

Las homologías owenianas y la base empírica de la teoría del origen en común

The Owenian Homologies and the Empirical Basis of the Theory of Common Descent

Daniel Blanco*

* Universidad Nacional del Litoral, CONICET
danielblanco.fb@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0001-9748-7000>

Resumen

Que Charles Darwin reutilizara en sus teorizaciones conocimiento ya disponible sin problematizarlo no lesiona el carácter disruptivo de sus ideas. En tales casos, la novedad revolucionaria reside no tanto en la originalidad de las piezas del rompecabezas paradigmático, sino en el modo en el que las empleó para conformar un paisaje distinto. Aquí evaluamos un caso que cae bajo ese marco. Elucidamos los procedimientos propuestos por Richard Owen para la determinación de homologías especiales y seriales. Además, mostramos la relevancia explicativa de la introducción del concepto de homologías generales. Finalmente, exploramos las consecuencias filosóficas que se siguen del hecho que la teoría arquetípica y la teoría del origen en común comparten parcialmente su base empírica. La precedencia histórica de los procedimientos de determinación de los *explananda* de la teoría darwiniana, conjuntamente con su coincidencia parcial con los *explananda* de la teoría oweniana, tiene consecuencias metateóricas interesantes, algunas de las cuales son relevantes para discusiones que tienen lugar actualmente.

Palabras clave: Arquetipo, Conmensurabilidad, Origen en común, Principio de conexiones, Rivalidad teórica



Received: 08/11/2024. Final version: 03/03/2025

eISSN 0719-4242 – © 2025 Instituto de Filosofía, Universidad de Valparaíso

This article is distributed under the terms of the

Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International License



CC BY-NC-ND

Abstract

The fact that Charles Darwin reused existing knowledge in his theories without problematizing it does not diminish the disruptive nature of his ideas. In these cases, the revolutionary novelty lies not so much in the originality of the individual pieces of the paradigmatic puzzle, but in how he used them to create a different perspective. In this contribution, we focus on a case that exemplifies this framework. Specifically, we elucidate the procedures proposed by Richard Owen for determining special and serial homologies. Furthermore, we demonstrate how the introduction of the concept of general homologies is relevant to the explanatory framework of the great English anatomist. Additionally, we explore the philosophical implications that arise from the fact that Owen's archetypal theory and Charles Darwin's theory of common descent share a partially overlapping empirical basis. The historical precedence of the procedures for determining the *explananda* of Darwinian theory, along with their partial overlap with the *explananda* of Owenian theory, has interesting metatheoretical implications, some of which are relevant to ongoing discussions.

Keywords: Archetype, Commensurability, Common origin, Connections principle, Theoretical rivalry

1. Introducción

Que Charles Darwin reutilizara en sus teorizaciones conocimiento ya disponible sin problematizarlo no lesiona el carácter disruptivo de sus ideas. En tales casos, la novedad revolucionaria reside no tanto en la originalidad de las piezas del rompecabezas paradigmático, sino en el modo en el que las empleó para conformar un paisaje distinto (Blanco y Ginnobili 2020). En este escrito nos concentramos en un caso que cae bajo ese marco.

Concretamente, vamos a elucidar los principales aportes de Richard Owen en el ámbito de la anatomía comparada de los Vertebrados que fueron producidos por éste entre 1837 y 1849, y que tendrían particular incidencia en Darwin. En el contexto de la discusión más importante de aquellos años, encontramos a Owen abandonando el enfoque funcionalista – por influencia principal de John Hunter y George Cuvier– y adoptando una perspectiva formalista/morfológica que nunca abandonaría (Amundson 2007; Rupke 2009a). En lo que nos ocupa, su contribución puede reconocerse en dos niveles, involucrando tres tipos de similitudes a las que denomina “homologías”. Brevemente, la tipología es como sigue:

- (1) “Homologías especiales” (en ocasiones, aquí nos referiremos a éstas como “homologías”, a secas);
- (2) “Homologías seriales” u “homotipos”; y
- (3) “Homologías generales”.

RHV, 2025, No 29, 42-65



CC BY-NC-ND

El gran anatomista inglés propuso protocolos de determinación para las tres. Además, anticipamos que las entidades que caen bajo (1) y (2) se constituyen en el acervo de *explananda* para el cual sugiere una explicación que alude a un tipo común, con el que se conformará el conjunto (3). De allí, los dos planos: uno que involucra la determinación de fenómenos orgánicos a explicar, y otro que involucra una explicación para dichos fenómenos. Una regularidad que será clave en la exposición son las nociones de “unidad de composición” (referenciando a Newton) y de “principio de conexiones” (referenciando a Saint-Hilaire¹). Ambas fueron introducidas en 1837, en el marco de las conferencias Hunter (Owen 1837, pp. 110-113). Durante los siguientes años, Owen fue sumando aplicaciones concretas, siempre en el grupo *Vertebrata*. Uno de los dos objetivos principales de esta contribución consiste en elucidar los aludidos procedimientos de determinación de (1) y (2), a la vez que se procura echar luz sobre la teoría explicativa vinculada con (3).

Por su parte, en su *On the Origin of Species* (en adelante, *OS*), Darwin también pretendería explicar —entre otros fenómenos— la incidencia de homologías especiales mediante su teoría de comunidad de origen. Esta coincidencia fundamental respecto de lo que hay que explicar denuncia la rivalidad entre la teoría de Darwin y la de Owen. La precedencia histórica de estos procedimientos de determinación de los *explananda* de la teoría darwiniana tiene consecuencias metateóricas muy interesantes, algunas de las cuales son pertinentes para discusiones que tienen lugar en nuestros días. Justamente, el otro objetivo de este escrito consiste en tematizar estos puntos de contacto con Darwin, evaluando algunas de dichas implicancias. (Suponemos cierta familiaridad del lector con las teorías darwinistas.)

La presentación sigue el siguiente orden: primeramente (sección 2), introducimos los protocolos de determinación para la presencia de homologías especiales y seriales en el grupo. Luego (sección 3), presentamos su propuesta explicativa, introduciendo aquí las homologías generales. Posteriormente (sección 4), apuntamos las implicancias metateóricas, con especial atención a las que se desprenden de la base empírica compartida entre la teoría de las homologías generales de Owen y la que Darwin hiciera pública en 1859. Finalmente (sección 5), ofrecemos las conclusiones.

2. Presentación informal de las teorías fenoménicas de Richard Owen

¹ Muchas son las influencias de autores precedentes, siendo Geoffroy Saint-Hilaire, por lejos, la autoridad más referenciada. Para una revisión más exhaustiva de aquéllas, y de los debates previos a la irrupción del darwinismo, con acento en el de forma y función, ver (Russell, 1916; Desmond, 1984; Appel, 1987; López-Piñero, 1992; Asma, 1996; Amundson, 2007; Ochoa y Barahona, 2009; Rupke, 2009a; Balari y Lorenzo, 2012; Caponi, 2015; 2022).

