

Ameghino y el abordaje embriológico de la filogenia

Ameghino and the embryological approach of phylogeny

GUSTAVO CAPONI

Universidade Federal de Santa Catarina | UFSC

RESUMEN Ameghino coincidía con Haeckel en lo que atañe al objetivo cognitivo fundamental de la Biología Evolucionaria. Para ambos, el principal cometido de esa ciencia era el trazado de filogenias. Pero mientras Haeckel consideraba que la disciplina piloto de dicho emprendimiento cognitivo debía ser la Embriología Comparada, Ameghino pensaba que ese papel rector le cabía a la Paleontología. Sus reparos con relación a la idea de que la ontogenia siempre recapitulase a la filogenia, justificaban esa idea. Para él, el conocimiento filogenético permitido por la Paleontología podía ser más preciso y seguro que el producido por la Embriología Comparada.

Palabras clave Florentino Ameghino – Ernst Haeckel – filogenia – ontogenia – recapitulación.

ABSTRACT Regarding the main cognitive target of evolutionary biology, Ameghino coincided with Haeckel. For both, the main task of this science was establishing phylogenies. But, while Haeckel believed that the leading discipline of that cognitive endeavor should be Comparative Embryology, Ameghino thought that this leading role should be performed by Paleontology. His objections regarding the idea that ontogeny always recapitulates phylogeny, justified that idea. For him, the phylogenetic knowledge permitted by Paleontology could be more accurate and reliable than that produced by the Comparative Embryology.

Keywords Florentino Ameghino – Ernst Haeckel – phylogeny – ontogeny – recapitulation.

6

Presentación

Florentino Ameghino (Lujan, 1854 – Buenos Aires 1911) – el primer científico argentino cuyo trabajo alcanzó reconocimiento internacional¹ – suele ser retratado como un cazador de fósiles pertinaz y prolífico², pero poco riguroso en lo atinente a los fundamentos teóricos de sus investigaciones³. Ese retrato tiende a persistir porque está en consonancia con lo que, en general, se piensa sobre lo que puede y debe ser la “ciencia periférica”: una ciencia eficiente y diligente en el desarrollo de agendas de investigación establecidas y delineadas en los “países centrales”, otrora llamados “las grandes naciones científicas”. El humilde y esforzado *científico periférico* ejecuta un programa que él no ha concebido y sobre cuyos fundamentos no precisa pensar demasiado: sólo lo necesario para poder desempeñar con eficiencia su función subalterna. Sus mayores virtudes son la obediencia y la abnegación; por eso no es de extrañar que sus reflexiones teóricas carezcan de valor y de interés para la reflexión epistemológica.

En el caso de Ameghino, esa situación explica que *Filogenia*⁴, su obra programática y teórica, haya sido soslayada por la mayor parte de los historiadores; dándosele siempre mayor relieve a los resultados concretos, y también a los errores, de sus investigaciones paleontológicas. Pero, procediendo de ese modo, se deja de apreciar una obra teórica y metodológica que, como Osvaldo Reig supo señalar, era muy ambiciosa y también muy sólida⁵. Una obra cuya lectura

brinda claves importantísimas para entender en qué consistió la revisión y ampliación de los objetivos de la Historia Natural en general, y de la Paleontología en particular, que produjo el advenimiento del darwinismo. Y es para contribuir a contrabalancear, aunque sea muy parcial y fragmentariamente, ese sesgo en el estudio de la obra de Ameghino, que aquí habré de detenerme a analizar una cuestión muy puntual: la posición que él adopta en *Filogenia* frente al enfoque que Ernst Haeckel (Potsdam, 1834 – Jena, 1919) proponía para los estudios filogenéticos y frente a lo que este último llamaba ‘ley biogenética fundamental’.

Entiendo que el examen de ese aspecto del pensamiento de Ameghino no sólo contribuye a una mejor comprensión del programa teórico que vertebró y orientó sus investigaciones; sino que también contribuye a una mejor comprensión de los problemas y objetivos cognitivos que pautaban el desarrollo de esa primera Biología Evolucionaria que se articuló en las tres décadas posteriores a la publicación de *On the origin of species*⁶. En esa Historia Natural que definitivamente se erigía en una genuina Historia de la Naturaleza, la discusión sobre los mecanismos causales que regían los procesos evolutivos era relativamente poco importante⁷: lo que más importaba era el establecimiento de relaciones de filiación entre taxones⁸; y cuando se analiza la obra y los trabajos de Ameghino eso debe tenerse muy en cuenta⁹. No hacerlo fue lo que llevó a sobrevalorar la temática de su putativo *lamarckismo*.

Filogenia: un programa darwiniano

Lo que en *On the origin of species* se propone como desafío y como logro, es la unificación teórica, en virtud de la explicación de la *unidad de tipo* por la *filiación común*¹⁰, de las evidencias de la Biogeografía, la Paleontología y la Anatomía y la Embriología Comparadas¹¹. Darwin¹² veía ahí su carta más alta¹³; y esa idea impactó casi inmediatamente en los modos de hacer Historia Natural¹⁴. Más allá de los desacuerdos que en los años siguientes fueron surgiendo sobre los mecanismos del cambio evolutivo¹⁵ – en particular, y hacia final del siglo XIX e inicios del XX, sobre la incidencia y el peso relativo de la selección natural, los factores lamarckianos, y las tendencias ontogenéticas¹⁶ –, esa asociación entre *unidad de tipo* y *filiación común* se transformó en el supuesto rector e incuestionado de lo que cabe llamar ‘Programa Filogenético’¹⁷: la ambiciosa agenda orientada a establecer los vínculos de filiación existentes entre todos los taxones producidos por la evolución¹⁸. Situación ésa que el propio Ameghino describió con toda claridad cuando dijo: “hoy los naturalistas se contraen a reconstruir el gran árbol de la vida, trazando las líneas de filiación de las especies”¹⁹.

