

OCTAVA LECCIÓN

La ley biogenética fundamental.

El vasto edificio transformista está minado por muchos lados á la vez. No es solamente la teoría de las mutaciones quien pretende sustituir á la de las variaciones lentas, conforme acabo de exponer en las primeras lecciones de este curso.

El sistema transformista ha sido adoptado con entusiasmo, y se ha aceptado sin mirar de cerca todo lo que parecía sostener la nueva teoría. Pero he aquí que los naturalistas comienzan á buscar la precisión del lenguaje. Y como se debía esperar, muchas de las antiguas fórmulas no pueda resistir á la nueva crítica, porque estas fórmulas fueron establecidas en una época en que se sobreentendía siempre, al enunciar una ley biológica, que esta ley se demostraba solo *aproximadamente*. Hoy día le toca el turno á la famosa «ley biogenética fundamental», de Haeckel, conocida también con el nombre de «Principio de Fritz Müller», y que se enunciaba con brevedad bajo forma de una ecuación célebre

Ontogenia = filogenia,

y también:

Embriología = genealogía.

Hace ya algunos años, tuve ocasión de hablar en este sitio del principio de Fritz Müller á propósito de un libro en el cual un ingeniero italiano (1), más matemático que biólogo, había pretendido basar una teoría de la herencia, sobre el principio en cuestión, *tomado en el sentido literal*. M. Rignano, como buen matemático, había considerado que una ecuación es una ecuación, y que una igualdad no representa desigualdades más ó menos considerables. Luego había admitido en todo su rigor la ley de Haeckel, y supuesto que dos especies actuales descendiendo de un antepasado común tienen, en el principio de su evolución embriológica, estadios *rigurosamente* idénticos, y reproducen *rigurosamente* los estadios antepasados comunes á estas dos especies. De aquí la necesidad inmediata de hacer intervenir, en el momento en que las divergencias se producen en las dos evoluciones individuales comparadas, un factor misterioso que introduce precisamente estas divergencias en las evoluciones hasta allí paralelas. El absurdo de las conclusiones del autor era la mejor demostración de la imposibilidad de conceder valor absoluto al principio de Fritz Müller. Y de hecho, la más elemental observación lo prueba, que aun cuando el faisán y el

(1) Eugenio Rignano.

pollo desciendan, como aves, de un antepasado ave, el huevo de pollo es bastante diferente del huevo de faisán para que pueda distinguirse á primera vista tal diferencia. Hay, pues, similitud y no identidad entre los desenvolvimientos de dos aves naciendo de dos huevos análogos, pero no idénticos; y las divergencias en los desarrollos se manifiestan desde el principio, aunque llegando á ser más considerables con el tiempo.

He aquí, pues, que la *ley biogenética fundamental*, en vez de representar igualdades, representa solamente desigualdades más ó menos grandes. Y todas las veces que una ley se presenta bajo esta forma de serie de desigualdades, se pueden sacar de ella cosas bien diferentes empleando un lenguaje más ó menos preciso.

Oscar Hertwig, después de muchos otros, se ha consagrado á demostrar las contradicciones á que conduce la atribución de un valor absoluto al principio de Fritz Müller. L. Vialleton ha repetido en una serie de conferencias (1) los argumentos de Hertwig. Estos dos autores han sobrepasado quizá el objeto. Sin duda, el libro de M. Rignano lo ha probado, es peligroso tomar al pie de la letra una fórmula aproximada; pero tampoco es preciso llegar hasta decir que la «ley biogenética» no tiene absolutamente ningún valor. Hay aquí alguna

(1) L. Vialleton: *Un problema de la evolución*. «La teoría de la recapitulación de las formas antepasadas en el curso del desarrollo embrionario.»

cosa más que la comprobación de la epigenesis. Todo ser viviente parte de un huevo y, por construcción progresiva, llega á ser adulto. Pero entre dos evoluciones, yendo de un huevo á un adulto en dos especies próximas, hay aproximaciones que no proceden de un simple azar. Creo haber reducido á sus exactas proporciones el principio de Fritz Müller, expresándole bajo esta forma (1): «Las ecuaciones simbólicas del desenvolvimiento específico tienen la misma forma que las ecuaciones simbólicas del desenvolvimiento individual.» La forma bajo la cual Serres había enunciado su ley, tenía, por otra parte, casi la misma significación; yo he hecho notar, hace ya largo tiempo, que la fórmula de Serres «La embriología es la repetición de la anatomía comparada», no tiene más que el valor de una simple comprobación y excluye toda hipótesis. En particular, empleando la fórmula de Serres, uno no está obligado á creer, como haría pensar el principio de Fritz Müller, que hubo una época en que todas las fanerógamas no tenían más que dos hojas, porque todas las dicotiledóneas nacen del grano con dos cotiledones.

Así, pues, hasta en el caso en que la embriogenia es dilatada, el principio de Fritz Müller no tiene el valor que uno podría estar tentado á atribuirle por un exceso de precisión en el lenguaje. Cuanto á los casos de acortamiento embrionario,

(1) Véase *Elementos de filosofía biológica*.

no hacen más que aumentar la importancia de las diferencias existentes ya. No hay duda que ciertos desenvolvimientos particularmente condensados encubren más completamente un paralelismo ya precario; pero las conclusiones que sacan los autores en general y Vialleton en particular, del hecho del desenvolvimiento del ojo, por ejemplo, son tan peligrosas y tan poco científicas como las conclusiones opuestas de los matemáticos como Rignano.

Luego me parece oportuno, en el curso de estos estudios sobre la crisis del transformismo, discutir en detalle el valor que es preciso atribuir al principio de Fritz Müller.