Tempranamente, en 1837, en el marco de una serie de conferencias en el colegio de cirujanos, donde se desempeñara durante varios años, Owen acuñó los términos “homologías” y “analogías” (Owen, 1837, pp. 110-190); y unos años después (1843), en su *On the Invertebrates Animals*, efectuó la distinción entre ambas en el sentido que continuó siendo aceptado hasta hoy (Owen 1843, pp. 374, 379; Owen 1837, p. 133). Por otra parte, la introducción de “homotipos” u “homologías seriales” se daría poco después, aunque en documentos que le precedieron ya había identificado ciertas correspondencias en el plano transversal entre la parte superior y la inferior; o anterior y posterior (Vicq d’Azyr, 1774).

A continuación, elucidamos el modo en que Owen identifica las similitudes relevantes para la clasificación (las homologías especiales); luego, haremos lo mismo con las similitudes entre rasgos de uno y el mismo individuo (los homotipos). Como anticipamos, se trata de “recetas” para determinar rasgos que conforman pares cuyos componentes luego se constituirán en los *explananda* de su teoría arquetípica. En tanto que serán asumidas como “hechos” por dicha teoría explicativa (sobre la que abundamos en la sección 3), las llamamos “fenoménicas”. Cabe aclarar que, en otro sentido, no son meramente fenoménicas, puesto que, como veremos, se están introduciendo términos nuevos tales como homología especial, rasgo rudimentario, y homología serial.

2.1. Determinación de homologías especiales y órganos rudimentarios/vestigiales

La relación “ser homología especial” es un concepto diádico que subsume pares de rasgos de organismos de *distintas especies* que están configurados del mismo modo, a pesar de que por razones adaptativas su función y su forma puedan ser bien diferentes. Esta relación determina el conjunto que llamaremos E, de homologías especiales. Se trata de “el mismo órgano en animales diferentes bajo cada variedad de forma y función” (Owen 1848, p. 7)

La receta para la determinación es la coincidencia en la posición de los rasgos en virtud de sus conexiones relativas. El protocolo identificador se corresponde con las directivas de Saint-Hilaire. Literalmente:

[Las homologías son las] relaciones determinadas por las posiciones relativas y la conexión de las partes, que pueden existir independientemente de la forma, la proporción, la sustancia, y la función [... Se trata de] la correspondencia de una parte u órgano, determinada por su posición y conexiones relativas, con una parte u órgano en animales diferentes, la cual indica que tales animales son contruidos a partir del tipo común. (Owen 1848, p. 6)

Lo relevante es la sincronía posicional reflejada en la “conexión relativa” en la adyacencia de los rasgos examinados. De esto, proponemos la primera regularidad nómica:

RN₁: Para todo par de rasgos orgánicos de individuos de especies distintas, si hay coincidencia en sus conexiones relativas con otros rasgos, entonces el par es una homología

especial (ver Figura 2, ramificación derecha).

Aunque Owen insiste repetitivamente en esta fórmula, la coincidencia pocas veces es total. A la hora de la aplicación, tal cosa la satisfacen sólo los casos que podríamos considerar más obvios. Sin embargo, nunca sistematiza cuánta coincidencia es suficiente para concluir una aplicación exitosa de esta ley.

En su obra de 1848, utiliza como ejemplar el par compuesto por el hueso basi-occipital humano con el basi-occipital de peces y cocodrilos (Owen 1848, p. 7). Sin embargo, la aplicación más conocida (Owen 1848 p. 127; Owen 2012, pp. 81, 86-93) es la de las extremidades anteriores del dugongo (aletas para nadar), el topo (palas para cavar), el murciélago (alas para volar) y un cuadrúpedo (columnas para caminar o correr). También menciona la mano humana, singular por lo especial de su adaptación para, literalmente, ejecutar “las más diversas tareas que su racional e inventiva voluntad le empuje a llevar a cabo” (Owen, 2012, pp. 92-93).

La determinación puede lograrse hasta en los detalles anatómicos más sutiles. Así, dirá que la pala del topo y el ala del murciélago son herramientas construidas con “las mismas partes”, y apuntará también que en las alas del murciélago también se reconocen los mismos huesos que están presentes en los cinco dígitos que tiene la mano prensil de los humanos (Owen, 2012, pp. 100-101).

El mejor ejemplo, nos dice, es la aleta del dugongo o la de la ballena. “Bajo la funda uniforme de la aleta”, y pese a la ausencia de movimientos en la extremidad, encontramos “quizá el ejemplo más sugestivo y sorprendente de la observancia del tipo” (Owen, 2012, p. 102). También acá se distingue el omóplato o escápula, un único hueso del brazo, unido por la articulación del codo a un radio y un cúbito, y un soporte de cinco dígitos, el primero distinguible de los demás por tener menos falanges, justo como en nuestro pulgar.

Además, va por el ámbito más desafiante: los peces. Entre los peces se encuentran las formas más inferiores en cuanto a complejidad de composición en el contexto del grupo. Si se encuentran homologías aquí, resultará sencillo encontrarlas en todo el grupo. Así, reconoce la mano, la muñeca y el antebrazo, hasta en la aleta del pez. El número de rayos/dígitos varía según la inferioridad de la especie, siendo el más sencillo la lepidosirena, donde hay solo uno, y en el cual la distinción entre brazo, antebrazo y mano, se pierde. Si seguimos todavía a especies más inferiores, como las lampreas (ciclóstomos), “ya no hay huella de la extremidad ni de la cintura” (Owen, 2012, pp. 102-103). Efectivamente, sería una excepción inusual si en las clases más inferiores de vertebrados se presentara un esqueleto sofisticado (Owen 1848, p. 84).

El principio de conexiones es la guía clave para el encuentro de homologías, y la búsqueda puede aplicarse a lo largo de cualquier período del desarrollo del individuo, incluyendo el embrionario, sólo que Owen desconfía de concentrar el estudio en dicho estadio por ser una etapa demasiado inconstante, aumentando la posibilidad de incurrir en equivocaciones. Por eso, la enorme mayoría de las aplicaciones de esta receta corren sobre las versiones adultas

RHV, 2025, No 29, 42-65



CC BY-NC-ND

de los organismos estudiados. La recomendación heurística es iniciar el análisis en grupos donde la adaptación del rasgo en estudio presente menor diferenciación entre sí, para luego avanzar a ejemplos más radicales.

Por otra parte, frente a un par de órganos homólogos, es posible determinar si uno de ellos ha de considerarse rudimentario o vestigial.² Lo podremos reconocer siempre que se den dos condiciones: (1) que uno de los elementos del par homólogo sea funcional y (2) que el otro no lo sea. En tal caso, el segundo se constituye en un rasgo rudimentario.

Así, proponemos la regularidad que permite reconocer órganos vestigiales/rudimentarios:

RN₂: Para todo par de homologías especiales, si uno (y solo uno) de los rasgos del par no es funcional, dicho rasgo es “vestigial” o “rudimentario” (ver Figura 1).

“Es a través del estudio de estas manifestaciones transitorias y rudimentarias de las extremidades que adquirimos la más profunda y verdadera comprensión de su naturaleza esencial” (Owen 2012, p. 104). De este modo, estos rudimentos son de los elementos más importantes para la detección de homologías especiales. A su vez, y en una intuición que Darwin reproducirá muchas veces en *OS*, esta relevancia se traslada a la sistemática: los rasgos rudimentarios también son claves para establecer relaciones clasificatorias.

