



# Las flechas de la evolución: Florentino Ameghino y las leyes de la filogenia

Gustavo CAPONI



## RESUMEN

Las leyes que el paleontólogo argentino Florentino Ameghino (1854-1911) enuncia en su obra *Filogenia*, de 1884, permiten entender en qué consistió la reformulación de los objetivos de la historia natural de los seres vivos en general, y de la paleontología en particular, que produjo el advenimiento del darwinismo. Pero, además, esas leyes parecen encontrar su fundamento en los cimientos más profundos de la perspectiva evolucionista: aunque sean meras generalizaciones empíricas, las leyes propuestas en *Filogenia* parecen encontrar su justificación en la presunción de que los procesos evolutivos son siempre irreversibles. Ellas intentan identificar trayectorias en el morfo-espacio que sólo pueden ser recorridas en único sentido, y cuyo conocimiento permite, por consiguiente, seriar los cambios morfológicos. Esas leyes, que no son causales, son leyes de sucesión que, justamente por el carácter irreversible de las series que ellas establecen, podrían también merecer el rótulo de “leyes históricas”.

PALABRAS-CLAVE • Ameghino. Filogenia. Irreversibilidad. Leyes filogenéticas. Leyes históricas.

## PRESENTACIÓN

Florentino Ameghino (Lujan, 1854 – La Plata, 1911),<sup>1</sup> el primer científico argentino cuya labor alcanzó verdadero reconocimiento internacional (cf. Cope, 1891), no sólo fue ese cazador de fósiles, tenaz y prolífico, que Buffetaut (2013) y otros han sabido retratar. Su temprana obra programática – *Filogenia: principios de clasificación transformista basados sobre leyes naturales y proporciones matemáticas* (Ameghino, 1915[1884]) – muestra que su trabajo empírico estaba guiado por una clara comprensión del modo en el que la paleontología debía insertarse dentro de una historia natural reorganizada por la perspectiva darwiniana, contribuyendo así para su desarrollo y definitiva consolidación. Son muy importantes, en ese sentido, las leyes de seriación filogenética cuya enunciación y presentación constituían, según el propio Ameghino (1915[1884], p. 502-3) lo pretendía, el núcleo y el principal aporte de su libro.

Dichas leyes eran importantes no porque develasen invariantes causales involucrados en los procesos evolutivos; sino por individualizar invariantes secuenciales que

<sup>1</sup> Fernando Márquez Miranda (1951) y Adrià Casinos (2012) han escrito importantes biografías de Ameghino.

definían sucesiones irreversibles en los estados de ciertos caracteres. Esos invariantes permitían seriar, o *polarizar*, filogenéticamente tales estados; lo que era crucial en el trazado y la validación de relaciones de filiación entre taxones. Cometido, este último, que definía, como Ameghino (1915[1884], p. 69; 1936[1908], p. 226) bien lo entendía (cf. Novoa & Levine, 2010, p. 98), el principal vector teórico de la primera biología evolucionaria (cf. Bowler, 1996, p. 40; Caponi, 2011, p. 103): el andamio del programa filogenético (cf. Caponi, 2011, p. 4). Pero, además de su valor metodológico, esas leyes también tienen un valor epistemológico: ellas ponen en evidencia los ci-mientos más profundos de la perspectiva evolucionista, porque es allí que encuentran su fundamento y su integración teórica.

Las leyes enunciadas en *Filogenia*, aunque de hecho resulten de meras generalizaciones empíricas, encuentran su *razón de ser* y su integración teórica, en la presunción de que los procesos evolutivos son irreversibles. Ellas procuran identificar trayectorias en el morfoespacio que sólo pueden ser recorridas en único sentido; y es por eso que también podrían merecer el rótulo de *leyes históricas*. No por aludir a factores que direccionen o empujen a la evolución por ciertos andariveles; sino por marcar las flechas del cambio evolutivo: corredores virtuales por donde, si la evolución entra, actualizándolos, ella ya no puede recular. Es decir: esas leyes son históricas precisamente porque pautan secuencias posibles de cambios irreversibles; y la irreversibilidad, como bien lo señaló Stephen Jay Gould (1970), es la nota fundamental de cualquier proceso que merezca el calificativo de “histórico”. Además de no tener sentido, la historia tampoco tiene remedio.

## I DE LAS CORRELACIONES FUNCIONALES A LAS SERIACIONES FILOGENÉTICAS

Antes de la irrupción del darwinismo, los paleontólogos determinaban y reconstruían los fósiles atendiendo a las correlaciones funcionales subrayadas por Cuvier (1992[1812], p. 97), aunque siempre presuponiendo las constancias morfológicas en las que Geoffroy Saint-Hilaire (1807, p. 343) había insistido (cf. Caponi, 2015, p. 19); y, hasta cierto punto, esa integración persistiría en el marco de la paleontología evolucionista (cf. Huxley, 1893[1878], p. 223). Darwin (1859, p. 206) había dicho que su teoría integraba la sujeción a la *unidad de tipo* postulada por Geoffroy con las exigencias de las condiciones de existencia subrayada por Cuvier (cf. Caponi, 2011, p. 45). Lo nuevo era poder y saber usar las reconstrucciones orientadas por esos presupuestos, así como los conocimientos morfológicos en ellas implicados, para reconstruir series y árboles filogenéticos; y es a eso que Ameghino apuntaba en *Filogenia*.

En el discurso preliminar a las *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes*, Cuvier (1992[1812], p. 97) había mostrado que, suponiendo ciertas correlaciones funcionales entre las partes orgánicas, que él gustaba de presentar como genuinas leyes,

podían lograrse reconstrucciones, relativamente confiables, de organismos enteros a partir de algunos de sus restos fosilizados. 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. Además, 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 (Caponi, 2008, p. 59).

Conforme Cuvier argüía (1992[1812], p. 97), las leyes que guiaban esas inferencias por medio de las cuales “cada tipo de ser podría (...) ser reconocido por cualquier fragmento de cada una de sus partes”, eran todas tributarias del Principio de la Correlación de las Formas en los Seres Organizados: “Todo ser organizado forma un conjunto, un sistema único y cerrado, en el cual todas las partes se corresponden mutuamente, y concurren a la misma acción definitiva por una reacción recíproca” (Cuvier, 1992[1812], p. 97). Es decir: todas las partes de un ser vivo tienen que guardar una estricta correlación funcional entre sí (cf. Caponi, 2008, p. 50); y esa correlación permite que una parte pueda ser reconstruida a partir del conocimiento de otra.

Pero, esa forma de razonar, que Ameghino (1915[1884], p. 269-74) reputaba válida sólo dentro de márgenes relativamente estrechos y a ser filogenéticamente establecidos (cf. Cabrera, 1944, p. 31), alude 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 queden vestigios fragmentarios; pero nada nos dicen de las relaciones de filiación de esa especie (cf. Ameghino, 1915[1884], p. 69). Para descubrir estas últimas con rigor y precisión, pensaba Ameghino (1915[1884], p. 10-11), eran necesarias leyes de otro tipo: leyes de la sucesión evolutiva de los estados de caracteres (cf. Ameghino, 1915[1884], p. 234); no leyes de coexistencia de partes como las correlaciones cuvierianas, o las constancias morfológicas señaladas por Geoffroy.

Del mismo modo en que Cuvier decía “dadme un hueso cualquiera del esqueleto y os daré el animal” (Ameghino, 1915[1884], p. 69) quería poder llegar a decir, “dadme al acaso dos formas distintas de mamíferos y os restauraré los intermediarios”. “Si el transformismo, como todo lo indica, es una realidad”, decía él, “la restauración de los tipos intermediarios se reduce a un problema bien simple: encontrar por medio de dos términos conocidos uno desconocido y su forma será determinada por el valor de los diferentes caracteres anatómicos en cada uno de los extremos” (Ameghino, 1915[1884], p. 69). Por eso, en la perspectiva de Ameghino (1915[1884], p. 386): “todo el secreto de la construcción de la clasificación natural y de la reconstrucción de la Filogenia, está en el *procedimiento de la seriación*”. Éste sería:

Un procedimiento exacto, fijo, constante, que nos permite, aun sin conocer los fósiles que pueden demostrarlo, determinar la época en que ha desaparecido cada órgano o carácter zoológico, la época en que ha desaparecido, las especies que presenciaron su principio y su término, o en las que apareció y desapareció y hasta determinar la existencia de ciertos caracteres en antecesores de animales actuales, que no han dejado en sus descendientes absolutamente ningún rastro de su antigua existencia (Ameghino, 1915[1884], p. 387).

