente libres» (Ameghino, 1915[1884]: 348).

³¹ Sobre la Ley de Dollo, ver: Delsol (1989: 151); Gould (1994: 85); y Buffetaut (1998: 83).

³² Aquí me permito usar una noción, la de morfoespacio, que es típica de la Biología Evolutiva del Siglo XXI. Gerd Müller (2007: 946) la define así: «matriz tridimensional de morfologías posibles que es mayor que el conjunto de morfologías efectivamente realizadas en la naturaleza».

nismo era lúcido y coherente: en plena consonancia con lo que Darwin había propuesto y atento a los principales objetivos teóricos de la Biología Evolucionaria que se desarrollaba de los años en que él realizó sus trabajos como paleontólogo.

BIBLIOGRAFÍA

- AMEGHINO, Florentino (1889). *Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina*. Córdoba: Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina.
- AMEGHINO, Florentino (1915[1884]). *Filogenia: principios de clasificación transformista basados sobre leyes naturales y proporciones matemáticas*. Buenos Aires: La Cultura Argentina.
- AMEGHINO, Florentino (1936[1908]). Una rápida ojeada a la evolución filogenética de los mamíferos. En Ángel Giménez (Ed.). *Ameghino: homenaje de la Sociedad Luz en el XXV aniversario de su muerte, 1911- Agosto 6 – 1936*. Buenos Aires: Sociedad Luz, pp. 225-238.
- AMUNDSON, Ron (2005). *The changing role of the embryo in evolutionary thought*. Cambridge: Cambridge University Press.
- ARBER, Agnes (1920). *Water Plants*. Cambridge: Cambridge University Press
- ARISTÓTELES (1992). *Investigación sobre los animales* (traducción de Julio Bonet). Madrid: Gredos.
- ARISTÓTELES (1996). *La reproducción de los animales*. (traducción de Ester Sánchez). Madrid: Gredos.
- BALAN, Bernard (1979). *L'ordre et le temps*. Paris: Vrin.
- BOTELHO, João Francisco (2007). *Epigênese radical*. Florianópolis: Dissertação de Mestrado, UFSC.
- BOWLER, Peter (1985). *El eclipse del darwinismo: teorías evolucionistas antidarwinistas en las décadas en torno a 1900*. Barcelona: Labor.
- BOWLER, Peter (1996). *Life's splendid drama: evolutionary biology and the reconstruction of life ancestry*. Chicago: The University of Chicago Press.
- BUFFETAUT, Éric (1993). *Fósiles y hombres*. Barcelona: RBA editores.
- BUFFETAUT, Éric (1998). *Histoire de la Paleontologie*. Paris: PUF.
- BUFFETAUT, Éric (2001). *Cuvier: le découvreur de mondes disparus*. Paris: Pour la science.
- BURCKHARDT, Richard (1995). *The spirit of system*. Cambridge: Harvard University Press.
- CABRERA, Angel (1944). *El pensamiento vivo de Ameghino*. Buenos Aires: Losada.
- CANGUILHEM, Georges, Georges Lapassade, Jacques Piquemal, Jacques Ulmann (1962). *Du développement à l'évolution au XIX^e siècle*. Paris: PUF.
- CAPONI, Gustavo (2008). *Georges Cuvier: un fisiólogo de museo*. México: UNAM.
- CAPONI, Gustavo (2011). *La segunda agenda darwiniana: contribución preliminar a una historia del programa adaptacionista*. México: Centro Lombardo Toledano.
- CASINOS, Adrià (2012). *Florentino Ameghino: un evolucionista en El Plata*. Buenos Aires: Universidad Maimónides.
- COPE, Edward (1871). The laws of organic evolution. *The American Naturalist*, Vol. 5 (296), pp.725-727.
- COPE, Edward (1887[1871]). The method of creation of organic forms. En Edward Cope, *The origin of the fittest*. Appleton: New York, pp.172-214.