No se pueden esgrimir justificaciones teleológicas para la ocurrencia de este tipo de rasgos.³

² Owen utiliza ambos términos de manera indistinta (Owen 1843, pp. 342, 348). Lo mismo hace Darwin. Sin embargo, connotan escenarios bien diferentes: respectivamente, uno de pérdida y otro de potencial novedad.

³ Dado que un rasgo puede ganar o perder funcionalidad, la conclusión de Owen es adecuada sólo para los casos en los que la ausencia de funcionalidad no sea derivada.

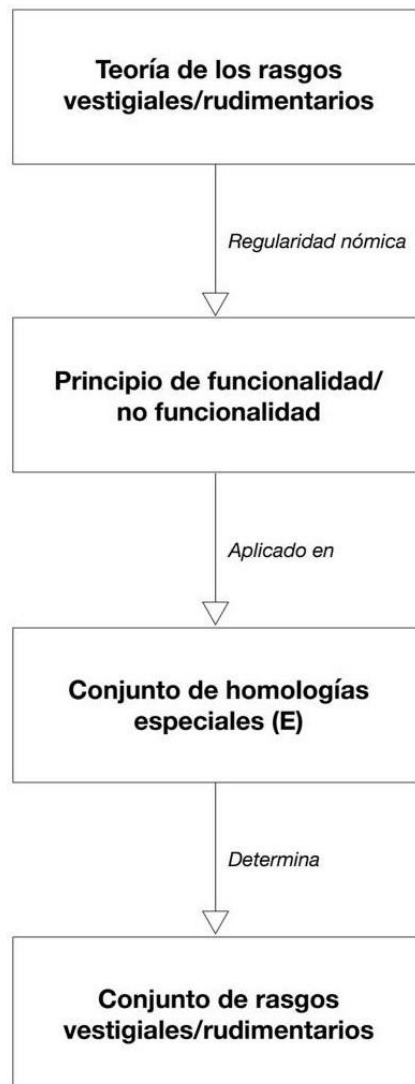


Figura 1. Determinación de rasgos vestigiales

2.2. Determinación de homologías seriales (homotipos)

Determinar qué porciones organísmicas pertenecen a la relación diádica “ser homología serial”, involucra el reconocimiento de repeticiones en las conexiones entre rasgos *en uno y el mismo individuo* según un corte en el plano transversal, contemplando las extremidades anteriores/superiores y las posteriores/inferiores (Owen 1848, pp. 164-166). Esta relación determina el conjunto que llamaremos S, de homologías seriales.

Como anticipamos, esto se contaba entre el acervo de información disponible y en esto su aporte procura “simplemente” sistematizar el análisis, evitando algunos problemas en los que incurrieron algunos de sus predecesores (Ver d’Azyr 1774; Owen 1843, pp. 198, 344; 1848, p. 83; 2012, p. 107).

Proponemos la siguiente regularidad nómica para el diagnóstico de homotipos (ver Owen 1848, p. 8):

RN₃: Dados dos rasgos organísmicos en un mismo esqueleto, perteneciente uno al conjunto de rasgos de la porción anterior y el otro al de la posterior, si hay coincidencia en las conexiones con otros rasgos, entonces ambos rasgos constituyen un par de homologías seriales (ver Figura 2, ramificación izquierda).

Se da aquí el mismo bemol apuntado para RN₁, aunque suele haber más conexiones coincidentes entre pares de homotipos que entre pares de homologías.

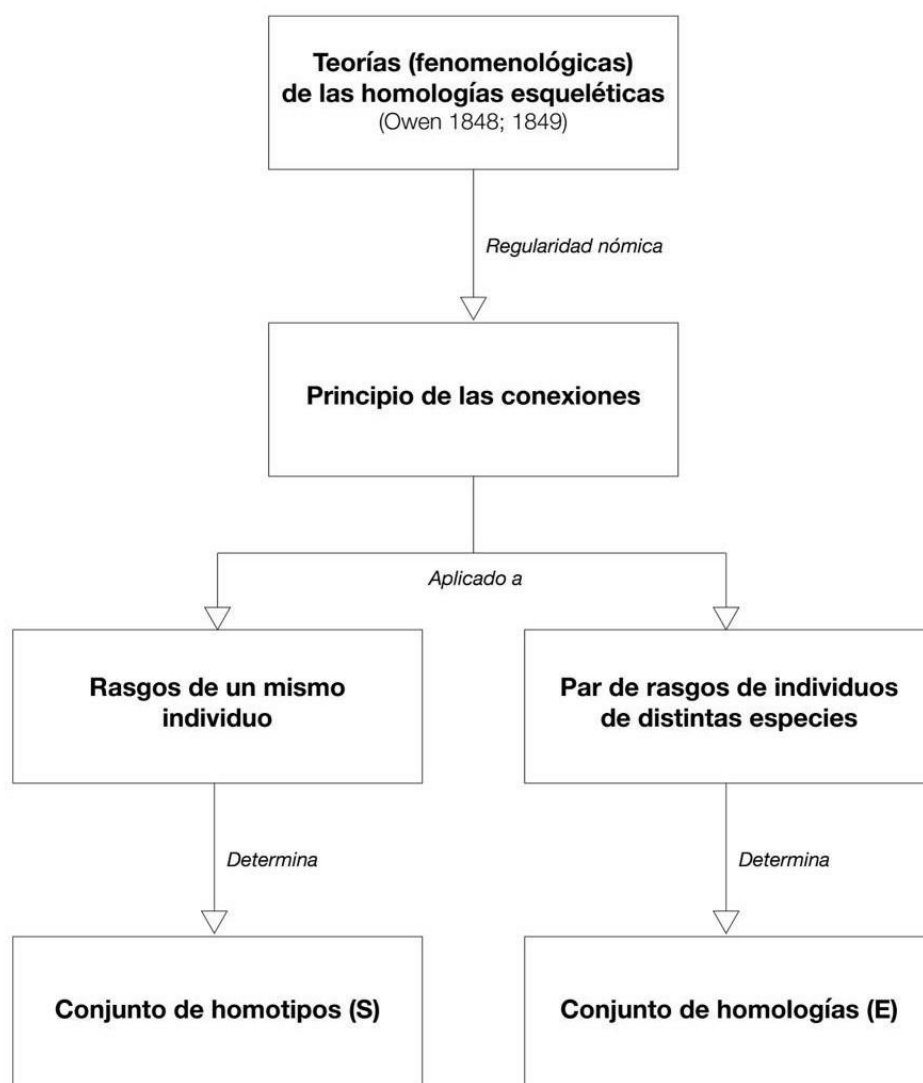


Figura 2. Teorías owenianas para la determinación de homologías esqueléticas.