Pero, para que esa seriación de formas y de estados de caracteres fuese posible y confiable, era necesario establecer leyes que la guiasen y pudiesen justificar sus conclusiones. En posesión de esas leyes, no sólo podríamos reconstruir la osada de un *Toxodon*, sino que también podríamos situar ese género en un rompecabezas genealógico (Ameghino, 1915[1884], p. 7-8); y es la naturaleza de esas “leyes de seriación” que aquí importa analizar. En este sentido, lo primero a ser señalado es el tipo de conocimiento que ellas debían producir: un conocimiento que vale caracterizar como *estrictamente retrodictivo*. Un conocimiento que puede predecir el pasado a partir del presente; pero no puede ir del pasado, o del presente, al futuro.

“La predicción”, decía Gregorio Klimovsky (1994, p. 163), “no tiene por qué referirse estrictamente a un hecho futuro, sino a un hecho actual o, incluso, del pasado, acerca del cual no teníamos conocimiento”. En estos dos últimos casos:

La predicción no se adelanta a los hechos sino a nuestro conocimiento probado de los mismos. Un astrónomo puede “predecir” que el 14 de agosto de 1035 debió ocurrir un eclipse. En este sentido, predecir es afirmar algo de lo cual todavía no tenemos información debida, aunque sea a propósito de un hecho ya acaecido. Tal cosa es perfectamente factible en Historia, si bien los historiadores no emplearían en ese caso la palabra “predicción” y preferirían hablar de “retrodicción”, la operación de deducir qué debió ocurrir en el pasado (Klimovsky, 1994, p. 163).

Decir que las generalizaciones a las que alude Ameghino pretenden proveer conocimiento *estrictamente retrodictivo* significa, entonces, que ellas no quieren habilitarnos a conocer procesos evolutivos futuros; sino a inferir la ocurrencia de eventos, estados de cosas, y procesos pasados o presentes, e incluso a inferir la existencia en el pasado o en presente de entidades sobre los cuales carecemos de cualquier conocimiento directo. Un conocimiento puramente retrodictivo sigue la trama de las condiciones necesarias que debieron cumplirse para que se diesen ciertos hechos; pero sin aludir a las condiciones suficientes de esos fenómenos: si lo hiciese también permitiría predicciones de eventos futuros. La diferencia entre condiciones necesarias y suficientes es clave aquí: el miembro anterior de los tetrápodos de vida terrestres fue una condición necesaria para la evolución de la aleta pectoral de los cetáceos, pero no fue su condición suficiente. Sabemos, sin embargo, que cualquier linaje acuático que

presente una aleta que tenga esa estructura, debe descender de animales terrestres. He ahí la retrodicción.

En ese caso, de todos modos, ya suponemos conocida la estructura primitiva; pero ese tipo de razonamiento puede llevarnos a *retrodecir* la existencia y hasta los contornos de formas desconocidas. Forma cuya existencia y morfología, sin embargo, el análisis morfológico de las estructuras conocidas nos obligue a aceptar como una condición necesaria para la aparición de esas formas derivadas ahora constatadas. De ese modo:

Comparando entre sí las diferentes especies del género *Felis* o del género *Canis*, observando los caracteres que les son comunes, su grado de desarrollo según las especies, los órganos primitivos más o menos atrofiados etc., se puede llegar a reconstruir el tipo predecesor primitivo de los perros, de los gatos y de las demás familias. Y esto (...) es cierto porque los ensayos ya practicados han dado resultados concordes con la teoría. Comparando las diferentes especies del género *Equus*, formado por los caballos, el asno, la cebra etc., se ha observado que todas ellas presentan al lado del hueso largo que precede al vaso, otros dos huesecillos rudimentarios llamados estiloideos, uno a cada lado, que parecen indicar la presencia de dos dedos que quisieron desarrollarse y no consiguieron. Son órganos atrofiados; y de su existencia se dedujo que el tipo primitivo de los caballos debía estar provisto de tres dedos; y ésa es la verdad. Esa forma de caballo antiguo con tres dedos en cada pie vivía en los tiempos terciarios medios y es actualmente conocida con el nombre de *Hipparion* (Ameghino, 1915[1884], p. 67).

Pertinentemente, Ameghino (1915[1884], p. 66) compara ese tipo de inferencia desde las formas derivadas al ancestro común primitivo, con la reconstrucción hipotética del proindoeuropeo a partir de las lenguas europeas y asiáticas que de él se derivaron. Ahí, en la lingüística histórica, también la reconstrucción genealógica coincide con la propia reconstrucción hipotética de un ancestro común que se supone como alguna vez existente: como un ente concreto, real, del otras lenguas derivaron; y no como un arquetipo ideal, o una gramática abstracta general, a partir de la cual las otras formas puedan ser deductivamente generadas.<sup>2</sup>

Pero la retrodicción filogenética, según sostenía Ameghino (1915[1884], p. 68), podía dar otros rendimientos: además de permitirnos reconstruir los tipos primitivos de donde se derivan las formas actuales, esas comparaciones podrían llegar a indicarnos la existencia y la configuración de tipos intermediarios entre esas ancestros

<sup>2</sup> Darwin (1859, p. 422) ya había propuesto un simil entre su forma de entender la taxonomía biológica y la genealogía de las lenguas; y, en 1863, el lingüista alemán August Schleicher (1868[1863], p. 66-7) desarrolló y mostró la pertinencia de esa analogía (cf. Tort, 1980, p. 18-20). Su trabajo fue publicado en francés en 1868; y no es inverosímil que Ameghino lo haya leído durante su estada en París, entre 1878 y 1881 (Casinos, 2012, p. 403-4). Ameghino trabajó en la redacción de *Filogenia* entre 1879 y 1882 (Márquez Miranda, 1951, p. 82).

compartidos por las especies o familias actuales, y esas mismas formas derivadas que nos sirvieron como punto de partida de nuestro análisis. Esos tipos intermediarios se nos impondrían como mediaciones o eslabones necesarios entre las formas derivadas actuales y lo que suponemos ser el ancestro común a todas ellas. Es decir: además de permitirnos reconstruir la morfología del ancestro de tres familias actuales de edentados – tamandúas (*Myrmecophagidae*), perezosos (*Bradypodidae*) y armadillos (*Dasypodidae*) – el conocimiento de las leyes filogenéticas también nos indicaría algo sobre las formas mediadoras entre ese ancestro compartido y esas formas más derivadas.<sup>3</sup>

Podremos inferir, quizá, la existencia de formas extintas que hayan sido a los tamandúas y a los perezosos, lo que *Columba livia* es a las diferentes razas de palomas domésticas: una condición necesaria para llenar el hiato entre lo actual y lo más remoto. Así, del mismo modo en que podemos decir que un astrónomo *predice*, o *retrodice*, que el 14 de agosto de 1035 debió ocurrir un eclipse, también podríamos decir que el paleontólogo sería capaz de *predecir*, o *retrodecir*, la existencia de linajes de los que aún no se conoce rastro o representante. Por eso, análogamente a la manera en la que Cuvier (1992[1812], p. 47) parangonó su *cálculo de caracteres* con los logros predictivos de la Astronomía; Ameghino, pasó por alto que el conocimiento filogenético que él estaba construyendo era puramente retrodictivo, y comparó sus leyes de seriación con las leyes de astronomía (Salgado & Lizarraga, 2005, p. 117; Casinos, 2012, p. 93).