- COPE, Edward (1891). Ameghino on the extinct *Mammalia* of Argentina. *The American Naturalist*, Vol. 25 (296), pp.725-727.
- COPE, Edward (1895). The present problems of organic evolution. *The Monist* Vol. 5 (8/9): 593-608.
- CUVIER, Georges (1801). Extrait d'un ouvrage sur les espèces de Quadrupèdes dont on a trouvé les ossements dans l'intérieur de la terre, adressé aux savants et aux amateurs des sciences. *Magasin encyclopédique*, VII année (tome premier), pp. 60-82.
- CUVIER, Georges (1992[1812]). *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes* (Discours préliminaire). Paris: Flammarion.
- DARWIN, Charles (1993[1872]). *The origin of species*, 6^o edition. New York: The Modern Library
- DARWIN, Charles (1996[1859]). Letter to Charles Lyell: Down, 20/09/1859. En Frederick Burkhardt (Ed.), *Charles Darwin's letters, a selection (1825-1859)*. Cambridge: Cambridge University Press, p.205.
- DARWIN, Charles (1859). *On the origin of species*. London: Murray.
- DE BEER, Gavin (1958). *Embryos and ancestors*. Oxford University Press
- DE BEER, Gavin (1997[1971]). Homology: an unsolved problem. En Marck Ridley (Ed.), *Evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 215-221.
- DELSOL, Michel (1989). *Cause, loi, hasard en Biologie*. Paris: Vrin.
- DEPÉRET, Charles (1945[1907]). *Las transformaciones del reino animal*. Buenos Aires: Impulso.
- DOHRN, Anton (1994[1875]). The origin of vertebrates and the Principle of Succession of Functions. *History & Philosophy of the Life Sciences*, Vol. 16 (1), pp.3-96.
- DOLLO, Louis (1893). Les lois de l'évolution. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, Vol. 7, pp.164-166.
- EIGENMANN, Carl (1909). Adaptation. En Thomas Chamberlin (Ed.), *Fifty years of Darwinism* (Centennial addresses in honor of Charles Darwin – Baltimore: January 1, 1909). New York: Holt, pp.182-208.
- EIMER, Theodore (1890). *Organic evolution*. London: Macmillan.
- EIMER, Theodore (1898). *On orthogenesis*. Chicago: Open Court.
- FARIA, Felipe (2012). *Georges Cuvier: do estudo dos fósseis à paleontologia*. São Paulo: Editora 34.
- FERNÁNDEZ, José (1997). Florentino Ameghino: más allá del origen pampeano de la humanidad. En Andrés Escalona, Carlos Serrano, Eyra Cárdenas (Eds.), *Estudios de Antropología Biológica*, Vol.7. México: UNAM, pp.281-295.
- DOUGLAS FUTUYMA (2010). Evolutionary Biology: 150 years of progress. En: Michael Bell, Douglas Futuyma, Walter Eanes, Jeffrey Levinton (Eds.), *Evolution since Darwin: the first 150 years*. Sunderland: Sinauer, pp.3-30.
- GALTON, Francis (1876). A theory of heredity. *Journal of the Anthropological Institute*, Vol. 5: 329-348
- GAYON, Jean (2006). Hérité des caractères acquis. En Pietro Corsi, Jean Gayon, Gabriel Gohau, Stéphane Tirard, *Lamarck, philosophe de la nature*. Paris: PUF, pp.105-164.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, Étienne (1807). Considérations sur les pièces de la tête osseuse des animaux vertébrés, et particulièrement sur celles du crâne des oiseaux. *Annales du Muséum d'Historie Naturelle*, Vol. 10, pp. 342-365.
- GIARD, Alfred (1904[1898]). Le principe de Lamarck et l'hérédité des modifications somatiques. En Alfred Giard, *Controverses transformistes*. Paris: Naud, pp.135-158.