Ese primer darwinismo fue el darwinismo de Thomas Huxley, de Ernst Haeckel, de Carl Gegenbaur, de Edwin Lankester²⁰; que también fue el darwinismo de obras como *Für Darwin* de Fritz Müller²¹ y *The origin of vertebrates and the principle of succession of functions* de Anton Dorn²². Y es ahí que hay que situar 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 Gaudry²³. Pero es también ahí que hay que situar esa temprana y lúcida obra programática que fue *Filogenia*²⁴. En esas páginas, Ameghino enuncia, con toda claridad, cuáles son los objetivos cognitivos de toda esa nueva Historia Natural hegemónica por el Programa Filogenético²⁵; y lo hace en general, no sólo en referencia a la Paleontología²⁶. Así, por el tenor de sus planteos y argumentos, Ameghino muestra que ha leído y comprendido cabalmente la obra fundacional del darwinismo y el programa que en ella se propone para toda la Historia Natural.

Decir, como Angel Cabrera, que después de recorrer *Filogenia*, “el lector no puede menos de preguntarse si el autor conocía realmente los fundamentos del transformismo de Darwin y de Wallace”²⁷, sólo puede indicar que no se ha comprendido cabalmente, ni cuáles eran los presupuestos y los objetivos teóricos que norteaban a la primera Biología Evolucionaria, ni tampoco cuáles eran los presupuestos y los objetivos teóricos a los que responde la redacción de *Filogenia*. Porque, si se atiende a esos objetivos, los razonamientos neolamarckianos en los que Ameghino pudo haber llegado a incurrir para explicar la adaptación²⁸, aparecen como algo meramente secundario y lateral. Y lo mismo vale para ese recurso a la teoría spenceriana de la equilibración directa²⁹ que Ameghino hace en “Mi credo”, cuando Ameghino dice que:

*la diversificación, complicación y perfeccionamiento de los organismos se efectúa por una adaptación constante al medio, el cual también evoluciona constantemente. 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*³⁰.

Para el desarrollo del Programa Filogenético todo eso era tan escasamente significativo como también lo eran las referencias que Darwin hizo, en *On the origin of species*, a la transmisión hereditaria de las modificaciones adquiridas³¹. Ese neolamarckismo fue, además, muy común entre los paleontólogos comprometidos en el desarrollo de dicho programa³²; y en ningún caso afectaba el andamio de ese emprendimiento cognitivo. Como tampoco empañaba, en lo más mínimo, la claridad teórica de *Filogenia* en lo que respecta al impacto efectivo que esa obra podía y debía tener en el desarrollo de la Historia Natural de fines del Siglo XIX. Si el compromiso de Ameghino con el darwinismo es puesto en duda en razón de ese 'lamarckismo', habría que hacer lo mismo con George Romanes; que en 1895 insistía en sostener que en la teoría darwiniana había cabida para los "principios lamarckianos"³³.

Haeckel y Ameghino: dos caminos que convergen

Juzgar el valor de *Filogenia* por esos elementos neolamarckianos que ella sin duda contiene, sería evaluarla por las marcas circunstanciales que en esas páginas dejaron cuestiones accesorias, que no hacían al objetivo cardinal de la obra; y éste no era otro que el de "hacer con la Paleontología lo que ya había realizado Haeckel con la Embriología"³⁴: reorganizarla metodológicamente para mejor desempeñar la función que ella debía desempeñar dentro del Programa Filogenético. En lo que atañe a eso, la principal diferencia de Ameghino con Haeckel residía en el hecho de este último considerase que, para el desarrollo de la *Filogenia* en general, la Paleontología era una base, o una referencia, más confiable que la Embriología Comparada. Una diferencia, si se quiere, más metodológica que teórica; y que quizá sólo reflejase el área de investigación que cada uno de estos dos naturalistas conocía y quería desarrollar.

8

Ameghino – que, como nos dice Irina Podgorny, había leído las traducciones francesas de las obras de Haeckel³⁵ – valoraba el aporte de la Embriología Comparada en el desarrollo de los estudios filogenéticos³⁶. Al fin y al cabo, el propio Darwin, ya había dicho que "La comunidad en estructura embrionaria revela comunidad de origen"³⁷. Incluso, citando a Ernst Haeckel pero también a Fritz Müller, Ameghino también aceptaba, con algunas reticencias, la propia teoría de la recapitulación³⁸. Aunque, por razones que mencionaré más adelante, él considerase que el trayecto de la ontogenia no siempre iluminaba el curso de la filogenia. Para Ameghino, el paralelismo entre ontogénesis y filogénesis podía ser verdadero en lo general³⁹, pero engañoso en algunos detalles sobre los cuales el estudio paleontológico era más seguro y confiable⁴⁰.

Haeckel, por su parte, también consideraba que los estudios filogenéticos debían recurrir a la Anatomía Comparada, a la Paleontología, y a la Embriología Comparada; pero pensaba que la 'Ontogenia Comparada', vista a la luz del paralelismo entre ontogénesis y filogénesis, constituía la vía fundamental⁴¹: sobre todo porque, en cuanto a su alcance, ella era más amplia que la Paleontología⁴². El estudio de la ontogenia podía llevar la mirada de la *Filogenia* mucho más lejos que los estudios paleontológicos: limitados, obviamente, a los materiales morfológicos pasibles de fosilización. Su teoría sobre *gastrea*⁴³, podría muy bien haber dicho Haeckel, hubiese resultado imposible de ser formuladas y fundamentada en base a evidencia paleontológica.