## 2 LEYES SIN CAUSAS

Sin menoscabar la importante diferencia entre leyes de correlaciones funcionales entre caracteres que permiten reconstruir organismos a partir de fragmentos, y leyes de seriación filogenética de caracteres que permiten insertar dentro de un árbol filogenético a las especies y géneros cuyos organismos han sido reconstruidos, debemos también reconocer que entre ambos tipos de enunciados nómicos existe una semejanza importante: ni las primeras, ni las últimas, son leyes causales. No, por lo menos, en la forma en que una y otras eran consideradas por Cuvier y por Ameghino. Las leyes sugeridas por Cuvier eran *leyes de coexistencia*, que permitirían construir ese tipo de explicación no-causal que Arno Wouters (1995) llamó “explicaciones de viabilidad” (cf. Caponi, 2014, p. 29); y las de Ameghino eran leyes que aludían al trazado de linajes sin referirse a los mecanismos que producían esos linajes.

Claro, en la biología actual, el hecho de que esas correlaciones funcionales lleguen a establecerse, satisfaciendo las condiciones de existencia de cada ser vivo, puede ser explicado causalmente apelando tanto a la propia selección natural (cf. Caponi, 2012, p. 19-20), como a las exigencias organizacionales del desarrollo que son las res-

<sup>3</sup> Al respecto, ver: Salgado & Lizarraga, 2005, p. 122; Novoa & Levine, 2010, p. 99; y Casinos, 2012, p. 94.

ponsables de esos constreñimientos ontogenéticos que hoy subraya la *biología evolucionaria del desarrollo* (cf. Caponi, 2012, p. 133-5). Y al final veremos que quizá quepa decir algo semejante sobre las leyes de seriación enunciadas por Ameghino. Pero, reconocer que eso sea así, no implica negar que tanto las leyes de Ameghino como la de Cuvier estuviesen desprovistas, ellas mismas, de cualquier contenido causal. Que es lo que ocurre con las leyes de Kepler: las mismas encuentran su explicación en las leyes causales que rigen la mecánica celeste; pero ellas, por sí mismas, no proveen conocimiento causal.

En ese sentido, la aproximación entre las leyes de Kepler y las de Ameghino no deja de ser pertinente: unas y otras son leyes de sucesión de carácter no causal. Son leyes que aluden a patrones constantes en la secuencia con la que se daban ciertos procesos, pero sin referirse a las causas de esa sucesión ordenada. Las leyes de Kepler nada dicen sobre qué produce el movimiento de los planetas; pero describen un patrón constante en ese movimiento, habilitándonos a predicciones y retrodicciones certeras:

- (1) Todos los planetas se mueven en elipses de las cuales el sol ocupa uno de los focos.
- (2) El radio vector que une el sol con el planeta barre áreas iguales en tiempos iguales.
- (3) Los cuadrados de los tiempos que dos planetas tardan para recorrer sus órbitas son proporcionales a los cubos de los semiejes mayores de las mismas.

Lo cierto, además, es que ese tipo de generalizaciones sobre patrones de sucesión ya existía en la biología predarwiniana. Las cuatro leyes de Von Baer sobre el desenvolvimiento orgánico también pertenecen a esa categoría:

- 1 Los caracteres más generales de un gran grupo de animales aparecen más temprano en sus embriones que los caracteres más especializados.
- 2 Las formas menos generales se desarrollan a partir de la más generales, hasta que las más especializadas aparecen.
- 3 Cada embrión de un animal dado, más que pasar a través de las otras formas, se aparta de ellas.
- 4 El embrión de una forma particular nunca se asemeja a ninguna otra forma, sino a los embriones de éstas (Von Baer, 1853[1828], p. 214).

Las leyes de Von Baer muestran un patrón regular y constante en la secuencia de etapas que se dan en la ontogenia, tan regular y constante cuanto las órbitas planetarias; y al igual que las leyes de Kepler tampoco se comprometen con ninguna explicación causal que de cuenta de esa serie de regularidades. Se trata, claramente, de leyes de sucesión sin contenido causal; que, dicho sea de paso, tampoco son antiguallas que

sólo tendrían cabida en una biología obsoleta. Como observaron, Sterelny y Griffiths (1999, p. 368), si se considera que las etapas primitivas del desarrollo siempre son más difíciles de cambiar que las posteriores, no sería absurdo pensar que “las leyes de Von Baer puedan venir a ser parte de una futura exobiología”; que es como decir que se integrarían en una *biología universal* (cf. Sterelny & Griffiths, 1999, p. 364).

El hecho de que las leyes de seriación procuradas por Ameghino no fuesen causales, también debe ser considerado para discutir hasta que punto sus tesis pueden tener alguna relación con la idea de *evolución ortogenética*, que, con posterioridad a la publicación de *Filogenia*, llegó a ser frecuente entre los paleontólogos de fines del siglo XIX e inicios del siglo XX (Bowler, 1985, p. 179). Leonardo Salgado (2011, p. 126) ha propuesto esa aproximación; y, con las debidas precisiones, se puede concordar con él. Hay que decir, sin embargo, que, si se quiere considerar las leyes formuladas por Ameghino como leyes ortogenéticas, primero hay que recordar que el propio término “ortogénesis” es ambiguo. El mismo puede ser usado de un modo puramente descriptivo o de un modo causal; siendo sólo en el primer sentido que cabría usarlo para caracterizar las generalizaciones ensayadas por Ameghino.

Grassé (1977, p. 314), por ejemplo, definió “ortogénesis” como “evolución cuyos estadios sucesivos, seriados, por la cronología geológica, marcan una progresión o una regresión regular, en un sentido que parece predeterminado desde el comienzo”. Allí no sólo no hay referencia al factor causal que genera esa sucesión, sino que tampoco se afirma que se trate de un fenómeno verificado en diferentes linajes. Grassé admite que el fenómeno sugiere una predeterminación; pero no que necesariamente la suponga. Y, si es eso lo que se quiere indicar con el término “ortogénesis”, se puede decir que las leyes de Ameghino aludirían a series ortogenéticas, que se reiterarían en diferentes linajes de seres vivos, y de las que no habría casos en donde la secuencia de cambios se diese en sentido inverso al señalado (cf. Ameghino, 1915[1884], p. 234-5). Las leyes que Ameghino formula, ya lo veremos, no aluden a tendencias que se registran en todos los linajes; y, en ese sentido, no son universales. Pero si lo son en un sentido condicional: si se registran, nunca revierten; aunque sí puedan detenerse. Lo que importa, en realidad, es que sean tendencias irreversibles.

La tendencia al aumento de tamaño que muchos linajes muestran en algunos momentos de su historia evolutiva (cf. Gaudry, 1896, p. 53; Depéret, 1945[1907], p. 187), puede servirnos para explicar esto último. La misma quedó pomposamente registrada en la literatura, y todavía citada, como *ley de Cope*;<sup>4</sup> aunque, en realidad, Edward Cope nunca la haya enunciado de forma explícita, por medio de una fórmula concisa, en cualquiera de sus escritos (Stanley, 1973, p. 1). Pero por común que sea, dicha tendencia, conforme Ameghino (1915[1884], p. 233-4) supo señalarlo, ella no

4 Al respecto ver: Depéret (1945[1907], p. 87); Simpson (1970, p. 45); Allaby (2008, p. 132); y Lincoln et al. (2009, p. 140).

puede ser la base de una ley de seriación. No por el hecho de no ser universal, sino por el hecho de que existen muchos casos en los que ella, una vez iniciada, se revierte: no se trata de una tendencia irreversible. El enanismo insular, independientemente de las regularidades a las que ese fenómeno en sí mismo obedezca, es un ejemplo muy conocido de eso (cf. Lomolino, 2005).