Este principio está basado sobre consideraciones morfológicas; pues ya he dicho á ustedes muchas veces que las morfologías de los seres, siendo todas diferentes, no se puede confiar en encontrar en las consideraciones puramente morfológicas reglas que puedan traducirse por igualdades rigurosas, por ecuaciones verdaderamente matemáticas. Las únicas cosas que nos permiten hablar de identidad cuando comparamos seres morfológicamente diferentes son los patrimonios hereditarios, así como hemos visto precedentemente á propósito de la definición de la especie. Pero, por otra parte, solamente es por un artificio discutible en ciertos respectos como podemos pasar del punto de vista *patrimonio hereditario* al punto de vista morfológico. Recuerdo, no obstante, para fijar las ideas al principio de esta discusión, la forma despojada de toda

consideración morfológica que he dado en otra parte al principio de Fritz Müller.

Las ecuaciones simbólicas representando la evolución de un individuo A en un medio B, son las de sus *asimilaciones funcionales* sucesivas. Yo las escribo:

$$A_1 + (A_1 \times B_1) = A_2$$

$$A_2 + (A_2 \times B_2) = A_3$$

$$A_3 + (A_3 \times B_3) = A_4$$

.....

$$A_n - 1 + (A_n - 1) \times B_n - 1 = A_n.$$

Tal es el resumen funcional del individuo $A_1, A_2, A_3, \dots, A_n$.

En el curso de todas estas asimilaciones funcionales, el patrimonio hereditario a del individuo A sufre ligeras modificaciones adaptativas, de suerte que el patrimonio hereditario de la generación ulterior naciente es ligeramente distinto de lo que era al principio de la generación precedente. Las diferencias de estos dos patrimonios sucesivos obedecen á las variaciones por adaptación funcional en el curso de los acontecimientos $(A_1 \times B_1), (A_2 \times B_2), \dots, (A_n \times B_n)$. Luego si resumo en un término simbólico b toda la serie de los factores educativos B_1, B_2, \dots, B_n , podré representar simbólicamente por $(a \times b)$ la variación del patrimonio hereditario a durante toda la vida individual en la cual la educación se resume en la letra b . Pasando, pues, de la primera generación (patrimonio here-

ditario inicial a_1 , educación b_1) á la segunda (patrimonio hereditario inicial a_2), escribiré la fórmula simbólica

$$a_1 + (a_1 \times b_1) = a_2.$$

Y toda la evolución de una especie, de una pro- genie, desde el antepasado núm. 1 hasta el ante- pasado número n , se representará desde el punto de vista patrimonio hereditario, por la serie de ecua- ciones simbólicas:

$$a_1 + (a_1 \times b_1) = a_2$$

$$a_2 + (a_2 \times b_2) = a_3$$

.....

$$A_n - 1 + (a_n - 1 \times b_n - 1) = a_n.$$

Así, pues, las ecuaciones simbólicas de la evolu- ción específica (considerada en el solo punto de vista donde se presta á ecuaciones simbólicas) *tie- nen la misma forma* que las ecuaciones simbólicas de la evolución individual. En este lenguaje, el enunciado del principio de Fritz Müller es riguroso; pero no tiene ningún valor morfológico; y como el principio de Fritz Müller es un principio morfoló- gico es preciso ver si se puede sacar de las conside- raciones precedentes alguna cosa que sea suscepti- ble de una traducción morfológica.

Adicionando miembro á miembro las ecuaciones simbólicas de la evolución específica sacamos:

$$a_1 + (a_1 \times b_1) + (a_2 \times b_2) + \dots + (b_n \times b_n - 1) = a_n.$$

Pero se trata de comparar los fenómenos morfo- lógicos del desenvolvimiento de dos individuos, uno de los cuales tiene por patrimonio hereditario a_1 , y el otro a_2 . Según el principio de Fritz Müller, el principio del desenvolvimiento de la n , millonésima generación, debe asemejar al desenvolvimiento in- dividual de la primera. ¿Cómo llegaremos á estable- cer esta semejanza morfológica? ¿Es real? ¿Es bas- tante estrecha para merecer ser señalada?

En nuestras ecuaciones simbólicas, hemos hecho abstracción voluntariamente de los fenómenos se- xuales. Y, de hecho, si nos atenemos á los fenóme- nos de evolución adaptativa, las variaciones adqui- ridas en el curso de las vidas individuales, siendo las mismas en los machos y en las hembras, en condiciones de vida idénticas, se transmiten inte- gralmente á los descendientes puesto que existen en el patrimonio hereditario del macho como en el de la hembra. Luego tenemos el derecho de evitar esta complicación inútil y también el de hablar de los individuos sucesivos de una progenie como si fueran partenogenéticos.

Esta simple observación tiene una importancia considerable. En efecto, en el curso de nuestros estudios sobre la formación de las especies nuevas por fijación progresiva de las variedades cuantita- tivas, hemos sido llevados, de una parte, á hacer notar que el paso de la variedad á la especie *se hace de una manera continua*; de otra parte, que es sola- mente en el momento de la maduración sexual y

de la fecundación cuando se manifiesta la diferencia entre dos especies distintas salidas progresivamente de variedades de una misma especie. Luego si no tenemos en cuenta el fenómeno fecundación y estamos en el derecho de hacerlo, no comprobaremos ninguna discontinuidad entre los tipos sucesivos de una misma progenie, cuando estos tipos sucesivos derivarán los unos de los otros por adaptaciones funcionales sucesivas. Así, pues, hasta cuando el individuo núm. n haya llegado á ser de una especie muy diferente de la del núm. 1, hasta cuando entre el núm. 1 y el núm. n haya habido muchos cambios de especie susceptibles de ser puestos en evidencia por los fenómenos de maduración ó de fecundación, la narración de la evolución del patrimonio hereditario, desde el número 1 hasta el núm. n podrá hacerse enteramente por consideraciones cuantitativas. Esto resulta de la manera como se realiza el paso de una variedad progresivamente fijada á una especie definitivamente fija.