Pero, más allá de esa diferencia respecto del valor relativo de la Embriología y la Paleontología, en lo que atañe al objetivo teórico al cual ambas disciplinas debían servir, el acuerdo entre los dos naturalistas era total; y ese acuerdo quedaba plasmado en la insistencia con la que tanto Haeckel⁴⁴ como Ameghino⁴⁵ recurrían a la imagen del árbol filogenético, ese árbol genealógico invertido⁴⁶, para con él representar los procesos evolutivos. Cabrera⁴⁷, Márquez Miranda⁴⁸, y Casinos⁴⁹ apuntan esa insistencia en la imagen del árbol como si fuese una nota idiosincrática de Ameghino; yo, en

cambio, prefiero considerarla como el simple recurso al más reconocido ícono del darwinismo⁵⁰: la única ilustración que puede encontrarse en las páginas de *On the origin of species*⁵¹.

Creo, por fin, que lo que también pone en evidencia la afinidad teórica entre ambos naturalistas, es el hecho de Ameghino haber aceptado un término amonedado por Haeckel, 'filogenia'⁵², para con él aludir a esa nueva Historia Natural, orientada por una perspectiva genealógica, cuyas bases se pretendía establecer. Haeckel propuso esa expresión⁵³, que el propio Darwin acabó aceptando, como sinónimo de "historia natural de los organismos"⁵⁴; y es en ese mismo sentido general de que Ameghino retoma la expresión: sólo que en su desarrollo, conforme ya dije, él le da una función más importante a la Paleontología que a la Embriología Comparada. Haeckeliano en su comprensión del darwinismo, Ameghino se aproxima a Albert Gaudry⁵⁵, considerando que la Paleontología es la llave maestra de la Filogenia⁵⁶.

Identificando con claridad el punto de arranque del Programa Filogenético establecido por el propio Darwin⁵⁷, Ameghino también asume que "toda clasificación natural, debe ser genealógica"⁵⁸; y lo que él quería era pertrechar a los naturalistas, en particular a los paleontólogos, de los recursos metodológicos necesarios para reconstruir esas genealogías que, al converger y articularse entre sí, iban a dar lugar a esa clasificación genealógica que también sería el mapa de la ruta efectivamente seguida por la evolución⁵⁹. Idea, ésta última, que quedó muy bien formulada en el último párrafo de *Filogenia*:

*La clasificación zoológica, restaurada según los procedimientos expuestos, de las ramas hacia el tronco, debe representar un gran árbol, cuyas ramas inferiores se hundan en las profundidades del tiempo pasado, de modo que vez rehecho, siguiendo el desarrollo de ese árbol desde su tronco hasta la copa, debe representar una evolución paralela a la disposición de la serie animal actual, paralela al desarrollo embriológico y senil y paralela al desarrollo paleontológico. Si procediendo según las leyes evolucionistas naturales ya expuestas y los procedimientos exactos ya explicados, llegamos a producir un conjunto que reúna la cuádruple evolución paralela prevista, habremos demostrado a un tiempo la teoría de la evolución, sujetándola a leyes que poco a poco iremos formulando y completando, presentando la solución del problema con la prueba y la contraprueba. Restaurar ese árbol, roto, destrozado y dispersado en el tiempo y en el espacio, será materia de mi labor en lo porvenir.*⁶⁰

Nótese que, conforme lo dicho por Fritz Müller ya en el primer párrafo de *Für Darwin*⁶¹, Ameghino también entendía que el trazado de filogenias congruentes, y lo más amplias posibles, constituía la mejor manera de corroborar la teoría darwiniana. No importaba el mecanismo, o proceso concreto, ahí involucrado: lo que importaba era que el patrón exhibido ordenase, de forma coherente y parsimoniosa, todo el lote de taxones en estudio según relaciones de filiación en las cuales la relación ancestro-descendiente siempre respetase la misma secuencia de estados primitivos y estados derivados de los caracteres considerados. El foco de *Filogenia* estaba en cómo establecer esas secuencias de estados: ése era el objeto de las leyes de seriación filogenética que allí se enunciaban⁶²; y ahí residía, además, la principal dificultad que Ameghino veía en la sedicente 'ley biogenética fundamental': la ontogenia no siempre era un archivo confiable de las secuencias filogenéticas.

La ley biogenética fundamental

Como el propio Haeckel nunca dejó de reconocerlo⁶³, la prioridad en la formulación del paralelismo entre ontogenia y filogenia, y no simplemente entre ontogenia y serie o escala zoológica, pertenece a Fritz Müller-Desterrero; que la formuló en esta isla en la que ahora escribo y en base a investigaciones hechas sobre crustáceos de estas mismas playas⁶⁴. Pero fue por la mediación de Haeckel⁶⁵ que ella cobró la importancia que tenía en la época en que Ameghino escribía *Filogenia*⁶⁶. Fue él que la presentó bajo el pomposo rótulo de *ley biogenética*⁶⁷; dándole su más célebre formulación: *la ontogenia es una recapitulación abreviada de la filogenia*⁶⁸.

Y aunque ahí se aluda a la ontogenia teniendo a la filogenia como referencia; de hecho, el contenido informativo de esa generalización va de la ontogenia a la filogenia. Porque, siendo la ontogenia mejor conocida y más fácilmente analizable que la filogenia, será ésta la que podrá ser reconstruida a partir de aquella. La Ley Biogenética nos da, de cierto modo, una ley de seriación análoga a las que Ameghino buscaba: lo que viene antes filogenéticamente hablando, debe ser aproximadamente semejante a lo que viene antes desde el punto de vista ontogenético.