### 3 LAS LEYES DE AMEGHINO

Lo que Ameghino (1915[1884], p. 67) procuraba era 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. Para eso era necesario identificar caracteres, o grupo de caracteres, que, en caso de cambiar, lo hiciesen siempre en un mismo sentido: avanzando siempre, “sin retroceder jamás” (Ameghino, 1915[1884], p. 350). Esos caracteres, decía también Ameghino (1915[1884], p. 234-5), “pueden quedar estacionarios durante espacios de tiempo considerable”; pero no retrogradan y siempre retoman su “camino evolutivo”. Por eso, considerándolos, se puede establecer relaciones de ancestro-descendientes en los linajes que muestran diferentes estados de esos caracteres. Las leyes de la filogenia son enunciados que identifican esos estados de carácter, y nos indican la secuencia en la que los mismos deben darse.

La encefalización progresiva, a la que Othniel Marsh (1874, p. 67) ya se había referido como siendo una tendencia verificada en los mamíferos del terciario (cf. Buffetaut, 1998, p. 83; Faria, 2012, p. 308), y que continuaría siendo citada en la Paleontología de los siglos XIX y XX (cf. Gaudry, 1896, p. 139; Rensch, 1960, p. 112), era, según Ameghino (1915[1884], p. 235), un buen ejemplo de cambio evolutivo unidireccional. Supuestamente, una vez que esa tendencia se iniciaba en un linaje, ella nunca se revertía, aunque sí podía detenerse (Ameghino, 1915[1884], p. 237). 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], p. 351-2).

Otro caso análogo sería la tendencia a la viviparidad (Ameghino, 1915[1884], p. 243): “Una evolución constante, independiente en los distintos grupos, empuja a los seres organizados indefinidamente y de generación en generación a volverse de más en más vivíparos” (Ameghino, 1915[1884], p. 247). Lo cual, independientemente de cual pudiese ser el mecanismo ahí implicado, permitía establecer 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 prece-

didados por los ornitodelfos, estos últimos por los ovovivíparos y estos por los ovíparos” (Ameghino, 1915[1884], p. 352).

Pero, para Ameghino (1915[1884], p. 248), la tendencia a la osificación también era muy importante. Según él: “todo órgano cartilaginoso que en su evolución progresiva llega a osificarse no vuelve jamás a su estado primitivo, como no sea para desaparecer” (Ameghino, 1915[1884], p. 251); y eso 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 vertebrados de esqueleto cartilaginoso” (Ameghino, 1915[1884], p. 350). Según leemos en *Filogenia*, “el tipo vertebrado” surgió “con sus partes óseas actuales confundidas y cartilaginosas”; y después, esas partes, siendo aun puramente cartilaginosas, “empezaron a segmentarse”, para posteriormente ir “osificándose gradualmente sin que esa tendencia a la osificación haya alcanzado su último límite” (Ameghino, 1915[1884], p. 251).

Por eso, decía Ameghino, en consonancia con lo que Geoffroy Saint-Hilaire (1807) ya había establecido a principios de siglo (cf. Caponi, 2015, p. 17), “los animales que tienen huesos craneales divididos en un mayor número de piezas son los más inferiores, los que forman el límite de los vertebrados de esqueleto óseo con los de esqueleto cartilaginoso” (Ameghino, 1915[1884], p. 253). Mientras tanto, “los que tienen más piezas soldadas y por consiguiente en apariencia un menor número de huesos, son los vertebrados que más han avanzado en su evolución”. Y se podría hacer un razonamiento semejante con el esternón (cf. Pisanó & Barbieri, 1985, p. 84-5).

Pero también hay leyes más específicas; que, por los caracteres a los que aluden, sólo pueden referirse a taxones que han evolucionado en cierta dirección particular. Esas dos leyes serían muy buenos ejemplos: “Todo vertebrado acuático cuyos miembros estén provistos de uñas, deriva de vertebrados terrestres provistos igualmente de uñas”; y “Todo cuadrúpedo de uña y de dedos unidos por una membrana para facilitar la natación, descende de otro cercano puramente terrestre y cuyos dedos eran por consiguiente libres” (Ameghino, 1915[1884], p. 348). Pero también podemos citar estas:

1 Todo animal cuyos incisivos, o caninos, o molares, presenten un desarrollo enorme que rompa la homología de proporción que primitivamente presentaban dichos órganos, tiene por antecesores otros que los tenían más pequeños.

2 Todo mamífero que presente incisivos, caninos o molares en estado completamente rudimentario, descende de otros que tenían dichos órganos de mayor tamaño.

3 Todo mamífero o cualquier otro vertebrado que tenga los ojos rudimentarios o carezca absolutamente de ellos tiene por antecesores a otros que tenían dichos órganos completamente desarrollados (Ameghino, 1915[1884], p. 350).

Leyes, que al decir del propio Ameghino, pueden considerarse como especificaciones de esta fórmula más general:

Todo órgano que en algunos de los mamíferos actuales o extinguidos se presente con un tamaño anormal, ya por su excesiva pequeñez, ya por excesivo desarrollo, posee un carácter de adaptación producido por *modificación por disminución* en el primer caso, *modificación por aumentación* en el segundo, y tuvo su tamaño normal en los mamíferos que directamente precedieron a aquellos que lo poseen anormal (Ameghino, 1915[1884], p. 350).<sup>5</sup>

Y por “normalidad” no debe entenderse otra cosa que el valor medio de la proporción de ese órgano con relación a los otros, dentro del linaje al cual atribuimos la forma en estudio. Por ejemplo, dentro del suborden de los *Ruminantia*, las especies del género *Giraffa* presentan un cuello proporcionalmente más largo que el resto; por eso consideramos que ese género debe haber evolucionado a partir de una especie de la familia *Giraffidae* semejante al más retacón *Okapia johnstoni*. Valiendo lo mismo para el largo tercer dedo del aye-aye, *Daubentonia madagascariensis*, en relación a la proporción que ese dígito guarda con los demás, tanto en el caso del suborden *Strepsirrhini*, como en el caso del orden primate en general.

Pero nada parecía ser más proficuo, en términos de leyes filogenéticas, que esas homologías seriales a las que Ameghino (1915[1884], p. 279), llamaba simplemente “homologías”; dejando el término “análogos” para las homologías especiales. Un ejemplo de ley referida a estructuras (serialmente) homólogas, sería este:

que 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 vértebras tuvieron por antecesores a otros que tuvieron muchas (Ameghino, 1915[1884], p. 356).

Y, también:

que los animales de cola larga y compuesta de numerosas vértebras no pueden descender de los de cola corta y de pocas vértebras; pero que éstos tuvieron por ascendientes a los primeros; y los animales desprovistos de cola aparente descienden de otros que necesariamente la tenían más desarrollada (Ameghino, 1915[1884], p. 357).

<sup>5</sup> Al referirse ahí a un “carácter de adaptación”, Ameghino (1915[1884], p. 145) está presuponiendo su propia distinción entre “caracteres de adaptación” y “caracteres de organización”. Los primeros “son los que proporcionan las diferentes variaciones de tamaño o de forma que puede ofrecer un mismo órgano en la serie de los vertebrados”. Los segundos, mientras tanto, son “los que se refieren al número de piezas osteológicas que presenta cada parte del animal”.

Dedos y dientes eran, en este sentido, de gran valor para la Paleontología evolutiva. Al respecto de ellos, Ameghino (1915[1884], p. 362) proponía leyes como esta: “ningún animal provisto de cinco dedos en cada pie puede descender de otro que tuviera cuatro, tres, dos o uno”; y también como esta: “vertebrados edentados siempre desciende de dentados y nunca a la inversa” (Ameghino, 1915[1884], p. 364). O incluso como aquella otra, según la cual los vertebrados que tienen menos muelas siempre descienden de los que las tienen en mayor número (Ameghino, 1915[1884], p. 364). En su terrible simpleza, esas generalizaciones permitían seriaciones que, sin considerar esos caracteres, sería muy difícil establecer; y su fundamento parecía estar en la idea que Ameghino tenía sobre el surgimiento de los tetrápodos.