Así, pues, entre el patrimonio a_1 y el patrimonio a_n habrá siempre una relación cierta:

$$a_n = a_1 + (a_1 \times b_1) + (a_2 \times b_2) + \dots + (a_n - 1 \times b_n - 1).$$

Y si, del antepasado a_1 , ha provenido, hasta nuestra época, un cierto número de especies diferentes, los patrimonios hereditarios de todas estas especies estarán representados por fórmulas de la

misma forma que la de a_n , mientras que otras especies, derivadas de un antepasado con patrimonio α_1 diferenciando cualitativamente de a_1 , tendrán patrimonios, respondiendo á una fórmula diferente:

$$\alpha_n = \alpha_1 + (\alpha_1 \times \beta_1) + \dots + (\alpha_n - 1 \times \beta_n - 1).$$

Todas las especies descendiendo de a_1 merecerán, pues, desde cierto punto de vista, ser clasificadas en un solo grupo, y este grupo diferirá del de los descendientes α_1 . Conforme el número n sea más grande, y las variaciones en las diversas progenies salidas de a_1 hayan sido más numerosas, el grupo de todos los descendientes de un mismo antepasado será más importante. Este será, por de pronto, un género, luego una familia, un orden, una clase. Y según el parentesco que existía ya entre los dos antepasados a_1 y α_1 , en el momento en que hemos comenzado á estudiar las progenies, un parentesco más ó menos grande existirá entre el agrupamiento salido de a_1 y el agrupamiento salido de α_1 . En ningún caso, dada la imposibilidad de las variaciones retrógradas, no encontraremos término común á las dos series, si a_1 y α_1 son, como hemos supuesto, cualitativamente diferentes.

He aquí, rigurosamente, el principio de la clasificación embriogénica en el lenguaje del patrimonio hereditario, es decir, en el único lenguaje que nos haya parecido apto para dar cuenta de la naturaleza de las diferencias específicas. Veamos ahora

cuáles conclusiones debemos sacar de estas consideraciones químicas desde el punto de vista morfológico.

Ante todo, el grupo de todos los descendientes del antepasado a_1 comprende, lógicamente, no sólo los sobrevivientes actuales de estos descendientes, sino todos los individuos que han salido, en una época cualquiera, del mismo antepasado, y hasta todas las formas sucesivas, todas las etapas sucesivas de la vida de todos los individuos. En efecto, uno cualquiera de estos seres, en una edad cualquiera, tiene un patrimonio hereditario respondiendo á la fórmula:

$$a_n = a_1 + (a_1 \times b_1) + \dots + (a_n - 1 \times b_n - 1).$$

Todos estos seres, cualesquiera que sean y cualquiera que sea su edad, responden muy bien á la definición del grupo considerado.

Es preciso ver ahora si este grupo basado sobre alguna cosa común desde el punto de vista patrimonio hereditario, presenta también, en todos los individuos que constituyen parte de él, alguna cosa común desde el punto de vista morfológico. Esta cuestión se presenta á nosotros como alguna cosa extremadamente complicada. Ya, si nos limitamos al estudio de las formas sucesivas de un individuo único, nos sentimos aterrados por las diferencias prodigiosas que separan morfológicamente sus etapas sucesivas. Después de haber comprobado estas diferencias prodigiosas, es cuando, desesperando de

la tarea, nos vimos obligados á volver, para la definición de la especie, á la consideración química del patrimonio hereditario, porque una definición puramente morfológica no nos habría permitido clasificar en una misma especie las formas sucesivas de un mismo individuo.

Consideremos dos seres tan próximos parientes como sea posible, dos verdaderos gemelos teniendo rigurosamente el mismo patrimonio hereditario. Pues hasta en el caso de ser ambos gemelos educados en las condiciones más semejantes posibles, resultarán ligeramente diferentes, puesto que no pueden ocupar los mismos sitios en el mundo; pero serán, sin embargo, comparables el uno al otro en cada instante de su existencia. En cambio, á pesar de su próximo parentesco, ninguna similitud morfológica podrá ser establecida entre ambos si se compara la forma de uno de ellos descrita un mes después de la fecundación, con la forma del otro á la edad de veinte años. *No se podrá comparar morfológicamente más que las etapas comparables de su evolución.* En el caso muy especial de estos dos gemelos educados en condiciones idénticas, habrá que compararlos cuando tendrán la *misma edad*. Ya, en una de las lecciones precedentes, hemos sido llevados á hacer notar que, para comparar morfológicamente dos hojas de dos plantas de igual especie, había necesidad de escogerlas semejantemente colocadas en las dos plantas estudiadas. No se podrá comparar una hoja radical de un

eléboro con una hoja floral de otro eléboro. A causa de polimorfismo foliáceo de las plantas no se puede comparar morfológicamente más que dos hojas *correspondientes* de dos plantas próximas. De una manera general, no se puede comparar morfológicamente dos seres de igual especie, sino cuando estén en estados coloides correspondientes. Esto es, por ejemplo, imposible siempre para el prótalo y el helecho, que son, sin embargo, de igual especie, habiendo salido el uno del otro. Luego es preciso decir rigurosamente:

Por próximos que resulten dos individuos desde el punto de vista patrimonio hereditario, no se pueden comparar sus morfologías más que tomándolos en estados correspondientes, si estos estados correspondientes existen. Cuando los estados correspondientes no existen, ninguna comparación morfológica es posible.