Por eso, la forma embrionaria que se repite en un grupo de especies diferentes, debe ser semejante al ancestral común de todo ese grupo. La inferencia, hecha por Haeckel, desde la gástrula, una etapa de de la ontogenia común a zoofitos a vertebrados, a la gastraea: el hipotético ancestro común de todas las linajes animales, de los protozoarios a los vertebrados; es una de las retrodicciones a las que esa ley dio lugar⁶⁹. Una ley que los propios paleontólogos tomaron en serio⁷⁰; aunque su fundamento no estuviese en el estudio de los fósiles y sí en la intersección entre Anatomía Comparada, Taxonomía y Embriología Comparada. Entre esos paleontólogos estuvo el propio Ameghino⁷¹.

Pese a que la Embriología Comparada no fuese, según él mismo reconocía, su estudio favorito, Ameghino asumía la relevancia que sus resultados tenían para clasificación genealógica; y atribuía eso, en gran parte, a la importancia que había tomado la teoría de la recapitulación⁷². Teoría que él aceptaba en sus grandes líneas⁷³, subrayando la importancia que la misma tenía en la explicación de atavismos y reversiones⁷⁴. Pero, aun así, en lo que atañe a las reconstrucciones filogenéticas, Ameghino no consideraba que la misma fuese tan decisiva como Haeckel pensaba⁷⁵. La Ley Biogenética parecía más un principio heurístico que una ley suficiente para validar los nexos y las seriaciones filogenéticas.

En consonancia con su idea de que la Embriología Comparada producía una evidencia filogenética demasiado general, y a menudo engañosa, Ameghino también pensaba que la teoría de la recapitulación adolecía de muchas excepciones como para ser tomada al pie de la letra⁷⁶. Su principal problema era caracteres que habían desaparecido sin haber “dejado ningún vestigio en el desarrollo del embrión”⁷⁷. Lo interesante es que, según Ameghino⁷⁸, lo que podía explicar esa desaparición tenía que ver, conforme lo señaló Leonardo Salgado⁷⁹, con aquello que, más tarde, Louis Bolk denominó ‘fetalización’⁸⁰; y posteriormente fue llamado ‘neotenia’⁸¹, o ‘paedomorfosis’⁸²: “la retención de caracteres ancestrales juveniles por los descendientes adultos”⁸³.

Coincidiendo con todos los defensores del paralelismo haeckeliano⁸⁴, Ameghino afirmaba que la recapitulación estaba vinculada a la anticipación, en la sucesión de generaciones, de la aparición ontogenética de ciertos caracteres⁸⁵: de generación en generación su aparición ocurría en una etapa más temprana, hasta acabar ocurriendo ya en el embrión⁸⁶; llegando a desaparecer en la etapa adulta⁸⁷. Pero, decía Ameghino, había casos en que ocurría lo contrario: había ocasiones en las que algún aspecto de la ontogenia se demoraba en lugar de anticiparse⁸⁸. La muela del juicio del hombre sería un ejemplo de eso: comparando cráneos antiguos, y de supuestas ‘razas inferiores’ actuales, con lo que ocurriría en su siglo con las por él denominadas ‘razas superiores’, Ameghino decía observar que, a cada generación, ese molar aparecía en una etapa más tardía⁸⁹. Por eso, sostenía también Ameghino, “muchos caracteres de los antepasados, en vez de buscarlos en el embrión debemos buscarlos en el individuo muy viejo, en quien están en vías de desaparecer por eliminación”⁹⁰, sin dejar rastro en ninguna etapa de la ontogenia⁹¹.

Eso no sólo ocurriría con los dientes, sino también “con una multitud de caracteres incluidos en los *caracteres seniles*”. Entre ellos: “el prognatismo senil, el cambio de forma del maxilar inferior, el gran desarrollo de la barba, la incurvación de la columna vertebral, la disminución del peso del cerebro, etc. etc.”⁹². Y lo que ocurría en una especie podía ocurrir en muchas, o hasta en todas, tornando a ley biogenética un principio de seriación de aplicación muy limitada e incierta; que sólo serviría cuando estamos reconstruyendo una serie de transformaciones en un carácter la en el que ya hemos detectado una tendencia a la anticipación dentro de cierto linaje⁹³. Valiendo lo mismo para la fetalización⁹⁴. Y esa detección sólo es posible por el estudio de los fósiles

Conclusión

La posición de Ameghino frente a la idea de recapitulación puede entenderse como una cuestión de niveles. En lo que respecta a las grandes categorías taxonómicas, Ameghino la acepta: el embrión de todo mamífero placentario, nos dice, recorre integralmente la escala de los vertebrados, desde el pez hasta el marsupial; y eso nos indica la senda real de la evolución⁹⁵. Pero, cuando se empieza a considerar grupos taxonómicos menores, por ejemplo especies dentro de un género, el desarrollo embrionario deja de ser una referencia segura para la seriación filogenética: la evolución puede tanto producir anticipaciones como postergaciones de los procesos ontogenéticos; y eso le quita a la idea recapitulación el carácter decisivo que Haeckel le atribuía. Ahí, como ya fue dicho, la Paleontología se mostraba como un instrumento más preciso y confiable.