Conforme se lo consideraba establecido en su época, y aun durante mucho tiempo después, Ameghino (1915[1884], p. 254) también asumía que “desde que apareció el tipo cuadrúpedo provisto de cinco dedos”, estos elementos anatómicos se habían “modificado en la forma y en el número por pérdida, atrofia o soldadura”, sin que nunca apareciese, “desde entonces, ningún animal que tuviera como carácter normal y permanente, más de cinco dedos en cada pie”.<sup>6</sup> Y algo semejante debe haber pensado de los dientes: estos podían modificarse, soldarse entre sí, e incluso desaparecer; pero la evolución de su número nunca iba iría de menos a más. Según Ameghino (1915[1884], p. 254-5), “los órganos análogos y homólogos que forman el esqueleto se han constituido desde un principio en número completo, sin que después en el transcurso del tiempo hayan aparecido nuevas partes análogas u homologas”; y, para él, los dientes y los dedos formaban parte de ese repertorio básico que nunca podía ganar nuevos componentes, aunque sí pudiese perderlos.

#### 4 PÉRDIDAS IRREMEDIABLES

Para Ameghino, conforme lo dijimos poco más arriba, las partes óseas de los vertebrados que de hecho las poseen – hay vertebrados cartilaginosos como los tiburones –,

<sup>6</sup> Durante mucho tiempo se pensó que el tipo tetrápodo originario ya presentaba, desde su aparición, los cinco dedos “reglamentarios” que hoy le atribuimos (cf. Gould, 1994, p. 60; Raff, 1996, p. 355; Benton, 2001, p. 82); y esa es la idea que Ameghino está dando por establecida. De todos modos, lo que hoy se sabe, tampoco contradice tan frontalmente la tesis central de Ameghino. Las patas de los primeros tetrápodos poseían seis, siete u ocho dedos (Benton, 2001, p. 82; Apesteguía & Ares, 2010, p. 199). Los cinco dedos serían sólo una estabilización posterior (Gould, 1994, p. 64). A partir del cual, efectivamente, sólo hubo disminución por fusión o atrofia; sin que nunca se haya observado una reversión que resultase evolutivamente estable (Apesteguía & Ares, 2010, p. 199). Además, los dedos extras de los tetrápodos del Devónico, son simples repeticiones, homologías seriales, de alguno de los cinco dedos comunes a todos los tetrápodos modernos; como ocurre con los casos de polidactilia humana (cf. Raff, 1996, p. 355; Apesteguía & Ares, 2010, p. 199). Por otro lado, si la expresión “desde que apareció el tipo cuadrúpedo provisto de cinco dedos” se toma al pie de la letra, la posibilidad de que antes haya habido otro tipo de cuadrúpedo provisto de más dedos, no queda descartada; y así, la afirmación de Ameghino no resulta refutada por la nueva evidencia. Al fin y al cabo, el tipo pentadáctilo se impuso y todo ocurrió a partir de él.

derivan de segmentos homogéneos resultantes de la partición de estructuras cartilaginosas primitivas. Esos segmentos después van diferenciando y osificándose; pudiendo llegar a soldarse en la conformación de estructuras más complejas. Así, del mismo modo en que el arquetipo de Owen (cf. 1849, p. 87 ss.) contaba con todos los segmentos necesarios para, por diferenciación y eventual junción, e incluso atrofia de alguno de ellos, construir el esqueleto de cualquier vertebrado (cf. Russell, 1916, p. 104); el ancestro de todos los animales con esqueleto óseo contaba, según el razonamiento de Ameghino parece suponerlo, con todos los fragmentos cartilaginosos para, por osificación, diferenciación, junción, y eventual atrofia de los mismos, construir el esqueleto de todos los peces óseos y también de los cuadrúpedos.

La evolución a partir de ese ancestro común habría ido diferenciando morfológica y funcionalmente esas piezas originariamente semejantes entre sí; y por eso:

A medida que descendemos hacia los vertebrados inferiores, las vértebras de las diferentes regiones, incluso las del cráneo, se parecen más entre sí que en los animales superiores, acercándose así a ese tipo único y primitivo a que la reduce el estudio de los homólogos (Ameghino, 1915[1884], p. 290).

De ese modo, al comparar los cuadrúpedos con los peces más primitivos, vemos “transiciones de estructura” que “están de acuerdo con la teoría de la evolución”. Esas transiciones:

muestran los primeros seres constituidos de partes análogas y homologas, repetidas bajo la misma forma, que luego se modifican gradualmente tomando las formas que actualmente son características de los diferentes grupos, pero sin haber dejado un solo instante de ser reductibles a ese tipo único y común que representan (Ameghino, 1915[1884], p. 290).

Así, en lo atinente a las piezas (serialmente) homólogas, lo que ellas nos dicen es que la divergencia se genera por reconfiguración y junción de las mismas; pero también por su eliminación, nunca por su multiplicación. Si la jirafa tuviese más de siete vertebras cervicales, ese modo de razonar nos llevaría a concluir que ella es más primitiva que el okapi; pero como de hecho eso no ocurre, nuestra inferencia debe basarse en otros datos, llevándonos a una conclusión diferente. Conforme lo que ya vimos más arriba (cf. Ameghino, 1915[1884], p. 350), el tamaño anormal, en relación a los demás rumiantes, que esas siete vertebras alcanzan en el cuello del género *Giraffa*, nos lleva a concluir que ese grupo derivó de una especie próxima, morfológica y genealógicamente, a *Okapia johnstoni*. Es decir: los géneros *Giraffa* y *Okapia* compartirían un ancestro primitivo relativamente cercano; y *Okapia* sería más próximo de ese ancestro que *Giraffa*.

Que la evolución no sólo tendiese a la diferenciación y especialización de los elementos morfológicos, sino que, además, ella también tendiese a la eliminación de lo iterado no especializado; fue algo que otros paleontólogos también supieron ver. Eso dio lugar a lo que se conoce como *ley de Williston*: “Las estructuras seriales repetitivas en los animales se desenvuelven en tal forma que se hacen menos numerosas pero más diferenciadas” (Simpson, 1970, p. 45). La misma fue originalmente enunciada en 1914 por el paleontólogo norteamericano Samuel Williston; y el contexto de esa primera formulación, aparecida en la introducción de *Water reptiles of the past and present*, también sugiere un principio de seriación como los procurados por Ameghino.

Es una ley de la evolución que las partes de un organismo tienden hacia una reducción en número, y a una creciente especialización funcional; tal como la más perfecta máquina humana es la que tiene la menor cantidad de partes, y cada parte altamente adaptada a la función especial que ella tiene que desempeñar. Y esas leyes explican por qué un organismo altamente especializado no puede ser ancestro de otros que sean muy diferentes de él. Cuanto más radicalmente distinto es un organismo de sus especies afines, más temprano el debe haber divergido de su árbol genealógico (Williston, 1914, p. 3).

Importa decir, entretanto, que el hecho de que Ameghino haya supuesto que la evolución podía moverse en dirección a la eliminación de elementos anatómicos (serialmente) homólogos, pero nunca hacia su aumento, no implicaba que él negase la posibilidad de que, a lo largo de la historia de un linaje de vertebrados, pudiesen surgir nuevas piezas óseas que se sobreañadiesen a las que definen al *bauplan* característico de ese subfilo (cf. Ameghino, 1915[1884], p. 256-7). Según Ameghino (1915[1884], p. 372-3), los cuernos de los rumiantes y las placas que componen las corazas de los armadillos, eran ejemplos de esas piezas secundarias añadidas a un repertorio primitivo, en el cual ellas no encontraban – no podían encontrar – ni análogos, ni homólogos (cf. Ameghino, 1915[1884], p. 371).

Es más: Ameghino consideraba, incluso, que esas piezas suplementarias, o añadidas al tipo primitivo, podían ser muy significativas para las seriaciones filogenéticas. Cabía formular una ley general como esta: “Los antecesores más o menos lejanos de los animales que presentan tal o cual hueso suplementario estaban desprovistos de dicho órgano accesorio” (Ameghino, 1915[1884], p. 371); y, si a ese principio general se agregaban algunas consideraciones ontogenéticas, también se podían formular otras leyes filogenéticas más específicas, pero muy operativas, como lo era aquella relativa a la evolución de los cuernos: *animales de cuernos más ramificados descienden de animales de cuernos menos bifurcados* (Ameghino, 1915[1884], p. 373). Ley ésta que, aunque puede hacer reír a los profesores de filosofía, resultaba sumamente útil en la reconstrucción de la filogenia de los rumiantes.