Estando establecida tal regla para los seres más próximos posibles, es forzoso, naturalmente, tener cuenta de ello *a fortiori*, cuando se trata de seres, cuyo parentesco es menos estrecho, como aquéllos que constituyen un género, una familia, un orden, una clase, etc.

El ejemplo de los dos gemelos verdaderos nos ha puesto sobre la vía de una regla que puede tener su importancia. Para que una semejanza morfológica sea sensible entre dos gemelos, *es preciso considerarlos en la misma edad.*

También podrá ser sacada otra regla de la consideración de estos dos gemelos: Cuanto más tierna

resulte la edad en la cual serán comparados estos dos gemelos, tanto más importantes serán sus semejanzas morfológicas. Es evidente, en efecto, que toda variación accidental habiéndose impreso en uno de los gemelos, una pierna amputada, por ejemplo, será un factor de la evolución ulterior, introducirá en la evolución ulterior una causa incesante de divergencia. Las divergencias irán acumulándose entre dos individuos primitivamente idénticos, á medida que estos seres envejecerán en condiciones diferentes.

Por el contrario, dos seres diferenciando originalmente, podrán adquirir semejanzas crecientes por adaptación á condiciones comunes; pero estas semejanzas crecientes llamadas *caracteres de convergencia*, no tienen ninguna relación con el parentesco; son, al contrario, causas de errores muy importantes en la indagación de las relaciones de parentesco por consideraciones morfológicas.

Volvamos, pues, á las divergencias crecientes entre seres semejantes que envejecen. Tenemos dos reglas provisionales cuyo valor habrá necesidad de apreciar más exactamente:

1.º Es preciso comparar las morfologías de dos seres en estados correspondientes.

2.º Las semejanzas morfológicas, teniendo un valor en la determinación del parentesco, serán tanto más grandes cuanto que los estados correspondientes á los cuales se comparará los individuos sean escogidos en edad más tierna.

Hay, además, otra razón para que se busque en una edad tan tierna como sea posible los caracteres morfológicos susceptibles de ilustrarnos sobre el parentesco, y es que todos los seres viejos fueron jóvenes, mientras que muchos mueren jóvenes sin llegar á viejos. Luego si queremos que nuestros caracteres morfológicos sean aplicables á todos los seres formando el grupo que hemos definido antes, deberemos definirlos en una edad tan poco avanzada como sea posible. Todas estas consideraciones demuestran la importancia de los *jóvenes* en clasificación genealógica.

*
**

Planteadó esto, consideremos un grupo formado por *todos* los descendientes de un antepasado común, siendo considerados todos ellos tanto en la época actual como en todas las épocas pasadas desde la vida del antepasado común. Este grupo será, si ustedes quieren, lo que llamaremos en clasificación *un orden*. Nosotros nos proponemos indagar si hay *un carácter orden*, común á las morfologías de todos los individuos constituyendo el orden dado. Ante todo sabemos que debemos no buscar este carácter común más que en los individuos considerados *en estados correspondientes*. Pero es posible que estos estados correspondientes no existan, así como hemos visto en el prótalo y el helecho. Entonces, es imposible encontrar los caracteres comunes á todos los individuos considerados. Habrá, pues,

que partir el grupo basado sobre el parentesco, y dividirlo en un cierto número de subgrupos, entre los individuos de cada uno de los cuales será posible encontrar los estados correspondientes. El grupo se llamará polimorfo.

Supongamos, por el contrario, que los estados correspondientes existen para todos los individuos considerados, ó, lo que viene á ser lo mismo, que estemos limitados á uno de los subgrupos definidos en la frase precedente. Entonces, nuestra segunda regla nos dice que tendremos tantas más probabilidades de encontrar los caracteres comunes á nuestros individuos, cuanto mejor elijamos para compararlos los estados correspondientes en un estado más joven.

Pero inmediatamente se presenta una dificultad. El estado más joven que conocemos es el estado huevo. Pues, los primeros fenómenos morfológicos manifestados por las divisiones del huevo pueden ser muy semejantes en especies muy alejadas y muy diferentes en especies muy próximas. En los casos de pecilogonía (1), hasta una sola especie es susceptible de ver comenzar de dos maneras diferentes su evolución á partir del huevo.

Es que nuestros razonamientos de hace un momento presuponían que nos colocamos en el caso en que el patrimonio hereditario dirige la morfología de los seres. Pues, esto es lo que pasa en gene-

(1) Véase *Tratado de Biología*, ob. cit.,

ral, en virtud del teorema morfobiológico (1); pero, precisamente, nada de ello se verifica en los huevos. Por pequeño que sea un huevo, contiene siempre una acumulación de vitelo que es enorme con relación á la cantidad de materia viviente repartida en su interior. Esta materia viviente, ahogada en la masa inerte del vitelo, no puede imponerle una forma de equilibrio; á pesar de sus virtudes especiales, ella desaparece en el seno de las materias alimenticias muertas y sólo puede, en el curso de sus kariokinesis, determinar el fraccionamiento de estas pesadas masas nutritivas. Con frecuencia el fraccionamiento no es más que parcial (segmentación incompleta), pero aun cuando sea total, cada uno de los blastómeros, aun provisto de una enorme cantidad de vitelo, tiene la forma que toma este vitelo en las condiciones consideradas, y no una forma determinada por la actividad morfógena propia de las sustancias vivientes.

Se da con razón el nombre de *promorfología* al conjunto de los fenómenos morfológicos que se manifiestan durante este primer período de la vida individual.