Esto, sin embargo, no impedía que en el trazado de filogenias siempre se buscara una convergencia, o congruencia, entre los datos de la Embriología Comparada y los datos de la Paleontología. Para Ameghino era ésta que tenía la última palabra; pero la coincidencia entre las seriaciones basadas en evidencias paleontológicas y aquellas basadas en evidencias embriológicas, siempre debía considerarse como una ratificación de la filogenia que allí se trazaba. Por eso, si en el plano teórico podía haber alguna divergencia entre los puntos de vistas de Haeckel y de Ameghino; en lo que respecta a los resultados de sus investigaciones, lo que se verifica es clara una convergencia. Esos resultados eran siempre contribuciones orientadas a la reconstrucción del *árbol de la vida*; que era el objetivo rector del Programa Filogenético.

Eso sugiere que, en poco tiempo, a menos de un cuarto de siglo desde la publicación de *On the origin of species*, la Biología Evolucionaria se había transformado en una ciencia madura: en ella, las cuestiones teóricas más generales, como esas que separaban a Ameghino de Haeckel, podían discutirse sin que por eso se comprometiese, u obstaculizase, ni el progreso, ni la consiliencia de inducciones⁹⁶, en vistas a objetivos cognitivos compartidos y considerados como fundamentales. En lo que atañe a esto último, Ameghino era tan darwinista cuanto Haeckel; y los dos lo eran, plenamente. Pero no por negar o afirmar la transmisión de los caracteres adquiridos, o la recapitulación; sino por estar ambos claramente comprometidos en el desarrollo del Programa Filogenético.

11

Notas e referencias bibliográficas

Gustavo Caponi es Doctor en Lógica & Filosofía de la Ciencia (Unicamp, 1993), Profesor Titular del Departamento de Filosofía de la Universidade Federal de Santa Catarina, e investigador del CNPq. E-mail: gustavoandrescaponi@gmail.com.

- 1 La literatura secundaria es muy clara a ese respecto. Véase: SIMPSON, George Gaylord. *Discoverers of the lost worlds*. New Haven: Yale University Press, 1984, p.79; RAINGER, Ronald: *An agenda for antiquity: Henry Fairfield Osborn & Vertebrate Paleontology at the American Museum of Natural History, 1890-1935*. Tuscaloosa: University of Alabama Press, 1991, p.189; BUFFETAUT, Éric. *Fósiles y hombres*. Barcelona: RBA, 1993, p.274; FARIA, Felipe. A revolução darwiniana na Paleontologia e a ideia de progresso no processo evolutivo. *Scientiae Studia*, São Paulo: USP, v.10, n.2, p. 297-326, 2012a. Pero, en lo que atañe a este punto, también se puede leer la elogiosa reseña que Cope hizo de: AMEGHINO, Florentino. *Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina*. Córdoba: Academia Nacional de Ciencias de la Republica Argentina, 1889. Cf. COPE, Edward. Ameghino on the extinct *Mammalia* of Argentina. *The American Naturalist*, Washington: American Society of Naturalists, v.25, n.296, p. 725-727, 1891.
- 2 Véase: SIMPSON, George Gaylord. *Fósiles e historia de la vida*. Barcelona: Labor, 1985, p.196; SANZ, José. *Cazadores de dragones: historia del descubrimiento e investigación de los dinosaurios*. Barcelona: Ariel, 2007.p.156. BUFFETAUT, Éric. Guerre des fossiles en Patagonie. *Pour la Science*, Paris: Éditions Belin, n.427, p. 72-75, 2013.
- 3 Véase: CABRERA, Angel. *El pensamiento vivo de Ameghino*. Buenos Aires: Losada, 1944.p.31; MARQUEZ MIRANDA, Fernando. *Ameghino: una vida heroica*. Buenos Aires: Nova, 1951, p.136; MARQUEZ MIRANDA, Fernando. *Valoración actual de Ameghino*. Buenos Aires: Perrot, 1957, p.16; ORIONE, Julio. Florentino Ameghino y la influencia de Lamarck en la Paleontología Argentina. *Quiju*, México: SMHCT, v.4, n.2, p. 447-471, 1987; SALGADO, Leonardo. La evolución biológica en el pensamiento y la obra de Florentino Ameghino. In: FERNICOLA, Juan; PRIETO, Aldo; LAZO, Darío (eds.). *Florentino Ameghino*. Buenos Aires: Asociación Paleontológica Argentina, 2011; CASINOS, Adrià. *Florentino Ameghino: un evolucionista en El Plata*. Buenos Aires: Universidad Maimónides, 2012.
- 4 AMEGHINO, Florentino. *Filogenia: principios de clasificación transformista basados sobre leyes naturales y proporciones matemáticas*. Buenos Aires: La Cultura Argentina, 1915[1884].
- 5 REIG, Osvaldo. La Paleontología argentina: pasado y presente [1981]. In: REIG, Osvaldo. *Excelencia y atraso: una mirada de frente a la ciencia argentina contemporánea*. Buenos Aires: Ediciones de la flor, 1992, p. 70.