- GOULD, Stephen (1970). Dollo on Dollo's law: irreversibility and the status of evolution laws. *Journal of the History of Biology*, Vol. 3 (2), pp.180-212.
- GOULD, Stephen (1977). *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: Harvard University Press.
- GOULD, Stephen (1981). The rise of the Neolamarckism in America. En Centre de recherche sur l'Histoire des Idées de l'Université de Picardie (Ed.), *Lamarck et son temps, Lamarck et notre temps*. Paris: Vrin, pp.81- 91.
- GOULD, Stephen (1994). Curvada pero... ¿deformada? En Stephen Gould, *Ocho cerditos*. Barcelona: Crítica, pp.74-89.
- GUILLO, Dominique (2003). *Les figures de l'organisation*. Paris: PUF.
- HAECKEL, Ernst (1947[1868]). *Historia de la creación de los seres organizados según las leyes naturales*. Buenos Aires: Americana.
- HAECKEL, Ernst (1948[1876]). La perigénesis de las plástidulas. En Ernst Haeckel, *El origen de la vida*. Buenos Aires: Tor, pp.7-82.
- HAECKEL, Ernst (1974[1874]). *El origen del hombre*. Barcelona: Anagrama.
- HAECKEL, Ernst (2009[1897]). Fritz Müller-Desterro. Apéndice documental de MÜLLER, Fritz, *Para Darwin*. Florianópolis: EDUFSC, pp.241-260.
- HUXLEY, Julian (1965[1943]). *La evolución: síntesis moderna*. Losada: Buenos Aires.
- HUXLEY, Thomas (1893[1864]). *Criticism on The origin of species*. En: Thomas Huxley, *Darwiniana*. New York: Appleton, pp.80-106.
- HUXLEY, Thomas (1893[1878]). Evolution in Biology. En: Thomas Huxley, *Darwiniana*. New York: Appleton, pp.187-226.
- HUXLEY, Thomas (1898[1856]). On the method of Paleontology. En: Michael Foster y Ray Lankester (Eds.), *The scientific memoirs of Thomas Henry Huxley*, Vol.I. London: Macmillan, pp.422-444.
- INGENIEROS, José (1951[1919]). *Las doctrinas de Ameghino*. Buenos Aires: Roggero & Cia.
- JORDANOVA, Ludmilla (1990). *Lamarck*. México: Fondo de Cultura Económica.
- KELLOGG, Vernon (1907). *Darwinism to-day*. New York: Henry Holt & Co.
- KITCHER, Philip (2001). *El avance de la ciencia*. México: UNAM.
- LE DANTEC, Félix (1909). *La crise du transformisme*. Paris: Félix Alcan.
- LÓPEZ PIÑERO, José (1992). *La Anatomía Comparada antes y después del darwinismo*. Madrid: Akal.
- MÁRQUEZ MIRANDA, Fernando (1951). *Ameghino: una vida heroica*. Buenos Aires: Nova.
- MÁRQUEZ MIRANDA, Fernando (1957). *Valoración actual de Ameghino*. Buenos Aires: Perrot.
- MARSH, Othniel (1874). Small size of the brain in tertiary mammals. *American Journal of Science and Arts* [3° Series] Vol. 8 (43), pp. 66-67.
- MARTÍNEZ, Gladys & Susana Rocca (2004). Encrucijada epistemológica en instancias iniciales de la ciencia argentina. Em: Roberto Martins, Lilian Martins, Cibelle Silva y Juliana Ferreira (Eds.), *Filosofia e História da Ciência no Conesul: 3° encontro*. Campinas: AFHIC, pp.197-203
- MARTINS, Lilian (2007). *A teoria da progressão dos animais, de Lamarck*. São Paulo: Booklink.
- MAYR, Ernst (1982). *The growth of biological thought*. Cambridge: Harvard University Press.
- MAYR, Ernst (1992). *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Barcelona: Crítica.
- MAYR, Ernst (1976). Lamarck revisited. En: Ernst Mayr, *Evolution and diversity of life*. Cambridge: Harvard University Press, pp.222-250.