En el curso de este primer período, la materia viviente destruye poco á poco el vitelo asimilándolo. Al cabo de un tiempo más ó menos largo, según la cantidad de vitelo disponible, y también según la manera como las sustancias vivientes es-

(1) Véase *Elementos de filosofía biológica*.

tán distribuidas en su interior, la morfología cesa, es decir, que la forma del individuo, en vez de ser dirigida por la inercia de las masas nutritivas comienza á ser dirigida por la actividad morfógena de los protoplasmas vivientes. Todavía hay un período de transición más ó menos largo durante el cual la morfología resulta parcialmente de la actividad protoplásmica, parcialmente de la inercia vitelina.

Evidentemente, no podremos comparar morfológicamente más que los embriones que, salidos del período morfológico, estarán en estados correspondientes. Si el período promorfológico dura más largo tiempo en un individuo que en otro, á causa de la mayor abundancia de vitelo del primero, habrá todo un período de morfología verdadera en el segundo, á la cual no podrá ser comparado ningún *estado correspondiente* en el primero. Así sucede con el *cangrejo* y el *peneo*. Toda la vida libre del último desde el estadio *nauplio* hasta el estadio *decápodo*, no tiene estado correspondiente, rigurosamente hablando, en el cangrejo envuelto por acumulaciones vitelinas hasta el estado decápodo.

Supongamos, por el contrario, que en un gran número de tipos actuales ó pasados del orden que estudiamos, la promorfología cesa temprano y deja los embriones libres de tomar en el medio la forma que dirige su patrimonio hereditario. Entonces es en los jóvenes embriones así liberados donde deberemos buscar los *caracteres del orden* si existen. Pero es evidente *a priori* que estos caracteres de orden no se

traducirán por una identidad morfológica. Cada uno de los individuos tiene un patrimonio hereditario,

$$a_1 + (a_1 \times b_1) + \dots + (a_n - 1 \times b_n - 1)$$

que es *diferente* del patrimonio hereditario del vecino. Las formas de los embriones, dirigidas por los patrimonios hereditarios diferentes, serán diferentes; habrá pequeñas diferencias individuales entre los embriones de igual especie, diferencias más considerables entre los embriones pertenecientes á especies diferentes ó á géneros diferentes. Estas diferencias irán en seguida creciendo con el envejecimiento de los individuos, como hemos visto antes, pero aun en la edad más joven en que los embriones pueden ser comparados, habrá entre ellos diferencias mereciendo ser notadas. En particular, si dos embriones pertenecientes á dos especies diferentes, diferencias *específicas* existirán entre sus morfológicas, á pesar de las semejanzas que obedecen á que las especies son parientes. Un naturalista descriptivo, que conoce bien una especie, reconocerá esta especie en todas las edades, desde la más tierna.

Quizá produzca asombro que yo insista tanto sobre esta cuestión, pero ello es necesario á causa de los razonamientos puramente morfológicos que están en curso hoy en toda la Biología. Supongamos, para fijar las ideas, que conocemos una especie de crustáceos que sea adulto bajo la forma *nauplio* llamémosla la especie *nauplio*. Observemos ahora el

desarrollo de un *peneo*; éste tiene por primera forma libre un pequeño ser cuya descripción es comparable á la de la especie *nauplio*. No es preciso decir por esto que el *peneo* pasa, en el curso de su desenvolvimiento, por una etapa *en que es de la especie nauplio*; esto resultaría un absurdo desde el punto de vista de nuestra definición de la especie; el ser considerado es, en todas las edades, de la especie *peneo*, pero pasa por un estado correspondiente á aquel en el cual la especie *nauplio* se vuelve adulta. He aquí, en realidad, á que se refiere principalmente al principio morfológico de Fritz Müller que ahora vamos á estudiar más á fondo.

* * *

Supongamos que hemos descubierto una similitud, susceptible de una descripción precisa, entre todos aquellos de los embriones de un grupo dado que llegan á estar libres de vitelo de parasitismo en edades correspondientes. Evidentemente, siendo definido genealógicamente este grupo por el antepasado común a_1 , tal similitud deberá ser atribuida á las semejanzas existentes entre todos los patrimonios hereditarios cuya fórmula es de la forma

$$a_1 + (a_1 \times b_1) + \dots + (a_n - 1 \times b_n - 1).$$

Luego ella ha sido común á todos los antepasados reproducidos desde el antepasado a_1 hasta la época actual, por lo menos cuando estos antepasa-

dos intermedios han tenido una forma embrionaria libre á una edad correspondiente á aquella de que nos ocupamos.

Y esto no está fatalmente limitado á una sola edad; á pesar de las divergencias individuales creciendo con la edad, puede suceder que la similitud debida al carácter de grupo sea aún bastante marcada entre individuos del mismo grupo, en una segunda edad más avanzada que el primero; habrá entonces entre todos estos individuos una segunda similitud más tardía que la primera. Y ello será verdadero lo mismo en los antepasados más recientes que a_1 que en los tipos actuales. En otros términos, en todos los individuos tanto actuales como pasados pertenecientes al grupo salido de a_1 , se comprobará, cuando existan los estados correspondientes, series embriológicas en que un número más ó menos grande de términos presentaran semejanzas morfológicas. Llamemos A el conjunto de los caracteres descriptivos susceptibles de ser representados por las mismas palabras en los individuos del grupo considerados en la primera edad correspondiente; llamemos B la misma cosa para la segunda edad; C la misma cosa para la tercera edad, y así sucesivamente. Considero en nuestra época un ser presentando en su desarrollo una serie de cuatro estados en los cuales se pueda encontrar respectivamente los conjuntos de caracteres descriptivos A B C D. Yo le comparo ante todo con los otros tipos actuales del mismo grupo.