Los casos mencionados por Owen son múltiples. En las extremidades anteriores y posteriores del topo, los pares de homotipos se identifican fácilmente. Otro caso bastante directo es el del carpo y el tarso en orangutanes (Owen 2012, pp. 127-129). Además, menciona las correspondencias entre el pulgar y su homotipo del pie en humanos (Owen, 2012, 109; cf. Bell 1833). En el caballo también se pueden reconocer homotipos entre los huesos de la pata

RHV, 2025, No 29, 42-65



CC BY-NC-ND

trasera y los de la delantera (Owen 2012, pp. 109-111). Owen gusta de enfatizar que las diferencias vienen dadas por razones instrumentales: dado que las extremidades posteriores son propulsoras, son más firmes y sólidas que las delanteras. Como en el caso de la mano y el pie humanos, hay diversificación por cuestiones funcionales, pero la similitud se preserva, permitiendo el reconocimiento.

Esta relación la satisfacen todas las extremidades anteriores y posteriores; las vértebras entre sí; y la cintura escapular —escápula, coracoides, clavícula— con la pelvis —respectivamente, ilion, isquion y pubis. Su exposición involucra el caso del murciélago, en el que encuentra que los paralelismos homotípicos entre los miembros anteriores y posteriores son completos. A diferencia de lo que ocurre en el caballo, las responsables de la locomoción (aérea) son las extremidades anteriores, por lo que las modificaciones más importantes se ven allí (Owen 2012, p. 112). Notemos que, en contraste con lo que sucede en el plano sagital, los rasgos muchas veces no son homónimos (Owen, 1848, p. 165), obedeciendo esto, una vez más, a consideraciones funcionales (Owen 1843, pp. 198, 344; 1848, p. 83).

Como sucediera con las homologías, Owen subraya que la determinación de homotipos se hace proporcionalmente más evidente cuando más antiguos son los organismos, porque en los tales la acción de las fuerzas adaptativas ejerció menos influencia.

Con esto cerramos nuestro análisis de lo que podríamos considerar la parte descriptiva (fenoménica) de la anatomía comparada oweniana (ver Figura 2). Resta revisar la arista explicativa, temática a la que dedicamos el siguiente apartado.

3. Presentación informal de la teoría explicativa de Richard Owen

Owen da buenos argumentos para desestimar las explicaciones teleológicas típicas para dar cuenta de las similitudes involucradas en las homologías y los homotipos (Owen 1848, pp. 73, 105; 2012, p. 40; cf. Owen, 1861). El azar, por supuesto, no merece consideración alguna. La única explicación plausible, defiende, es que exista una conformidad de todos los esqueletos del grupo a un boceto, a un plan de diseño en común, en base al cual “ha complacido al divino arquitecto construir algunas de sus diversificadas creaciones vivientes” (Owen 1848, p. 73; cf. *Ibid.*, pp. v, 127; 2012, pp. 93-95, 102, 239). Esta constancia obedece a una “unidad en la organización” (Owen 1843, p. 367) debida a un proyecto de construcción único que ha sido pensado por un solo diseñador, y no por varios.⁴

Entusiasta, Owen agrega que ese plan es susceptible de ser conocido merced a un nuevo

⁴ Cuvier, desde su funcionalismo, acentuó en su discusión con Saint-Hilaire que la biodiversidad hablaba de la inventiva del creador. Para Cuvier, afirmar que hay un solo plan en toda la creación (que operativamente involucraba la ruptura de las fronteras que mantenían separados los cuatro grupos que él mismo había establecido) era casi un insulto a dicha creatividad. La postura de Owen es evidentemente la contraria.

RHV, 2025, No 29, 42-65



programa en anatomía comparada: el suyo. Justamente, a partir de la comparación de los distintos representantes del Filo, estableciendo/identificando lo que todas esas formas comparten, es posible recuperarlo. Finalmente, en la jugada que lo haría especialmente famoso, dice haber encontrado dicho plan en el *arquetipo*, un modelo básico cuya modificación, pérdida y/o enriquecimiento de partes generaron todas las formas del grupo (ver Figura 3).⁵

Este arquetipo es abstracto. Todos los vertebrados fueron creados a partir de él.⁶ Tempranamente (1839), Owen imaginó una constitución segmentada dada por la iteración de vértebras (Owen 1848, pp. 80-86). Cada vértebra ideal en sucesión se ha visto más o menos modificada generando configuraciones esqueléticas. Así, aunque es una suerte de boceto ideal cuasi indiferenciado, es susceptible de modificación en sus actualizaciones óseas. Estas modificaciones pueden haber tenido lugar por creación especial directa, pero también por *causas adaptativas secundarias*.

⁵ Las primeras comunicaciones sobre el arquetipo de los vertebrados datan de 1844, siempre en el mismo contexto. Luego, en 1846, volvió sobre el tema en un congreso internacional de anatomistas organizado por la *British Association for the Advancement of Science* que tuvo lugar en Southampton (Owen 1848, p. v). Esa comunicación fue publicada luego bajo el título *Report on the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton* (1847). Una versión extendida de este libro aparecería un año después: *On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton* (1848). El siguiente documento, *On the Nature of Limbs* (1849), es el definitivo de este periodo, y fue deliberadamente escrito prescindiendo de muchos tecnicismos.

⁶ El dibujo de Owen del arquetipo se asemeja al cefalocordado *Amphioxus* (Goodsir 1844; Rupke 1993; Padian 2007); cf. (Owen 1837, p. 57). Sin embargo, al pensar en la forma actual que más se acerca al arquetipo, Owen no habla del anfioxo, sino del lepidosirena.

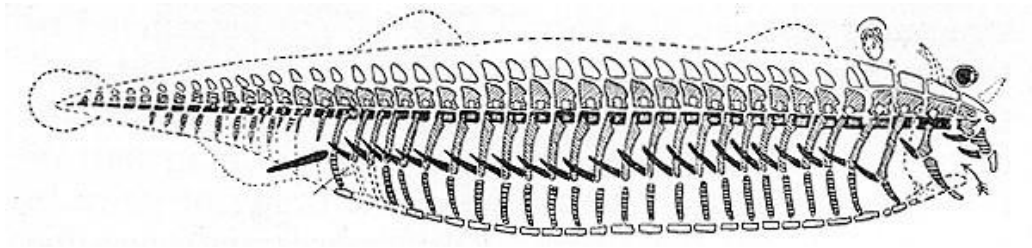


Figura 3. El arquetipo del grupo *Vertebrata*⁷ (Owen 2012, p. 317), compuesto por la iteración de una vértebra ideal (Owen 1848, p. 81; 2012, p. 160).

En definitiva, alejado de la aplicación irrestricta del enfoque funcionalista típico del aristotelismo, Owen sigue la pista estructural para dar cuenta de las semejanzas internas al grupo (Owen 1837, p. 109; 1849, p. 34).

Así, introduce lo que podríamos elucidar como la relación diádica “ser homología general”, que vincula *todas* las entidades biológicas que conforman los pares que caen bajo los conceptos “ser homología especial” (E) y “ser homología serial” (S), con el arquetipo ideal. Esta relación determina el conjunto que llamaremos G, de homologías generales.