- 6 DARWIN, Charles. *On the origin of species*. London: Murray, 1859.
- 7 BALAN, Bernard: *L'ordre et le temps*. Paris, Vrin, 1979. p.495.
- 8 BOWLER, Peter: *Life's splendid drama: evolutionary biology and the reconstruction of life ancestry*. Chicago: University of Chicago Press, 1996, p.41; CAPONI, Gustavo: *La segunda agenda darwiniana*. México: Centro Lombardo Toledano, 2011, p.4.
- 9 NOVOA, Adriana; LEVINE, Alex. *From man to ape: Darwinism in Argentina, 1870-1920*. Chicago: Chicago University Press, 2010.p.98.
- 10 DARWIN, op. cit., 1859, p.413-4.
- 11 WATERS, Kenneth. The arguments in the *Origin of Species*. In: HODGE, Jonathan; RADICK, Gregory (eds.). *The Cambridge companion to Darwin*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003, p.127; CAPONI, op. cit., 2011, p.103.
- 12 DARWIN, Charles. Letter to Charles Lyell: Down, 20/09/1859. In: Burkhardt, Frederick (ed.). *Charles Darwin's letters, a selection (1825-1859)*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- 13 MAYR, Ernst. *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Barcelona: Crítica, 1992. p.107; y SOBER, Elliot. ¿Escribió Darwin el Origen al revés? *Teorema*, Oviedo: Universidad de Oviedo, v.28, n. 2, p. 45-69, 2009.
- 14 MAYR, op. cit., 1992, p.36; BOWLER, *Life's splendid drama*, op. cit., 1996, p.7.
- 15 Hay muchos textos de la época que reflejan muy bien el tenor de esas disidencias. Menciono tres que me parecen particularmente claros: COPE, Edward. The present problems of organic evolution. *The Monist*, Oxford: Oxford University Press, v.5, n. 8/9, p.593-608, 1895; KELLOGG, Vernon. *Darwinism to-day*. New York: Henry Holt, 1907; y LE DANTEC, Félix. *La crise du transformisme*. Paris: Félix Alcan, 1909.
- 16 BOWLER, Peter. *El eclipse del darwinismo: teorías evolucionistas antidarwinistas en las décadas en torno a 1900*. Barcelona: Labor, 1985.
- 17 CAPONI, op. cit., 2011, p.4.
- 18 RUSSELL, Edward. *Form and Function*. London: Murray, 1916, p.268; RUSE, Michael. *La revolución darwinista*. Madrid: Alianza, 1983, p. 287; BOWLER, *Life's splendid drama*, op. cit., 1996, p.40; Caponi, op. cit., 2011, p.103; FARIA, Felipe. *Georges Cuvier: do estudo dos fósseis à paleontologia*. São Paulo: Editora 34, 2012b. p.220. MAYR, op. cit, 1992, p.37; y AMUNDSON, Ron 2005: *The changing role of the embryo in evolutionary thought*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005, p.110.
- 19 AMEGHINO, Florentino. Una rápida ojeada a la evolución filogenética de los mamíferos [1908]. In: GIMENEZ, Angel (ed.). *Ameghino: homenaje de la Sociedad Luz en el XXV aniversario de su muerte, 1911- Agosto 6 – 1936*. Buenos Aires: Sociedad Luz, 1936, p.226.
- 20 Al respecto, ver: RUSSELL, op. cit., 1916, p.246-67); LÓPEZ PIÑERO, José. *La Anatomía Comparada antes y después del darwinismo*. Madrid: Akal, 1992. p.40-9); BOWLER, *Life's splendid drama*, op. cit., 1996, p.6-25.
- 21 MÜLLER, Fritz. *Für Darwin*. Leipzig: Engelmann, 1864. Sobre el pionerísimo valor de esta obra de Fritz Müller para el desarrollo de las investigaciones filogenéticas, ver: RUSSELL, op. cit., 1916, p.252; PAPAVERO, Nelson. Fritz Müller e a comprovaçao da teoria de Darwin. In: DOMINGUES, Heloisa; ROMERO SÁ, Magali; GLICK, Thomas (eds.). *A recepção do darwinismo no Brasil*. Rio de Janeiro: FIOCRUZ, 2003. p.32); WEST, David. *Fritz Müller: a naturalist in Brazil*. Blacksburg: Pocahontas, 2003. p.128; y AMUNDSON, op. cit., 2005, p.113.
- 22 DOHRN, Anton: The origin of vertebrates and the Principle of Succession of Functions [1875]. *History & Philosophy of the Life Sciences*. Napoli: Stazione Zoologica Anton Dohrn, v.16, n.1, p. 3-96, 1994. Sobre la naturaleza y el significado de los trabajos de Dohrn, ver: RUSSELL, op.cit., 1916, p.274; BOWLER, *Life's splendid drama*, op. cit., 1996, p.160); y SCHMITT, Stéphane. *Aux origines de la biologie moderne*. Paris: Belin, 2006, p.391.
- 23 Cf. BUFFETAUT, Éric. *Histoire de la Paleontologie*. Paris: PUF, 1998, p.77-81.
- 24 Cf. INGENIEROS, José. *Las doctrinas de Ameghino*. Buenos Aires: Roggero & Cia, 1951[1919]. p.75; PODGORNÝ, Irina. Bones and devices in the constitution of Paleontology in Argentina at the end of the Nineteenth Century. *Science in context*. Cambridge: Cambridge University Press, v.18, n.2, p. 249-283, 2005; LOPES, Margaret & PODGORNÝ, Irina. Paleontologia e evolucionismo no sul da América: a Biogeografia de Wallace como um dos obstáculos centrais para interpretar a história geológica do hemisfério sul. In: DOMINGUES, Heloisa; ROMERO Sá, Magali; PUIG-SAMPER, Miguel Angel; RUIZ, Rosaura (eds.). *Darwinismo, meio-ambiente, sociedade*. Rio de Janeiro: MAST, 2008. p.144.
- 25 AMEGHINO, *Filogenia*, op. cit., 1915[1884], p.14-5. Me referí a eso en CAPONI, op.cit., 2011, p.103.
- 26 AMEGHINO, op. cit., 1915[1884], p.291.
- 27 CABRERA, op. cit., 1944, p.31.
- 28 Por ejemplo: AMEGHINO, *Filogenia*, op. cit., 1915[1884], p.257 y p.388.
- 2 Véase: SPENCER, Herbert. *The Principles of Biology*, Vol. I. New York: Appleton, 1891[1864], §160. Analisé esa noción de Spencer en: CAPONI, Gustavo. Herbert Spencer: entre Darwin y Cuvier. *Scientiae Studia*. São Paulo: USP, v.12, n.1, p. 45-71, 2014.
- 30 AMEGHINO, Florentino. Mi credo [1906]. In AMEGHINO, Florentino: *Doctrinas y descubrimientos*. Buenos Aires: La Cultura Argentina, 1917. p.233.
- 31 DARWIN, op. cit., 1859, p.43.
- 32 GOULD, Stephen 1981: The rise of the Neolamarckism in America. In: BOULANGER, Daniel (ed.). *Lamarck et son temps, Lamarck et notre temps*. Paris: Vrin. p.85; BUFFETAUT, *Histoire de la Paleontologie*, op.cit., 1998, p.83.
- 33 ROMANES, George. *Darwin, and after Darwin*, Vol. II: Post-Darwinian questions: heredity and utility. Chicago: Open Court, 1895. p.153.
- 34 NGENIEROS, op. cit., 1951[1919], p.76.
- 35 PODGORNÝ, op. cit., 2005, p.253.
- 36 AMEGHINO: *Filogenia*, op. cit., 1915[1884], p.307-13. Pero también: AMEGHINO, Florentino. *Filogenia* [páginas inéditas, 1890].In: GIMENEZ, Angel (ed.): *Ameghino: homenaje de la Sociedad Luz en el XXV aniversario de su muerte, 1911- Agosto 6 – 1936*. Buenos Aires: Sociedad Luz, 1936, p.198. Véase, además: SALGADO, op. cit., 2011, p.125.
- 37 Darwin, op.cit., 1859, p.449. Al respecto ver: GOULD, Stephen. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: Harvard University Press, 1977. p.72.
- 38 AMEGHINO, *Filogenia*, op.cit., 1915[1884], p.303-6.