Un tipo muy próximo, perteneciente, por ejemplo, á la misma especie cualitativa, será de la misma especie en las cuatro edades correspondientes de que acabamos de hablar. En vez de buscar las similitudes morfológicas entre adultos, tendremos el derecho de buscarlas en una cualquiera de las edades de su desenvolvimiento. Luego si las condiciones de vida de los dos individuos comparados son tales que estos individuos estén en estados correspondientes, á las edades correspondientes, encontraremos entre ellos semejanzas *más grandes* que en el estado adulto, en las cuatro edades caracterizadas por los conjuntos A B C D. Las embriologías, es decir, las morfológicas sucesivas de dos seres de igual especie, desarrollándose en las mismas condiciones serán series paralelas; se encontrará en los dos tipos comparados las formas A B C D.

En otros dos seres menos próximos, pero pertenecientes, sin embargo, al mismo grupo (salido del antepasado a_1), las diferencias de los adultos serán más grandes y acusarán una divergencia más rápida; así el paralelismo de las embriologías será menos perfecto; después de la forma B, por ejemplo, los fenómenos del desenvolvimiento harán las diferencias más importantes que las similitudes, y cuando uno de los seres pase por el estado C, este estadio ya no se hallará en el otro; no tendrán de común más que las formas embrionarias A y B.

Lo que llamamos *aproximación* entre especies di-

ferentes es, ya lo he hecho notar con frecuencia, muy difícil de definir. Colocándonos en el punto de vista morfológico, encontramos completamente natural el definir como especies más próximas aquellas cuyo paralelismo embrionario dura más tiempo, especies menos próximas, aquellas cuyo paralelismo embrionario está disimulado más precozmente por divergencias notables.

Desde el punto de vista del parentesco genealógico, en vez de comparar entre sí las embriologías de los individuos actuales más ó menos próximos, comparemos la embriología de un individuo actual con la de sus ascendientes que, como hemos visto, forman parte, con igual título que los individuos actuales, del grupo definido por el antepasado común a_1 . Un ser no tiene otro pariente más próximo que su padre (dejo de lado todas las complicaciones procedentes de la anfmixia); luego si las condiciones del desenvolvimiento son comparables (sobreentenderé en lo sucesivo esta cláusula necesaria), la embriología del padre será paralela á la del hijo, y este paralelismo no le cederá en nada al de las embriologías de dos seres actuales muy próximos. A medida que se remontará el curso de las edades, el parentesco decrecerá entre el hijo actual y el abuelo más remoto. Si razonamos sobre estos parentescos cada vez más lejanos, como hemos hecho hace un momento sobre los parentescos entre individuos actuales, podremos pensar que el paralelismo embriológico durará cada vez menos

largo tiempo á medida que los seres comparados pertenecerán á generaciones cada vez más distanciadas en el curso de los tiempos. Por ejemplo, cuando se iba hacia el estadio D, entre el hijo y el abuelo precediéndole en mil generaciones, no irá más que hasta el estadio C entre el hijo y el abuelo precediéndole en un millón de generaciones.

Pero el parentesco entre el hijo y el abuelo que le precede en n generaciones, es más grande (doble en el sentido humano de la palabra) que el parentesco entre el hijo y el más alejado de los descendientes actuales del abuelo considerado. Luego, si dos individuos actuales tienen una proximidad que se manifiesta por un paralelismo embriológico, yendo hasta el estadio C, un paralelismo *por lo menos tan grande*, se manifestará entre las embriologías de cada uno de ellos y el del primer antepasado común. De aquí la conclusión importante que, si dos seres actuales presentan un paralelismo embriológico, comprendiendo los tres estadios A, B, C, descienden de un antepasado común que poseía también, en su embriología, los tres estadios A, B, C. Pero la recíproca, quizá no es verdadera, como veremos ahora mismo.

Sea p el rango ocupado en la descendencia desde el antepasado a_1 , definiendo el grupo, por el antepasado común á los dos tipos actuales considerados que tienen en común los tres estadios embriológicos A, B, C. El patrimonio hereditario del

antepasado, del rango p es:

$$a_p = a_1 + (a_1 \times b_1) + (a_2 \times b_2) + \dots \\ + (a_p - 1 \times b_p - 1).$$

Por otra parte, el patrimonio hereditario de cada uno de los dos tipos actuales del rango n , se obtiene á partir de a_p , como a_p se obtenía á partir de a_1 ; es decir, que la fórmula hereditaria de cada uno de ellos es:

$$a_n = a_p (a_p \times b_p) + (a_p + 1) \times b (p + 1) + \dots \\ + (a_n - 1 \times b_n - 1).$$

En otros términos, estas dos fórmulas tienen en común toda la serie de los términos desde a_1 hasta a_p , en la fórmula general

$$a_n = a_1 + (a_1 \times b_1) + \dots +$$

Por el contrario, dos seres descendientes de a_1 , pero no teniendo antepasado común más reciente que a_1 , dos seres que no tienen parentesco más que por el intermediario de a_1 mismo, tendrán en sus fórmulas hereditarias partes comunes que se reducirán al término a_1 . Supongamos que el grupo considerado á partir de a_1 , sea bastante vasto, es decir, que a_1 sea un antepasado bastante alejado para que entre dos tipos de este grupo, verdaderamente muy diferentes en la época actual, no haya otra forma común que la primera forma A. Los razonamientos precedentes nos llevarán á concluir que esta forma

embrionaria A existía, ella también, en el antepasado común a_1 .