Owen dirá que lo “esencial”, lo importante, lo “significativo” de una parte animal “es lo que se conserva bajo cualquier modificación de tamaño y forma, y sea cual sea el uso para el cual esa modificación [la] haya adaptado” (Owen 2012, p. 80; 1837, p. 191). La anatomía comparada, precisamente, analizará todas esas modificaciones, que lo son de ese patrón *constante* que da sustento a todas las formas observadas en el grupo (Owen 2012, pp. 80-81).

Reconociendo en esto la influencia de “los anatomistas de la escuela filosófica alemana que han intentado penetrar este misterio” (Owen 2012, p. 82), Owen sostiene que todas y cada una de las partes de los vertebrados tiene una relación con alguna porción vertebral de aquel arquetipo.⁸ Las partes de estas vértebras “perfectas” o “típicas” se “realizan” en distintas versiones de la misma porción ósea, según sus variadas adaptaciones a las condiciones de existencia (Owen 1837, pp. 88, 155). En resumen, el concepto “ser homología general” determina un conjunto de pares ordenados, cuyo primer componente es un elemento ideal, y

⁷ Nótese que incluso aquí, algunas vértebras muestran diferenciación: algunas se parecen a costillas, otras tienen partes fusionadas o ausentes, otras parecen conformar estructuras masticadoras, y otras parecen apéndices.

⁸ Hablar de “la repetición del todo en cada parte” (Owen 1848, p. 168; 1837, pp. 111-112) es, reconoce, una reformulación de la teoría de la vértebra introducida por el trascendentalismo alemán (Owen, 1843, p. 367; 1848, pp. 8, Tabla II). Las principales influencias aquí, son Johann Goethe (Owen, 1848, pp. 78-79; Goethe 1988a; 1988b), Lorenz Oken (Owen 1848, p. 74, 153, pp. 168-169; Oken, 1843), Johann Meckel, Ludwig Bojanus y Carl Carus (Carus 1828; Owen 1848, p. 169; Sloan, 1992, p. 38, 103; Rupke 1993). En Francia, ecos de estas ideas se escuchan en Etienne Serres (1830), y, por supuesto, en Geoffroy Saint-Hilaire.

RHV, 2025, No 29, 42-65



el segundo es un elemento esquelético.

La determinación se efectúa corriendo la relación “ser actualización de”, que tiene como conjunto de partida las porciones de la vértebra ideal y como conjunto de llegada el conjunto de todos los elementos que conforman cada par subsumido bajo E y S.

Así, *todas* las porciones óseas de los Vertebrados son realizaciones más o menos modificadas de las partes constituyentes de los segmentos vertebrales originales del arquetipo. De esto se sigue (1) que los componentes óseos de los organismos del grupo son “realizaciones” de alguna porción vertebral del arquetipo; y (2) que en toda la serie del grupo (de humanos a peces) se presentan los mismos huesos (Owen 1848, pp. 9, 20-21, 133; esto tiene consecuencias heurísticas, como veremos en el apartado 4.1).

El esqueleto es la concretización ósea de una estructura ideal; y, en consecuencia, toda porción esquelética que encontremos en cualquier Vertebrado, no es sino una contraparte modificada (una “sombra diferenciada”) de una porción particular (ideal, casi indiferenciada) del arquetipo, plan base de construcción del grupo. Las distintas formas esqueléticas de las especies son concretizaciones de múltiples variaciones de un único modelo. De esto, explicitamos la siguiente regularidad nómica:

RN₄: Para todo rasgo óseo, existe una porción vertebral arquetípica semejante a éste, del cual es una realización/actualización/manifestación. El par conformado por la porción ideal y la porción esquelética, constituye una homología general.

Como reza la ley, la pretensión de aplicación es irrestricta: debe ser posible establecer pares entre cada porción ósea de todos los vertebrados con alguna porción de esta vértebra ideal cuya iteración vegetativa constituye el arquetipo platónico ideal.⁹ Esta comunidad de origen arquetípico es justamente lo que permite explicar la presencia de las “homologías especiales” (Owen 1848, p. 147): las similitudes se dan porque existe una unidad de plan que permea la estructura de *todos* los vertebrados (Owen, 1848, p. 72). Owen insinúa el condicional de la explicación al afirmar que “cuando no hay homología especial, no puede haber relaciones de homología general” (Owen 2012, p. 85).

Notemos además que a partir de la aplicación de esta teoría también se pueden determinar homologías especiales u homotipos, de modo de permitir la contrastación empírica del constructo. Es que cada elemento del par de homotipos y cada elemento del par de rasgos homólogos coinciden en ser actualización de la misma fracción vertebral arquetípica (Owen 2012, p. 97). Proponemos:

RN₅: Si dos rasgos organísmicos cualesquiera son realización de la misma porción arquetípica, aquéllos constituyen (a) un par de homologías especiales, si pertenecen a organismos

⁹ Las referencias a Platón en Owen aparecen tardíamente (Owen 1848, p. 172). Para una discusión sobre el platonismo en Owen, ver (Amundson 2007; Rupke 2009a, pp. 118-119; Asma 1996, pp. 108-112; Camardi 2001; Blanco y Ginnobili, 2020).

de especies distintas; o (b) un par de homotipos, si pertenecen a uno y el mismo organismo.

Volviendo al ejemplar de los huesos craneales, Owen (1848, p. 7; 2012, p., 83) afirma que la parte basilar del hueso occipital humano es una concretización del (“es el”) *centrum* o cuerpo de la vértebra ideal, y lo mismo para el basi-occipital en peces y cocodrilos –Owen está reconociendo vértebras fusionadas en el cráneo (Owen, 1848, pp. 106-115, 152, 170)–. Una consecuencia importante de esto es que en virtud de RN_5 , podríamos determinar pares que constituyen homologías especiales (el conjunto E). Para este caso, basta que el *centrum* se actualice en dos huesos en especímenes de distintas especies, para concluir que dichos huesos son homologías especiales (en caso que la actualización se de en dos huesos de un mismo organismo, éstos son homologías seriales). Por ejemplo:

Si

- $\langle \text{centrum ideal, basi-occipital humano} \rangle \in G$;
- $\langle \text{centrum ideal, basi-occipital en peces} \rangle \in G$; y
- $\langle \text{centrum ideal, basi-occipital en cocodrilos} \rangle \in G$

entonces,

- $(\text{basi-occipital humano, basi-occipital de peces}) \in E$;
- $(\text{basi-occipital humano, basi-occipital de cocodrilos}) \in E$; y
- $(\text{basi-occipital en peces, basi-occipital de cocodrilos}) \in E$.

Como vimos antes, en el mundo de Owen, también podemos determinar homologías (la extensión del conjunto E) y homotipos (la extensión del conjunto S) sin apelar a la vértebra ideal, es decir, mediante el principio de las conexiones empleado en las regularidades RN_1 y RN_3 (apartado 2.1), lo cual tiene una consecuencia metateórica importante que abordaremos luego (ver apartado 4.2.3).

Así, la teoría da cuenta de la similitud esencial de las homologías especiales y los homotipos mediante el origen arquetípico común entre ellas. La similitud se explica porque hay una misma porción vertebral ideal detrás de la actualización de las dos porciones óseas que componen cualquier par perteneciente a E o S (ver Figura 4, izq.).