- 39 AMEGHINO, op.cit., 1915[1884], p.375-6.
- 40 AMEGHINO, op.cit., 1915[1884], p.291-2. Al respecto ver: NOVOA & LEVINE, op. cit., 2010, p.99.
- 4 HAECKEL, Ernst: *Historia de la creación de los seres organizados según las leyes naturales*. Buenos Aires: Americana, 1947[1868]. p.386; y *El origen del hombre*. Barcelona: Anagrama, 1974[1874]. p.61.
- 42 HAECKEL, *Historia de la creación de los seres organizados según las leyes naturales*, op. cit., 1947[1868]. p.318.
- 43 HAECKEL, op. cit., 1947[1868]. p.389.
- 44 Haeckel usa los árboles genealógicos para presentar los grandes lineamientos de la clasificación y la evolución de los reinos Protista (Haeckel, op. cit., 1947[1868], p.325), Vegetal (*ibid*, p.351), y Animal (*ibid*, p.383). Al respecto ver: RUSSELL, op. cit., 1916, p.251.
- 45 Ver: AMEGHINO, *Filogenia*, op. cit., 1915[1884]: p.15; p.16; p.66; p.68; p.122 y; p.502.
- 46 TASSY, Pascal. *L'arbre à remonter le temps*. Paris: Diderot, 1991.
- 47 CABRERA, op. cit., 1944, p.34.
- 48 MÁRQUEZ MIRANDA, *Ameghino: una vida heroica*, op. cit., 1951, p.125.
- 49 CASINOS, op. cit. 2012, p.91.
- 50 TASSY, op. cit., 1991, p.43-5.
- 51 DARWIN, op. cit., 1859.
- 52 *Phylogenie*, en alemán.
- 53 HAECKEL, *Historia de la creación de los seres organizados según las leyes naturales*, op. cit., 1947[1868], p.324.
- 54 DARWIN, Charles. *The origin of species*, 6^o edition. New York: The Modern Library, 1993[1872]. p.578.
- 5 Véase: GAUDRY, Albert. *Essai de Paléontologie Philosophique*. Paris: Masson, 1883. Al respecto de ese aspect del pensamiento de Gaudry consúltese: TASSY, 1991, op. cit., p.64-5.
- 56 Muy correctamente, Irina Podgorny señala una influencia directa de Gaudry sobre Ameghino (PODGORNY, op. cit., 2005, p.253). Vale resaltar, entretanto, que eso sólo vale para la idea que ambos tenían sobre el valor de esa Paleontología filogenéticamente orientada que ambos desarrollaban. En un plano más especulativo, Gaudry sostenía un evolucionismo teísta del que nada hay en el materialismo de Ameghino. Ese evolucionismo teísta de Gaudry se hace particularmente claro en las últimas páginas del *Essai de Paléontologie Philosophique* (GAUDRY, op.cit., 1883, p.211). Al respecto, ver: BUFFETAUT, Eric: *Fósiles y hombres*, op. cit, 1991, p.208; y *Histoire de la Paléontologie*, op. cit., 1998, p.81. El materialismo que le atribuyo a Ameghino se hace indiscutiblemente claro en: AMEGHINO, *Mi credo* [1906], op. cit, 1917.
- 57 DARWIN: *On the origin of species*, op. cit., 1859, p.420; *The origin of species*, 6^o edition, op. cit., 1993[1872], p.579.
- 58 AMEGHINO, *Filogenia*, op. cit., 1915[1884], p.14. Al respecto ver también: INGENIEROS, op. cit., 1951[1919], p.72; y PODGORNY, op. cit., 2005, p.253.
- 59 Véase: AMEGHINO, op. cit., 1915[1884], p.16 y p.347.
- 60 AMEGHINO, op. cit., 1915[1884], p.502-3.
- 61 MÜLLER, op. cit., 1864, p.1. Al respecto ver: PAPAVERO, op. cit., 2003, p.30-1.
- 62 AMEGHINO, *Filogenia*, op. cit., 1915[1884], p.502-3. Cf. PODGORNY, op. cit., 2005, p.253.
- 63 HAECKEL, *Historia de la creación de los seres organizados según las leyes naturales*, op. cit., 1947[1868], p.171; HAECKEL, Ernst. La perigénesis de las plástidulas [1876]. In: HAECKEL, Ernst. *El origen de la vida*. Buenos Aires: Tor, 1948, p.11; HAECKEL, Ernst. Fritz Müller-Desterrero: necrológica [1897]. Apéndice documental de MÜLLER, Fritz. *Para Darwin*. Florianópolis: UFSC, 2009, p.251.
- 64 MÜLLER, op. cit., 1864, p.76. Al respecto, ver: DE BEER, Gavin. *Embryos and ancestors*. Oxford: Oxford University Press, 1958, p.4; CANGUILHEM, Georges; LAPASSADE, Georges; PIQUEMAL, Jacques; ULMANN, Jacques. *Du développement à l'évolution au XIX^e siècle*. Paris: PUF, 1960, p.39; GOULD, *Ontogeny and Phylogeny*, op. cit., 1977, p.76; LÓPEZ PIÑERO, op. cit., 1992, p.43; BOWLER, *Life's splendid drama*, op. cit., 1996, p.74; PAPAVERO, op. cit., 2003, p.38; WEST, op. cit., 2003, p.133; y AMUNDSON, op. cit., 2005, p.113.
- 65 HAECKEL: *Historia de la creación de los seres organizados según las leyes naturales*, op. cit., 1947[1868], p.318; y La perigénesis de las plástidulas [1876], op. cit., 1948, p.11.
- 66 Cf. AMEGHINO, *Filogenia*, op. cit., 1915[1884], p.303-4.
- 67 Al respecto, ver: RUSSELL, op. cit., 1916, p.253; CANGUILHEM *et al*, op. cit., 1960, p.40; LÓPEZ PIÑERO, op. cit., 1992, p.43; BOWLER, *Life's splendid drama*, op. cit., 1996, p.77; y RICHARDS, Robert. *The tragic sense of life*. Chicago: Chicago University Press, 2008. p.148.
- 68 Véase al respecto: RUSSELL, op. cit., 1916, p.257; DE BEER, op. cit., 1958, p.5; CANGUILHEM *et al*, op. cit., 1960, p.39; GOULD, *Ontogeny and Phylogeny*, op. cit., 1977, p.76; AMUNDSON, op. cit., 2005, p.112.
- 69 HAECKEL: *Historia de la creación de los seres organizados según las leyes naturales*, op. cit., 1947[1868], p. 390-5. Véase: GOULD, op. cit., 1977, p. 481.
- 70 Ver, por ejemplo: COPE, Edward. The method of creation of organic forms [1871]. In: COPE, Edward: *The origin of the fittest*. Appleton: New York, 1887. p.175; y DEPÉRET Charles. *Las transformaciones del reino animal*. Buenos Aires: Impulso, 1945[1907]. p.241.
- 71 AMEGHINO, *Filogenia*, op. cit., 1915[1884], p.291.
- 72 AMEGHINO, op. cit., 1915[1884], p.291. Al respecto, ver: SALGADO, op. cit., 2011, p.125.
- 73 AMEGHINO, op. cit., 1915[1884], p.305-6 y p.246-7.
- 74 Idem, 1915[1884], p.307-8.
- 75 Idem, 1915[1884], p. 375.
- 76 Idem, 1915[1884], p.376. Al respecto, ver: CASINOS, op.cit, 2012, p.201.