El resumen de todas nuestras consideraciones es que, si dos formas actuales han tenido en común la serie embriológica A, B, C, D, E, ..., M, estas dos formas descienden de un antepasado común que tenía en su embriología la serie A, B, C, D, E, ..., M. Si dos formas tienen, en común, solamente el primer tipo embriológico A, su antepasado común tenía fatalmente este tipo en su embriología.



Introducimos ya en nuestros reconocimientos una consideración nueva, la del estado adulto.

¿Por qué un ser dado llega á ser adulto?

¿Por qué á partir de un cierto momento de su evolución individual cesa de crecer ó de transformarse? Este es uno de los problemas más misteriosos de la Biología. Cuando se emplea el lenguaje analítico que habla de la asimilación en los períodos de funcionamiento y de la destrucción en los períodos de reposo (1), se expresa el hecho del estado adulto, diciendo que este estado se realiza cuando las ganancias en los períodos de funcionamiento compensan exactamente las pérdidas en los períodos de reposo. Cuando las pérdidas llevan ventaja, comienza la decrepitud ó vejez, que conduce

(1) Véase *Teoría nueva de la vida*, ob. cit.

á la muerte. No vuelvo ahora sobre razonamientos que he reproducido con frecuencia en otra parte (1), y que hacen intervenir, entre otros factores de la determinación del estado adulto, la actividad renal ó escreeatriz que limita la cantidad posible de los funcionamientos cotidianos. Parece cierto que las condiciones que determinan con precocidad el estado adulto, no necesitan patrimonios hereditarios extremadamente diferentes de aquellos que producen, por el contrario, el estado adulto más tardío. Dos especies relativamente próximas cuanto al patrimonio hereditario, pueden diferir notablemente cuanto á la época en que sus individuos llegan á ser adultos. Pero, á pesar de todos nuestros razonamientos, queda todavía mucha obscuridad en esta cuestión de la determinación del estado adulto, y esta es seguramente una de las cuestiones más dignas de estudio de la Biología.

Provisionalmente, sin fijar nada preciso con motivo de las razones por las cuales un ser cesa de crecer y de transformarse, podemos, sacando solamente partido de la comprobación de estados adultos más ó menos precoces en las diversas especies de un grupo genealógico dado, establecer una regla morfológica importante.

Hablábamos hace un momento de los tipos que tienen en común la serie embriológica A, B, C, D, E, ..., M. Todos estos tipos descienden seguramente

(1) Véase *Tratado de Biología*.

de un antepasado que poseía la serie embriológica A, B, C, D, E, ..., M. Pero, como ya hice notar antes, no tenemos el derecho de afirmar que la recíproca es verdadera y que todos los descendientes del antepasado considerado, presentan esta serie embriológica completa. Supongamos, por ejemplo, que en uno de los descendientes del antepasado considerado, el estado adulto sobrevenga, ignoramos por qué, al estadio embriológico D, ó al menos poco después de la adquisición de la forma D, y sin grandes variaciones morfológicas ulteriores. Tendremos entonces un adulto del grupo estudiado, que en su forma adulta, reproducirá el tipo embriológico D de las formas con evolución individual más prolongada. Todo individuo del grupo salido de a_1 que se detendrá en su desenvolvimiento personal en uno de los estadios A, B, C, D, E, ..., M, será morfológicamente comparable á una forma embrionaria de un ser del mismo grupo que prosigue más largo tiempo su evolución individual.

He aquí exactamente la ley de *Serres*:

La embriología de un grupo natural es la repetición de su anatomía comparada.

Esta fórmula exige una cierta elasticidad. Sería rigurosa si se la aplicase á un grupo muy restringido; llega á ser más floja si se trata de un grupo más extenso. Porque, al lado de los tipos que, quizá se detienen francamente en una de las formas A, B, C, D, ..., M, hay seguramente otros que divergiendo en el estadio C, por ejemplo, sufren

algunas variaciones morfológicas antes de llegar á ser adultos. Entonces, la semejanza de sus formas adultas con las formas embrionarias de las especies con evolución más prolongada, resulta una semejanza aproximada. Y, en realidad, en la clase de los crustáceos, por ejemplo, bien se puede comparar aproximativamente ciertos adultos de los grupos inferiores con los embriones de los grupos superiores, pero esta comparación es solamente aproximativa; hasta es imposible con frecuencia, por ejemplo, cuando una causa de modificaciones importantes, como el parasitismo, introduce cambios considerables en las morfologías de los adultos. En tal caso, la ley de Serres es absolutamente falsa. Por el contrario, el principio de Fritz Müller resulta aplicable, con tal de que se le despoje de todo lo que, expresado ó no, es relativo al estado adulto. Es muy cierto que si dos individuos de un grupo genealógico tienen un paralelismo embrionario relativo á las formas A, B, C, estas tres formas existían en la evolución de su antepasado común. Aun ello, no es verdadero si, á estas formas A, B, C, se añade otras formas igualmente paralelas y que cuentan con caracteres de convergencia. Dos especies teniendo en común, hereditariamente, las formas embrionarias A, B, pueden haber adquirido por adaptación á condiciones similares, un paralelismo ulterior, comprendiendo las formas C, D, que no existían en su antepasado común. Pero dejemos de lado por el momento los caracteres de convergencia, cuyo

peligro hemos mostrado precedentemente desde el punto de vista del establecimiento de un parentesco genealógico. Suponemos que hayamos eliminado esta causa de error, y veamos hasta que punto el principio de Fritz Müller, en su forma clásica, da cuenta de lo que nos han sugerido nuestros razonamientos. He aquí cómo se expresa este principio: si dos seres actuales tienen en sus formas embrionarias, los tipos sucesivos A, B, C, D, M, descienden de antepasados comunes que han tenido por formas adultas las formas A, B, C, D, M. La embriología de un ser actual reproduce la genealogía de la especie.