4. Consecuencias metateóricas

De lo considerado es posible extraer múltiples reflexiones metateóricas. Nos limitamos

RHV, 2025, No 29, 42-65



CC BY-NC-ND

aquí a plantear brevemente cinco de ellas. La primera tiene que ver con la fertilidad del programa de Owen. Las otras cuatro, contemplan su vínculo con la propuesta darwiniana hecha pública en 1859. Como veremos, estas últimas consideraciones son consecuencia más o menos directa de que la teoría de las homologías generales y la de ascendencia en común comparten al menos parcialmente su base empírica.

4.1. Fertilidad del enfoque para la anatomía descriptiva

Gracias a la homología serial y a la comparación de una forma con otra inferior, que muestre “mayor observancia de la ley arquetípica” (Owen 2012, p. 130), se pueden resolver disputas como la de si un hueso es una pieza única (simple), o una compuesta por la fusión o cognación de dos o más piezas. La babel terminológica contribuyó a oscurecer estas cuestiones, en tanto se suele llamar “hueso” a casi cualquier pieza ósea (Owen 1848, pp. 103-104). La teoría oweniana promete clarificar estas situaciones, e incluso se podría descubrir cuál centro de osificación es producto de relaciones teleológicas y cuál lo es de relaciones homológicas (Owen, 1848, pp. 105-106).

Un caso de análisis es el de los huesos ganchudo y escafoides del carpo humano, que en quelonios aparecen representados por dos huesos. En el caso del escafoides, la división se preserva incluso en orangutanes (Owen 2012, pp. 125-129). La conclusión es que estos huesos, primitivamente múltiples, se han simplificado en humanos.

Otro fruto virtuoso de este análisis es una clasificación “natural” de los huesos de la muñeca y del talón y el tobillo (Owen, 2012, p. 132). Ahora el escafoides y el ganchudo del carpo son reconocidos como huesos compuestos, y lo mismo se del calcáneo y el cuboides del tobillo, conclusiones a las que no se puede llegar sólo por la observación del esqueleto humano. De este modo, “la anatomía comparada [...] nos ofrece la clave de este problema y dirige nuestro juicio” (Owen, 2012, p. 130; 1843, pp. 10-11).

El carácter promisorio de este programa para la anatomía comparada se puede ver en el hecho que este tipo de estrategias, sumadas a otras análogas en la arena de la homología especial, permite buscar donde antes no estábamos compelidos a buscar. Por ejemplo, se puede sospechar que una estructura que parece estar ausente en algún género, en realidad esté generalizada en el grupo, “oculta”. Sin este enfoque, la indagación se detendría; con él, moviliza a ir por más.

Pongamos por caso los solípedos. A pesar de contar con un solo dedo en el casco o pezuña, es posible reconocer la misma estructura presente en el brazo humano, y podemos comparar la cintura escapular en ambos, y distinguir el omóplato, el húmero, el radio, el cúbito, los carpianos y los metacarpianos. Lo más interesante es que, aunque los dígitos se redujeron en número, la metodología oweniana permite encontrar rudimentos de al menos dos de los dedos perdidos. Otra vez, aunque hay modificaciones importantes y notorias, podemos distinguir la misma estructura, de modo que las extremidades de caballos y humanos son homólogas entre sí.

De manera más general, si los huesos presentes en toda la serie son efectivamente los mismos, en tanto que manifestaciones de la misma porción ideal, entonces una vez encontrado un hueso en humanos, podemos iniciar la tarea de encontrar ese mismo hueso en otros miembros del grupo. Así lo hace Owen, por ejemplo, con otros huesos craneales como el esfenoides (Owen 1848, pp. 21-29); o el mastoides en aves, monotremas, cocodrilos batracios y peces (Owen, 1848, pp. 29-45).

Finalmente, el establecimiento sistemático de homologías en anatomía comparada implica en la clasificación. Esta, insistimos, es un mapa de la naturaleza, y tendrá en el arquetipo vertebrado, rastreable a través de todo el grupo, su hilo conductor. Determinar todos los elementos del conjunto que caen bajo el concepto “ser homología general” es una empresa plausible. La tarea básica del programa de investigación de Owen para la anatomía comparada consiste en encontrarlos.

4.2. Owen y Darwin

4.2.1. Sobre el ámbito de aplicación

A diferencia de las ambiciosas pretensiones de Saint-Hilaire, Owen restringe la aplicación de las regularidades al grupo *Vertebrata*. Recordemos que el biólogo francés había establecido primero un vínculo entre Vertebrados y animales con exoesqueleto, y luego (desatando el “gran escándalo en París”) entre Vertebrados y cefalópodos, pretendiendo unificar tres de las cuatro ramas que propusiera George Cuvier para ordenar la biodiversidad (Appel 1987; Le Guyader 2004; Saint Hilaire 2009). Aunque Owen no descarta que pueda existir un arquetipo, o una unidad en la organización, para otros grupos, no pretende vincular los Vertebrados con otros órdenes. Tampoco busca encontrar un patrón análogo en el seno de esos otros órdenes (Owen 1843, pp. 267-268, 339, 367-368).

Darwin, con su icónico dibujo del “árbol de la vida” en *OS* (Darwin, 1859, p. 116), procuró representar el origen común de la vida, aunque su relación con el monofiletismo es más tímida que el de sus seguidores (Darwin, 1849, p. 490). Todas las especies de un mismo Reino deben de tener un origen en común (Darwin 1872, p. 625), pero no es tan claro sobre si dichas clases fueran ramas de un mismo tronco (Darwin 1859, pp. 483-484). Pocas semanas antes de la aparición de *OS*, en una carta a su amigo Charles Lyell, escribió:

Con relación a la descendencia de los grandes Reinos (tales como Vertebrados, Articulados, etc.) a partir de un solo ancestro, he dicho en mi conclusión [de *OS*] que la mera analogía me hace pensar que tal cosa es probable: [pero] mis argumentos y los hechos tienen sentido, a mi juicio, sólo para cada Reino por separado. (Darwin Correspondence Project, 1859)

Así, la teoría del origen en común no exige ni prohíbe la existencia de un único ancestro en común para todos los seres vivos. Su ámbito de aplicación concreto se focaliza en las

Clases, incluyendo la de los Vertebrados. Pronto, los usuarios de la teoría pretendieron aplicarla a toda la biodiversidad. Esto no es sino un rasgo típico de una comunidad científica: procurar ampliar el dominio aplicativo de la teoría que cohesiona a sus miembros, a todo sitio posible.

4.2.2. Sobre la rivalidad

Para 1859, los aportes estandarizadores de Owen ya llevaban una década de publicados, y en OS Darwin sigue esa nomenclatura canónica. Sin embargo, la concurrencia no se limita a cuestiones terminológicas, sino que, en Darwin, las homologías especiales constituyen parte de los *explananda* de la teoría de comunidad de origen aplicada a Vertebrados.