- MERCANTE, Víctor (1936). Florentino Ameghino. En Ángel Giménez (Ed.), *Ameghino: homenaje de la Sociedad Luz en el xxv aniversario de su muerte, 1911- Agosto 6 – 1936*. Buenos Aires: Sociedad Luz, pp.51-81.
- MÜLLER, Fritz (1864). *Für Darwin*. Leipzig: Engelmann.
- MÜLLER, Gerd (2007). Evo-Devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, Vol.8, pp. 943-949.
- NOVOA, Adriana & Levine, Alex (2010). *From man to ape: Darwinism in Argentina, 1870-1920*. Chicago: Chicago University Press.
- ORIONE, Julio (1987). Florentino Ameghino y la influencia de Lamarck en la Paleontología Argentina. *Quipu*, Vol. 4 (2), pp.447-471.
- PICHOT, André (1999). *Histoire de la notion de gène*. Paris: Flammarion.
- POULTON, Edward (1908[1889]). Theories of Heredity. En: Edward Poulton, *Essays on Evolution: 1889-1907*. Oxford: Clarendon Press, pp.120-138.
- POULTON, Edward (1909). Fifty years of Darwinism. En: Thomas Chamberlin (Ed.), *Fifty years of Darwinism* (Centennial addresses in honor of Charles Darwin – Baltimore: January 1, 1909). New York: Holt, pp.8-56.
- RICHARDS, Robert (2008). *The tragic sense of life*. Chicago: Chicago University Press.
- ROMANES, George (1895). *Darwin, and after Darwin*, Vol. II: Post-Darwinian questions: heredity and utility. Chicago: Open Court.
- RUDWICK, Martin (1997). *Georges Cuvier: fossil bones and geological catastrophes*. Chicago: Chicago University Press.
- RUSE, Michael (1983). *La revolución darwinista*. Madrid: Alianza.
- RUSSELL, Edward S. (1916). *Form and Function*. London: Murray.
- SALGADO, Leonardo & Lizarraga, Fernando (2005). Florentino y los números. En: Leonardo Salgado y Fernando Lizarraga, *Las vacas de Darwin y otros ensayos*. General Roca: Universidad Nacional del Comahue, pp.115-129.
- SALGADO, Leonardo (2011). La evolución biológica en el pensamiento y la obra de Florentino Ameghino. En Juan Fernicola, Aldo Prieto, Darío Lazo (Eds.). *Florentino Ameghino*. Buenos Aires: Asociación Paleontológica Argentina, pp.121-135.
- SANZ, José (2007). *Cazadores de dragones: historia del descubrimiento e investigación de los dinosaurios*. Barcelona: Ariel.
- SCHMITT, Stéphane (2006). *Aux origines de la biologie moderne*. Paris: Belin.
- SEMPER, Karl (1881). *Animal life as affected by the natural conditions of existence*. New York: Appleton.
- SIMPSON, George (1949). *The meaning of evolution*. New Haven: Yale University Press.
- SIMPSON, George (1970). La ciencia histórica. En Claude Albritton (Ed.). *Filosofía de la Geología*. Centro Nacional de Ayuda Técnica: México, pp.39-70.
- SIMPSON, George (1985). *Fósiles e historia de la vida*. Barcelona: Labor.
- SOBER, Elliot (2009). ¿Escribió Darwin el *Origen* al revés? *Teorema*, Vol. 28 (2), pp. 45-69.
- WATERS, Kenneth (2003). The arguments in the *Origin of Species*. En Jonathan Hodge & Gregory Radick (Eds.), *The Cambridge companion to Darwin*. Cambridge: Cambridge University Press, pp.116-137.
- WEISMANN, Auguste (1990[1883]). De l'hérédité. En Charles Lenay (Ed.). *La découverte des lois de l'hérédité: 1862-1900*. Paris: Pocket, pp.167-212.
- WEST, David (2003). *Fritz Müller: a naturalist in Brazil*. Blacksburg: Pocahontas.
- WILLINSON, Samuel (1914). *Water reptiles of the past and present*. Chicago: Chicago University Press.

Este libro se enmarca dentro de los proyectos (Miguel Ángel Puig Samper pasará el que dirige), y «De la cultura letrada a la cultura política: intelectuales, científicos y voluntad de poder en tiempos de crisis» (PIP-CONICET 112-201501-00463CO), financiado por el CONICET con sede en la UNQ (Argentina)

Este libro se ha realizado en el marco del Proyecto de Investigación HAR2016-75331-P (Ministerio de Economía, Industria y Competitividad/ FEDER), dirigido por Miguel Ángel Puig-Samper y Francisco Pelayo.



Imagen de cubierta: Charles Darwin, Geologic map of Patagonia (circa 1840, unpublished).
Reproduced by kind permission of the Syndics of Cambridge University Library (Classmark MS DAR 44.3).

Imagen de contracubierta: H.M.S. Beagle (1832).
darwin-online.org.uk

© De cada texto: su autor.

© De la presente edición: Ediciones Doce Calles, S.L. Apdo. de Correos, 270
28300 Aranjuez (Madrid)
www.docecalles.com

Edición al cuidado de Ediciones Doce Calles

ISBN:978-84-9744-233-6
Depósito legal: M-14164-2018

Impreso en España