Nuestros razonamientos no nos han conducido á esta fórmula que (sin expresarlo) hace intervenir los estados adultos. Los estados adultos no tienen probablemente nada que ver con los parentescos embriológicos. Tenemos el derecho, si dos seres actuales pasan por una forma embriológica A, de afirmar que, en igualdad de circunstancias (estado correspondiente), derivan de un antepasado común que ha presentado, en su embriología, la forma A. Pero, aun admitiendo que por tal ó cual razón un descendiente de este antepasado común se haya mostrado adulto con la forma A, no tenemos de ningún modo el derecho de suponer que el antepasado común considerado era adulto en esta forma. Nosotros no lo sabemos y lo ignoraremos siempre, porque es bien inverosímil que la paleontología pueda nunca ilustrarnos á este respecto.

Aquí está el gran defecto de la fórmula de Fritz Müller.

Se concibe que esta fórmula haya seducido á los aficionados á la complejidad creciente; es muy tentador creer que los seres poco desarrollados han dado nacimiento á los seres que se han desarrollado más, y así sucesivamente; pero, vuelvo á repetirlo, ello hace intervenir el estado adulto que nada tiene que ver con la cuestión de los parentescos embriológicos.

Consideremos, por ejemplo, el caso en que las individualidades sucesivas han podido ser consideradas como de origen colonial. Esto será verdadero, por ejemplo, para las plantas y los anélidos.

Todas las dicotiledóneas actuales comienzan por una forma con dos cotiledones. ¿Hubo una época en que todos sus antepasados eran adultos con dos hojas? Esta hipótesis nos parece inmediatamente absurda aunque, en nuestros días, ciertas plantas sean adultas con dos hojas.

Todos los crustáceos pasan por una forma *nauplio*. ¿Los antepasados de los crustáceos han sido adultos, en cierta época, en la forma *nauplio*? Cada crustáceo actual proviene de un *nauplio* por un retoñamiento de metámeros. Los antiguos *nauplios* ¿no retoñaban? No tenemos ninguna razón para creerlo. Hasta podemos admitir que los primeros *nauplios* retoñaban una larga serie de metámeros; esto no nos impide concebir una evolución *progresiva*, resultante de la división del traba-

jo entre los metámeros sucesivos, del establecimiento de relaciones hereditarias entre metámeros próximos, en otros términos, de *la individualización progresiva* de las colonias lineales realizadas así (1).

Por ejemplo, en los crustáceos superiores con 21 segmentos ó malacostráceos, que todos descienden seguramente de un antepasado común con 21 segmentos, observamos tipos desigualmente diferenciados: el tipo esquizópodo que lo es menos, el tipo decápodo que lo es más, y comprobamos que el tipo esquizópodo se manifiesta en la embriología de los decápodos. He aquí una buena aplicación del principio de Fritz Müller.

Pero esquizópodos y decápodos, derivando de un antepasado con 21 segmentos, ¿han tenido un antepasado con forma *nauplio* adulto? Nada nos permite afirmarlo. Hasta es posible que los antepasados de los esquizópodos hayan tenido un número variable de segmentos, número quizá superior algunas veces á 21 segmentos, pero que se ha fijado en esta cifra por individualización progresiva de las colonias lineales.

Con estas restricciones, el principio de Fritz Müller es absolutamente aceptable. Y así restringido, da, sin embargo, un valor muy grande á las clasificaciones embriológicas. La única restricción es relativa al estado adulto de los antepasados, estado

(1) *La unidad en el ser vivo.*

adulto sobre el cual no sabemos absolutamente nada.

Pero yo no dudo que, para las naturalezas místicas, las consideraciones precisas que acabamos de exponer no quitarán mucho de su encanto á lo que Haeckel llama «la gran ley biogenética». Como en *Los aparecidos*, de Ibsen, los contempladores del mundo actual son felices al pensar que, en ciertas formas embriológicas actuales, *ven* revivir antepasados desaparecidos para siempre. Esta es una opinión poética que no se sostiene científicamente. Los embriones de una especie actual son de *esta especie actual*, y difieren, por consecuencia, de los embriones correspondientes de *una especie antepasada* diferente, embriones antiguos que eran también de *esta especie antepasada diferente*. Es posible, no obstante, que las semejanzas morfológicas arrastren semejanzas de otro orden, cuando estas últimas están ligadas á semejanzas morfológicas. Se puede, por ejemplo, encontrar un equivalente del principio de Fritz Müller en consideraciones de orden psicológico, y estas consideraciones, que son con frecuencia legítimas, devolverán á los aficionados á lo misterioso lo que ha podido quitarles de sus ilusiones una crítica demasiado precisa de la gran ley biogenética.



NOVENA LECCIÓN

Las dos tendencias biológicas.

Darwin nació en 1809, en el momento mismo de publicarse la *Filosofía Zoológica*, y los ingleses celebrarán este año (1) el centésimo aniversario de su nacimiento, al propio tiempo que los franceses organizarán fiestas en honor del libro, ya centenario, del padre de la teoría transformista. El momento es, por tanto, muy oportuno para comparar las dos tendencias biológicas actuales: la que procede de Lamarck y la que sigue el autor del *Origen de las especies*.

El transformismo estaba muerto después de Lamarck, y es *otro* transformismo el que Darwin ha resucitado. Acaso resultaría difícil encontrar, en la humana naturaleza, dos espíritus más opuestos que el de Lamarck y el de Darwin. Uno y otro cuentan hoy con partidarios fervientes; y tales adeptos están separados por diferencias intelectuales comparables á las que distinguen á los dos inmortales

(1) 1909.