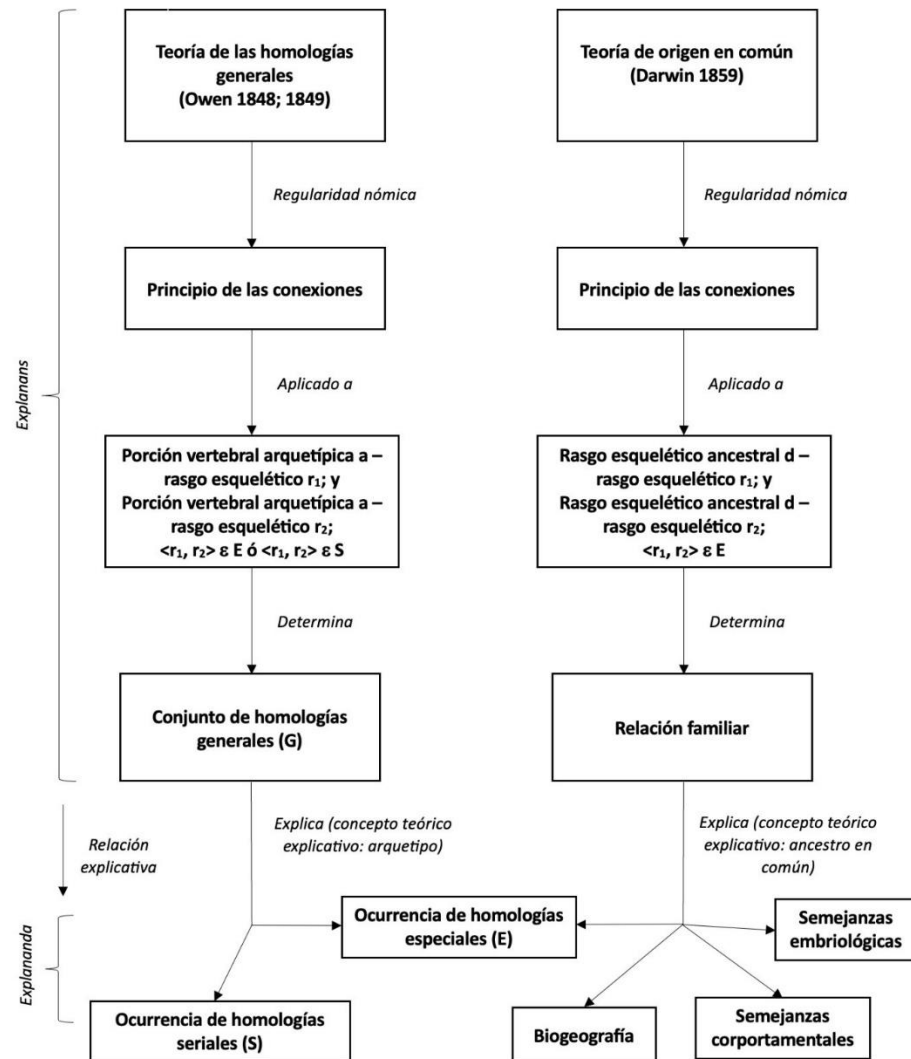


Figura 4. Coincidencia parcial entre los *explananda* de la teoría de las homologías generales y los de la teoría del origen en común¹⁰.

La rivalidad directa entre la teoría de las homologías generales y la teoría de origen común reside en que tienen en el conjunto E una base empírica compartida. (Conviene advertir que la teoría monofilética también quiere explicar otros fenómenos que Owen no contempla, como así también la teoría arquetípica pretende explicar la ocurrencia de homotipos, cuestión ajena al interés de Darwin.) En la teoría de Owen, los conceptos teóricos responsables de la

¹⁰ Esta última pretende explicar además otros fenómenos, de los cuales aquí se mencionan algunos. Al mismo tiempo, la teoría de Owen quiere explicar la ocurrencia de homotipos, tema sobre el que Darwin no se expide.

explicación son (1) la vértebra arquetípica ideal y (2) la relación de “actualización” que vincula las porciones de (1) con las de cualquier esqueleto del grupo; en la de Darwin, el concepto teórico¹¹ está representado por el ancestro en común (ver Figura 4).

Tanto en Darwin como en Owen, las variedades en el grupo son consecuencia de la acción de fuerzas adaptativas, que generan formas modificadas transgeneracionalmente. Darwin hablará de selección natural, mientras que Owen, hasta 1849, se manifiesta ignorante respecto de la identidad de estas causas secundarias (Owen 2012, p. 242; Amundson 2007).¹²

En el mundo de Darwin, y en tanto que las modificaciones que muestra la biodiversidad en Vertebrados se deben al transformismo, las distancias entre grupos de clasificación más abarcentes son un eco de la distancia familiar entre ellos. En consecuencia, como sucede con Owen, se da aquí una íntima relación entre la clasificación y supuestas afinidades parentales. El realismo en sistemática cobra un nuevo significado: no se trata de un sistema que refleja un orden que es sombra de una estructura en común, sino que el sistema natural ahora es “genealógico en su ordenación” (Darwin 1859, p. 400). La estructura en común es la de un muy antiguo ancestro compartido.

4.2.3. Sobre el problema de la circularidad explicativa

Así como la contrastación empírica de hipótesis presupone disponer de datos del “mundo” que han de compararse con los inferidos a partir de dicha hipótesis, en la explicación se da una demanda análoga: lo que se ha de explicar debe poder determinarse sin la incursión de la teoría explicativa. Poder evidenciar que esto puede hacerse es indicativo de que la propuesta explicativa no involucra circularidad.

Así como se pueden obtener los pares de rasgos homólogos a partir de la teoría de las homologías generales (RN₅), existe una “receta” anatómica para lograr lo mismo sin aludir a arquetipos (RN₁). Algo similar se da con la obtención de pares homotípicos (RN₃).

¹¹ Es teórico en el sentido que amplía conceptualmente el *explanandum*. Es dudoso que podamos decir que es teórico desde el sentido clásico, en tanto que no es necesariamente inobservable; o incluso desde otros enfoques, como el del estructuralismo metateórico, en tanto podría determinarse por fuera de la aplicación de esta teoría (Balzer, Moulines y Sneed 1987). Agradezco a Ariel Roffé y Santiago Ginnobili por dirigir mi atención sobre este punto.

¹² Más tarde, Owen mencionará la acción de fuerzas internas, contrastando con la propuesta darwiniana vinculada con presiones externas que seleccionan ciertas variantes y penalizan otras. Otra diferencia relevante con Darwin es que Owen sostiene que el Creador del arquetipo conoce desde siempre las instanciaciones de sus metamorfosis (Owen 2012, pp. 241-242), por lo que la aparición de los humanos estaba prevista, pre-programada: las partes esqueléticas de los humanos estaban “esbozados, en anticipación, para decirlo de algún modo, en los animales inferiores” (Owen 1848, p. 152). No obstante, este plan no es universal: especula que, si la vida hubiera sido creada en otros planetas, y si la columna vertebral se adoptara allí como la base de formas animales superiores, las modificaciones emergentes en las formas podrían ser de tipos que nunca hemos atestiguado. Nada obliga, por ejemplo, que surgieran tetrápodos (Owen, 1848, p. 102).