- 77 Idem, 1915[1884], p. 375-6.
- 78 Idem, 1915[1884], p.378.
- 79 SALGADO, op. cit., 2011, p.125.
- 80 BOLK, Louis. La humanización del hombre. *Revista de Occidente*. Madrid: Fundación Ortega y Gasset, v.5, n.54, p. 329-350, 1927. Sobre Bolk, ver: MAKINISTIAN, Alberto. La teoría de la fetalización y la cuestión antropogenética. *Anales de Arqueología & Etnología*. Mendoza: Universidad Nacional de Cuyo, Tomos 27-28, p.109-146, 1973-1974; Importancia de la fetalización y retardación en la morfogénesis humana. *Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael*. San Rafael: Museo de Historia Natural de San Rafael, v.3, n.1-4, p. 151-157, 1976.
- 81 DE BEER, op. cit., 1958, p.65.
- 82 GOULD, *Ontogeny and Phylogeny*, op. cit., 1977, p.481.
- 83 Idem, 1977, p.484.
- 84 Idem, 1977, p.74.
- 85 AMEGHINO, *Filogenia*, op. cit., 1915[1884], p.377.
- 86 AMEGHINO, Mi credo [1906], op. cit., 1917, p.233.
- 87 AMEGHINO, *Filogenia*, op. cit., 1915[1884], p.378.
- 88 Idem, 1915[1884], p.380.
- 89 Idem, 1915[1884], p.380.
- 90 Idem, 1915[1884], p.381.
- 91 Idem, 1915[1884], p.381.
- 92 Idem, 1915[1884], p.381.
- 93 Idem, 1915[1884], p.377.
- 94 Idem, 1915[1884], p.384.
- 95 Idem, 1915[1884], p.312-3.
- 96 Sobre la idea de 'consiliencia de inducciones', véase: WHEWELL, William. *Novum organum renovatum*. London: Parker, 1858, p. 101.

[Artigo recebido em Agosto de 2016. Aceito para publicação em Janeiro de 2017.]