Pero, en esos razonamientos formulados por Ameghino hay involucrado otro principio que también acabo siendo *redescubierto* por el pensamiento evolucionista posterior. Ameghino (1915[1884], p. 387) afirmaba que “uno de los fundamentos del *procedimiento de seriación*, es que cada órgano no ha aparecido más que una sola vez, pero que puede haber desaparecido sucesivamente o a intervalos muy desiguales en grupos distintos”. Lo que parece anticipar la *ley de Arber* (cf. Hall, 2000, p. 14): la “ley que establece que cualquier estructura que desaparece de un linaje filogenético durante el curso de la evolución no es recuperada por los descendientes de su misma línea” (Lincoln *et al.*, 2009, p. 56).

La misma es denominada así por el hecho haber sido originalmente formulada por la botanista británica Agnes Arber; que la llamó *law of lost*: “ley de la pérdida” (Arber, 1919, p. 27; 1920, p. 336). Ella la presentó primero en un artículo publicado en 1919: “On atavism and the Law of irreversibility” (Arber, 1919); reiterándola, al año siguiente, en su libro *Water plants* (Arber, 1920). En ambos casos, la formulación es esta: “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” (Arber, 1919, p. 27; 1920, p. 336); y ambos casos ella reconocía que dicha ley, conforme otros después también lo subrayaron (cf. Hall, 2000, p. 14; Lincoln *et al.*, 2009, p. 56), quedaba subsumida a un principio mayor ya formulado por el francés Louis Dollo: *la ley de la irreversibilidad de la evolución*.

En una comunicación oral presentada en la *Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, durante la sesión del 17 de febrero de 1893, ese reconocido paleontólogo (cf. Bowler, 1996, p. 449) afirmó que la evolución es un proceso “irreversible”, porque “un organismo no puede retornar, siquiera parcialmente, a un estado anterior ya realizado en la serie de sus ancestros” (Dollo, 1893, p. 165); siendo eso lo que pasó a ser conocido como “ley de la irreversibilidad de la evolución”, o *ley de Dollo*:<sup>7</sup> el “principio general que establece que la evolución es irreversible y que las estructuras y funciones que alguna vez se perdieron no se recuperan” (Lincoln *et al.*, 2009, p. 186). Y creo que la Ley de Arber ratifica el nexo entre las leyes de Ameghino y la ley de Dollo que Leonardo Salgado y Fernando Lizarraga (2005, p. 121) ya supieron señalar.

Pero no apunto esas coincidencias entre las leyes de Ameghino, Arber y Dollo, para plantear una cuestión de precedencia. Por el contrario, lo que quiero es sugerir que los principios formulados por Arber y Dollo, nos aproximan a lo que puede considerarse como el fundamento, o la *razón de ser*, de las leyes formuladas por Ameghino. Sin ese fundamento, las mismas pueden mostrarse como simples generalizaciones empíricas, a veces dudosas, que, en algunos casos y por lo menos en su enunciación

<sup>7</sup> Al respecto, ver Depéret (1945[1907], p. 224); Gould (1994, p. 85); Buffetaut (1998, p. 83); y Allaby (2008, p. 175).

literal, sólo parecen valer para taxones particulares; perdiendo así cualquier nota de universalidad. Pero si se consideran las formulaciones de Arber y de Dollo, las leyes enunciadas en *Filogenia* pueden pensarse como especificaciones de la *ley de la irreversibilidad de la evolución*. Las leyes de Ameghino identifican tipos de secuencias de cambios morfológicos que, por el hecho de poder ser recorridas en un solo sentido, sirven para seriar las transformaciones ocurridas.

La primera afinidad importante entre las leyes de Ameghino y la ley de Dollo, reside en que esta tampoco es una ley causal. Ella, como lo remarcó Stephen Jay Gould (1994, p. 86), no conlleva ninguna idea sobre “la inherencia y la direccionalidad de las fuerzas motrices de la evolución”. Es decir: la ley de Dollo tampoco tiene nada que ver con un impulso ortogenético que empuje a la evolución en cierta dirección (Gould, 1970, p. 202). “Irreversible” no significa “inexorable”, sino “irrevocable”; y la ley de Dollo sólo dice que “la historia es irrevocable” (Gould, 1994, p. 86). Pero la ley de Dollo aplica esa idea de irrevocabilidad al caso específico de la evolución; y lo hace integrando 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, p. 201).

“*A priori*”, sin embargo, no significa injustificado. La afirmación de esa imposibilidad de reversión a un estado filogenético anterior, se basa en consideraciones muy atendibles. Para Dollo, decía Gould:

La irreversibilidad resumía la naturaleza de la historia bajo las simples condiciones de la probabilidad matemática (...). Los cambios evolutivos son tan complejos (con centenares de transformaciones independientes implicadas) que cualquier reversión completa a una fase anterior es imposible. (...) Un simple cambio (aumento de tamaño, mutación de un solo gen) puede revertir, pero las transformaciones básicas que forman el pan de cada día de la paleontología (origen de las aves, evolución de la humanidad desde sus antepasados simioscos) no puede retroceder y recobrar exactamente un estado ancestral (Gould, 1994, p. 86).

Por eso:

En el momento en que se adopta el plan corporal ordinario de un reptil, se cierran para siempre cientos de opciones, y las posibilidades futuras deben desarrollarse dentro de los límites que impone el diseño heredado. La flexibilidad adaptativa es impresionante, y la selección natural (metafóricamente hablando) es, por encima de todo, ingeniosa. Un reptil terrestre puede regresar al mar y converger con los peces en todos los aspectos importantes de su forma externa. Pero la semejanza sólo puede darse, literalmente, a flor de piel. La construcción de la convergencia debe basarse en partes reptilianas, y esta huella histórica de

un pasado evolutivo no puede ser eliminada. Dollo relacionó explícitamente su principio de irreversibilidad con un concepto que denominó “indestructibilidad del pasado” (Gould, 1994, p. 86).

Ya la hipótesis de que una parte compleja de un ancestro nunca va a reaparecer exactamente de la misma forma en un descendiente, que también gana plausibilidad con esas mismas consideraciones apriorísticas, cuenta en su favor con todo el apoyo empírico que se podría exigir: no se conocen contraejemplos. Estados de caracteres aislados y simples pueden revertir, sí, a su estado primitivo; piénsese, por ejemplo, en una coloración uniforme que pase de una tonalidad oscura a una clara y después vuelva a aclararse. Pero eso no se aplica para el caso de estructuras funcionalmente complejas, que supongan una articulación armónica entre diferentes estados de caracteres independientes. Si esa articulación compleja se pierde no es esperable que se pueda rehacer (Gould, 1970, p. 204-5); y los anales de la evolución así lo confirman.

No se sabe de ningún linaje de mamíferos acuáticos que haya vuelto a desarrollar miembros como los de una nutria; ni hay registros de linajes derivados de plesiosauros e ictiosauros que hayan recolonizado la tierra. Por eso, nadie apostaría en contra de esta predicción negativa formulada hace más de un siglo por Charles Depéret: “Si las circunstancias del medio se modifican en un sentido desfavorable a su vida natatoria, el manatí y la sirena se extinguirían bruscamente, pero no darían nacimiento a seres adaptados a funciones distintas” (1945[1907], p. 224). Por los mismos motivos, tampoco es fácil apostar en contra de la mayor parte de las leyes de Ameghino. Si se asume que hay secuencias de cambios evolutivos que son irreversibles, esas leyes parecen buenas guías para identificarlas.

Nótese, por fin, que, si no se pierde de vista la diferencia entre lo inexorable y lo irrevocable que apunté un poco más arriba, también es más fácil reconocer que las leyes de Ameghino no guardan ninguna solidaridad especial con una concepción progresionista de la evolución: no se apoyan en ella; ni tampoco la implican. Independientemente de la retórica progresionista que ciertamente permeaba los escritos de Ameghino, como ocurría con la de la mayor parte de los evolucionistas de su época, esas leyes no pretendían indicar direcciones que la evolución inexorablemente tendería a seguir: las mismas sólo aludían a trayectorias unidireccionales en las que, si un linaje por ventura entraba, cualquier paso que por ahí diese nunca podría ser desandado. Por eso, si por “ortogénesis” se entiende “evolución pre-direccionada”, no tenemos por qué considerar que las leyes de Ameghino fuesen “leyes ortogenéticas”. Si lo hubiesen sido, también hubiesen pretendido tener capacidad predictiva y no puramente retrodictiva.

## CONCLUSIÓN

Cuvier (1992[1812], p. 102-4) reconocía que muchas de esas correlaciones morfológicas supuestas en sus reconstrucciones de fósiles eran meramente empíricas y sin un fundamento funcional claro: piénsese, por ejemplo, en aquella según la cual todo animal con pezuñas debía ser herbívoro (cf. Cuvier, 1805, p. 55). Pero, aun así, él suponía que todas ellas siempre obedecían, en última instancia, al principio de la correlación de los órganos (Cuvier, 1805, p. 47). Era ese principio que, debía suponerse, les daba su fundamento y legitimidad; aun cuando no siempre estuviésemos en condiciones de establecer claramente el nexo entre alguna correlación morfológica regularmente observada y la exigencia funcional de la cual ella se derivaría (cf. Cuvier, 1805, p. 57). Y yo creo que se puede establecer una relación análoga entre las leyes de Ameghino y la ley de Dollo.

Diríase que casi todas las leyes formuladas en *Filogenia* son generalizaciones empíricas, que aluden a resultados contingentes de la evolución de ciertos linajes. Piénsese, por ejemplo, en aquella que establecía que todo tetrápodo acuático con miembros provistos de uñas, debía derivar de tetrápodo terrestres también provistos de uñas. Más que la postulación de una necesidad, eso sólo parece la simple descripción de lo efectivamente ocurrido. Pero, si se considera las presiones selectivas que mediaron en la evolución de las uñas, veremos que ellas suponen que los miembros tengan desempeños funcionales que no son posibles para las aletas; que sólo son posibles en un miembro adaptado a la locomoción terrestre. Y eso puede llevarnos a pensar que la modesta *ley de las uñas* es sólo una aplicación de esta más pretenciosa: *un linaje que muestre configuraciones morfológicas que son adaptaciones a un medio que no es el suyo, debe descender de otro linaje que sí había evolucionado en ese medio*.

Por eso, si vemos uñas en las aletas de un tetrápodo acuático, debemos suponer que ellas son simplesiomorfias compartidas con sus “primos” terrestres y derivadas de un ancestro común a ambos que también vivió en la tierra. Y eso, que ahora puede parecernos una trivialidad, en los albores de una paleontología genealógicamente orientada era tan importante como las correlaciones funcionales más obvias lo eran en las determinaciones de fósiles propuestas por Cuvier. Humildemente, la cenicienta *ley de las uñas* contribuía a ratificar la monofilía de todos los tetrápodos. Lo hacía identificando un camino en el morfoespacio que, considerando sus puntos extremos y desconsiderando alguna que otra reversión parcial, sólo podía ser recorrido en un sentido: desde un tetrápodo dotado de codos y rodillas, al tetrápodo acuático en los cuales esas articulaciones de perdieron. Y ahí me permito usar una noción, la de *morfoespacio*, que es típica de la biología evolutiva del siglo XXI. Gerd Müller la define así: “matriz tridimensional de morfologías posibles que es mayor que el conjunto de morfologías efectivamente realizadas en la naturaleza” (2007, p. 946).

Ese concepto es hoy muy citado en la biología evolucionaria del desarrollo (cf. Caponi, 2012, p. 92); un área de estudios en la que seguramente podríamos encontrar recursos para explicar algunas de esas trayectorias de mano única aludidas por las leyes de Ameghino. Los constreñimientos ontogenéticos podrían explicar la irreversibilidad de muchas invenciones morfológicas; y también se ciertas series de esas invenciones. Pero, en algunos casos esa explicación puede seguir siendo asunto de la teoría de la selección natural: podrían existir series de cambios morfológicos cuya irreversibilidad se derivaría de los altos costos, medidos en términos de éxito reproductivo, que implicaría cualquier reversión. Esas consideraciones, de todos modos, son exteriores a las leyes de Ameghino. Las mismas no pretenden dar razón de esas sendas de irreversibilidad: sólo quieren señalarlas para que el trazado de filogenias puede servirse de ellas.

Las correlaciones de Cuvier suponían exigencias de coherencia funcional que no podían ser desatendidas; y era por esa razón que todo animal con condiciones de existir tenía que haberlas satisfecho. Las leyes de seriación filogenética de Ameghino suponían secuencias evolutivas que eran irreversibles; y por eso nos indicaban el punto de partida y el sentido en el cual esa trayectoria debía haber sido recorrida por un linaje que presentase algún estado de carácter posicionado en algún punto de ella. De ese modo, entrecruzando diferentes leyes de ese tipo con los datos morfológicos disponibles, y también con las periodizaciones geológicas relevantes, se podría avanzar en las reconstrucciones filogenéticas: se identificarían sendas evolutivas concretas que, al estar determinadas por múltiples leyes de seriación pertinentes a diferentes caracteres del linaje analizado, se acabarían mostrando como verdaderos bretes que, aunque sinuosos, sólo podían recorrerse en un sentido, sin posibilidad de recular.

Claro, siguiendo una perspectiva cuvieriana, cada correlación morfológica constatada deberá tener una explicación funcional específica: el principio de la correlación de los órganos, en sí mismo y por sí mismo, no da esa explicación. Él sólo nos garante o nos promete que esa explicación existe; y, en todo caso, nos conmina a buscarla. Del mismo modo, podemos también decir que cada ley de seriación ameghiniana aspira a una justificación que la ley de Dollo por sí misma no puede dar. Esta ley nos dice que la evolución va por sendas sin marcha atrás; y las leyes de Ameghino pretenden darnos a conocer esas sendas. Pero eso ya es tan suficiente para el trazado de filogenias, como las correlaciones morfológicas regulares constatadas, aunque no siempre explicadas, lo son para las reconstrucciones de fósiles. ☞

*Gustavo* CAPONI  
Professor Titular do Departamento de Filosofia da  
Universidade Federal de Santa Catarina.  
*gustavoandrescaponi@gmail.com*

## The arrows of evolution: Florentino Ameghino and the laws of Phylogeny

### ABSTRACT

The laws stated by the Argentine paleontologist Florentino Ameghino (1854-1911) in his work *Phylogeny*, of 1884, allow understanding of what was involved in the reformulation of the objectives of Natural History of living beings, especially in Paleontology, resulting from the advent of Darwinism. In addition, these laws seem to find their basis in the deepest foundations of evolutionary perspective: although they arise, in fact, from mere empirical generalizations, the laws proposed in *Phylogeny* seem to find their justification in the assumption that evolutionary processes are always irreversible. They aim to identify paths in the morphospace that can be traversed in one way only, and whose knowledge allows, consequently, to serialize morphological changes. These laws, which are not causal, are laws of succession that, precisely because of the irreversibility of the series they establish, might also deserve the label of 'historical laws'.

KEYWORDS • Ameghino. Phylogeny. Irreversibility. Phylogenetic laws. Historical laws.

### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBRITTON, C. (Ed.). *Filosofía de la geología*. Centro Nacional de Ayuda Técnica: México, 1970.
- ALLABY, M. *Dictionary of earth sciences*. Oxford: Oxford University Press, 2008.
- AMEGHINO, F. *Filogenia: principios de clasificación transformista basados sobre leyes naturales y proporciones matemáticas*. Buenos Aires: La Cultura Argentina, 1915 [1884].
- . Una rápida ojeada a la evolución filogenética de los mamíferos. In: GIMENEZ, A. (Ed.): *Ameghino: homenaje de la Sociedad Luz en el XXV aniversario de su muerte, 1911- Agosto 6 – 1936*. Buenos Aires: Sociedad Luz, 1936 [1908]. p. 225-38.
- APESTEGUÍA, S. & ARES, R. *Vida en evolución*. Buenos Aires: Vazquez & Mazzini, 2010.
- ARBER, A. On atavism and the law of irreversibility. *American Journal of Science*, 48, 383, p. 27-32, 1919.
- . *Water plants*. Cambridge: Cambridge University Press, 1920.
- BENTON, M. Four feet on the ground. In: Gould, S. J. (Ed.). *The book of life*. New York: Norton, 2001. p. 79-126.
- BOWLER, P. *El eclipse del darwinismo: teorías evolucionistas antidarwinistas en las décadas en torno a 1900*. Barcelona: Labor, 1985.
- . *Life's splendid drama: evolutionary biology and the reconstruction of life ancestry*. Chicago: University of Chicago Press, 1996.
- BUFFETAUT, É. *Histoire de la paléontologie*. Paris: PUF, 1998.
- . Guerre des fossiles en Patagonie. *Pour la Science*, 427, p. 72-5, 2013.
- CABRERA, A. *El pensamiento vivo de Ameghino*. Buenos Aires: Losada, 1944.
- CAPONI, G. *Georges Cuvier: un fisiólogo de museo*. México: UNAM, 2008.
- . *La segunda agenda darwiniana: contribución preliminar a una historia del programa adaptacionista*. México: Centro Lombardo Toledano, 2011.
- . *Réquiem por el centauro: aproximación epistemológica a la biología evolucionaria del desarrollo*. México: Centro Lombardo Toledano, 2011.

- CAPONI, G. *Leyes sin causa y causas sin ley en la explicación biológica*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2014.
- . El impacto de la filosofía anatómica de Geoffroy Saint-Hilaire en el desarrollo de la historia natural. *Gavagai*, 2, 2, p. 10-31, 2015.
- CASINOS, A. *Florentino Ameghino: un evolucionista en El Plata*. Buenos Aires: Universidad Maimónides, 2012.
- COPE, E. Ameghino on the extinct Mammalia of Argentina. *American Naturalist*, 25, 296, p. 725-7, 1891.
- CUVIER, G. *Leçons d'anatomie comparée*. París: Baudouin, 1805. Tomo I.
- . *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes (Discours préliminaire)*. Paris: Flammarion, 1992 [1812].
- DARWIN, C. *On the origin of species*. London: Murray, 1859.
- DEPÉRET, C. *Las transformaciones del reino animal*. Buenos Aires: Impulso, 1945[1907].
- DOLLO, L. Les lois de l'évolution. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, 7, p. 164-6, 1893.
- FARIA, F. A revolução darwiniana na Paleontologia e a ideia de progresso no processo evolutivo. *Scientiae Studia*, 10, 2, p. 297-326, 2012.
- FERNICOLA, J.; PRIETO, A. & LAZO, D. (Ed.). *Florentino Ameghino*. Buenos Aires: Asociación Paleontológica Argentina, 2011.
- GAUDRY, A. *Essai de paléontologie philosophique*. Paris: Masson, 1896.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, É. Considérations sur les pièces de la tête osseuse des animaux vertébrés, et particulièrement sur celles du crâne des oiseaux. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*, 10, p. 342-65, 1807.
- GIMENEZ, A. (Ed.): *Ameghino: homenaje de la Sociedad Luz en el xxv aniversario de su muerte, 1911- Agosto 6 - 1936*. Buenos Aires: Sociedad Luz, 1936 [1908].
- GOULD, S. J. Dollo on Dollo's law: irreversibility and the status of evolution laws. *Journal of the History of Biology*, 3, 2, p. 180-212, 1970.
- . *Ocho cerditos*. Barcelona: Crítica, 1994.
- GOULD, S. J. (Ed.). *The book of life*. New York: Norton, 2001.
- GRASSÉ, P. *La evolución de lo viviente*. Madrid: Blume, 1977.
- HALL, C. *Laws and models*. London: CRC Press, 2000.
- HUXLEY, T. *Darwiniana*. New York: Appleton, 1893 [1878].
- HUXLEY, T. Evolution in biology. In: Huxley, T. *Darwiniana*. New York: Appleton, 1893 [1878]. p. 187-226.
- HUXLEY, T. & HENFREY, A. (Ed.). *Scientific memoirs on natural history, selected from the transactions of foreign academies of science and from foreign journals*. London: Taylor & Francis, 1853 [1828].
- KLIMOVSKY, G. *Las desventuras del conocimiento científico*. Buenos Aires: A-Z editora, 1994.
- LINCOLN, R. et al. *Diccionario de ecología, evolución y taxonomía*. México: Fondo de Cultura Económica, 2009.
- LOMOLINO, M. Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography*, 32, p. 1683-99, 2005.
- MÁRQUEZ MIRANDA, F. *Ameghino: una vida heroica*. Buenos Aires: Nova, 1951.
- MARSH, O. Small size of the brain in tertiary mammals. *American Journal of Science and Arts*, 3a Série, 8, 43, p. 66-7, 1874.
- MÜLLER, G. Evo-Devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, 8, p. 943-9, 2007.
- NOVOA, A. & LEVINE, A. *From man to ape: darwinism in Argentina, 1870-1920*. Chicago: Chicago University Press, 2010.
- OWEN, R. *On the nature of limbs*. London: John Van Voorst, 1849.

- PISANÓ, A. & BARBIERI, F. *Anatomía comparada de los vertebrados*. Buenos Aires: Eudeba, 1985.
- RAFF, R. *The shape of life*. Chicago: Chicago University Press, 1996.
- RENSCH, B. The laws of evolution. In: TAX, S. (Ed.). *Evolution after Darwin*. Chicago: Chicago University Press, 1960. v. 1, p. 95-116.
- RUSSELL, E. S. *Form and function*. London: Murray, 1916.
- SALGADO, L. La evolución biológica en el pensamiento y la obra de Florentino Ameghino. In: FERNICOLA, J.; PRIETO, A. & LAZO, D. (Ed.). *Florentino Ameghino*. Buenos Aires: Asociación Paleontológica Argentina, 2011. p. 121-35.
- SALGADO, L. & LIZARRAGA, F. Florentino y los números. In: SALGADO, L. & LIZARRAGA, F. (Ed.): *Las vacas de Darwin y otros ensayos*. General Roca: Universidad Nacional del Comahue, 2005. p. 115-29.
- SALGADO, L. & LIZARRAGA, F. (Ed.): *Las vacas de Darwin y otros ensayos*. General Roca: Universidad Nacional del Comahue, 2005.
- SCHLEICHER, A. *La théorie de Darwin et la science du langage*. Paris: A. Franck, 1868 [1863].
- SIMPSON, G. La ciencia histórica. In: ALBRITTON, C. (Ed.). *Filosofía de la geología*. Centro Nacional de Ayuda Técnica: México, 1970. p. 39-70.
- STANLEY, S. An explanation for Cope's rule. *Evolution*, 27, 1, p. 1-26, 1973.
- STERELNY, K. & GRIFFITHS, P. *Sex and death*. Chicago: Chicago University Press, 1999.
- TAX, S. (Ed.). *Evolution after Darwin*. Chicago: Chicago University Press, 1960.
- TORT, P. *Evolutionnisme et linguistique*. Paris: Vrin, 1980.
- VON BAER, K. The fifth scholium of "On the development of animals". In: HUXLEY, T. & HENFREY, A. (Ed.). *Scientific memoirs on natural history, selected from the transactions of foreign academies of science and form foreign journals*. London: Taylor & Francis, 1853 [1828]. p. 186-238.
- WILLINSON, S. *Water reptiles of the past and present*. Chicago: Chicago University Press, 1914.
- WOUTERS, A. Viability explanation. *Biology & Philosophy*, 10, p. 435-57, 1995.