RHV, 2025, No 29, 42-65



En el caso de la teoría del origen en común, la situación es análoga: podríamos determinar homologías apelando a la comunidad de origen, pero, otra vez, podemos determinarlas también sin la teoría del origen en común. De hecho, veníamos haciéndolo sin él gracias —en nuestro ejemplo— a las propuestas anatómicas divulgadas por Owen (otra vez, RN₁). Éstas no dependen ni de la teoría explicativa ofrecida por Darwin (de hecho, disponemos de ellas desde *antes* de la publicación de OS) ni de la teoría explicativa ofrecida por el propio Owen.

En consecuencia, tanto la propuesta arquetípica de Owen como la de ancestría en común de Darwin constituyen teorías explicativas que no incurrir en el problema de la circularidad (ver Rupke 2009b; Blanco, Roffé y Ginnobili 2020).

4.2.4. Sobre la búsqueda de la unificación entre forma y función

Las primeras conferencias Hunter de Owen sobre anatomía comparada tuvieron lugar en 1837, poco después del debate en París (Appel 1987). Fue ese mismo año que Owen escribió una carta al influyente filósofo William Whewell en la que dice que el objetivo autoimpuesto en su tarea en anatomía comparada era la de formular “una teoría armoniosa que combine los enfoques trascendentalistas y teleológicos” (*Fide* Sloan 1992, 43). Esto evidencia que su objetivo profesional era integrador: pretendía mostrar que forma y función son dos realidades constitutivas del grupo. Owen cree haber llegado a su objetivo en *On the Nature of Limbs* (Amundson 2007), donde se comenta que las formas orgánicas están determinadas tanto por fuerzas estructurales conservadoras (“la relación entre los *Vertebrata* y el arquetipo”) como por fuerzas adaptativas productoras de variantes (“el principio de aptitud [*fitness*] de las cosas”) actuando en su oposición (Owen 2012, p. 150).

La anatomía comparada, concentrada en aspectos estructurales, y no la fisiología, es la consejera adecuada para una sistemática *verdadera*, es decir, una organización natural (real) de los animales (Owen 1837, p. 83; 1843, p. 11). Con todo, la teleología continúa desempeñando un papel, aunque secundario. La capacidad modificadora de las fuerzas adaptativas es fuerte, pero siempre está subordinada al modelo arquetípico ideal, ingeniado por la mente de un único Creador, y preservado detrás de los diversos disfraces funcionales.

Darwin, por su parte, aunque alejado tanto de las constricciones creacionistas como de las especulaciones trascendentalistas, procurará el mismo objetivo unificador respecto del conflicto forma-función. Coincidirá con Owen en que la anatomía comparada es la guía para un ordenamiento *real* de la biodiversidad, una que no sea “como las constelaciones” (Darwin 1859, p. 411), en tanto revela una unidad de tipo genuina. La única y significativa diferencia es su reemplazo de un plan ideal arquetípico compartido, por una relación familiar con un ancestro biológico. A su vez, y alzado ahora contra la vertiente creacionista que defendía el diseño de las estructuras adaptativas, su teoría de la selección natural viene a reemplazar al diseñador inteligente y a dar identidad a las fuerzas adaptativas que Owen, hasta 1849, no había identificado.

En el darwinismo, todas las características de los organismos son resultado de una historia evolutiva. En la clase *Vertebrata*, como en todas las demás, la unidad de tipo y la diversidad plasmada en novedades adaptativas conviven, sin que eso involucre contradicción alguna.

5. Conclusiones

En obras que datan de finales de la década de 1840, Richard Owen promueve teorías que prometen ser fundacionales para la anatomía comparada de Vertebrados. Entre ellas, se cuentan los modos en los que se pueden determinar tres tipos de homologías. Dos de éstas (seriales y especiales) se determinan mediante el principio de conexiones. La tercera, las homologías generales, incorpora el boceto ideal que cuenta como arquetipo para todas las formas del grupo. Identificamos además dos niveles: la teoría de las homologías generales permite dar cuenta de (*explanans*) la ocurrencia tanto de las homologías especiales como de las homologías seriales (*explananda*). Además, a partir de las homologías especiales podemos identificar el conjunto de rasgos vestigiales.

En su presentación, Owen subraya el carácter promisorio de su propuesta. Por ejemplo, desde la nueva perspectiva, nos lleva a buscar nuevas porciones óseas y nuevas relaciones entre ellas, donde, sin sus herramientas, no estaríamos buscando. Además, el arquetipo permite unificar la tarea anatómica a la vez que da sentido a la clasificación en el seno del grupo.

Por otra parte, a partir de los varios puntos de contacto entre estos escritos y los de Darwin, podemos concluir, aunque sin ánimos de exhaustividad (ver Sloan 1992):

(1) Darwin asumirá aproblemáticamente el modo en que Owen determina el conjunto de homologías y el de rasgos vestigiales. Así, en lo que refiere a lo que Darwin pretendía explicar, éste se aprovecha de la herencia oweniana. En lo que cuenta como explicación más adecuada para la ocurrencia de las homologías esqueléticas, Darwin se ubica en una vereda rival a la del anatomista inglés. Mientras éste recurre a las vértebras ideales aglutinadas en un arquetipo concebido en la mente de Dios, aquél recurre a estructuras compartidas con un ancestro común para todos los Vertebrados.

(2) Lo subrayado en (1) tiene como consecuencia que ni la teoría de las homologías generales ni su rival, la teoría del origen en común, incurren en circularidad explicativa.

(3) El ámbito de aplicación de la teoría de Owen se limita al grupo *Vertebrata*, mientras que el de Darwin pretende aplicarse a todos y cada uno de los Reinos, defendiendo un origen en común para todos los representantes de cada uno. Posiblemente, todos ellos también puedan vincularse entre sí por una relación familiar.

(4) En Owen, la distancia entre los organismos estudiados y el arquetipo ideal establece un orden en una clasificación real, reflejo de un orden natural subyacente a la biodiversidad. En Darwin, tenemos la misma consecuencia para la sistemática, con *sólo* reemplazar “arque-

tipo” por “ancestro común”. Para ambos autores, la anatomía comparada presta buenos servicios a la sistemática.

(5) Owen y Darwin coinciden en una agenda integradora de la biología, hermanando lo que para Cuvier y Saint-Hilaire eran enfoques irreconciliables: para los dos primeros, forma y función son dos caras de una misma moneda.

Agradecimientos: Agradezco los comentarios a versiones previas de este escrito de parte de Santiago Ginnobili, Adriana Gonzalo, Juan Gabriel López y Ariel Roffé. Los errores remanentes son míos.

Referencias bibliográficas

- Amundson, R. (2007). Richard Owen and Animal Form. En R. Amundson (Ed.), *Richard Owen. On the Nature of Limbs* (pp. xv-li). The Chicago University Press. <https://doi.org/10.7208/9780226641959-002>
- Appel, T. (1987). *The Cuvier-Geoffroy Debate: French Biology in the Decades Before Darwin*. Oxford University Press.
- Asma, S. (1996). *Following Form and Function*. Northwestern University Press.
- Balari, S. & Lorenzo, G. (2012). Introducción: Apología del villano, Richard Owen y el origen del Evo-Devo. En Balari, S. y Lorenzo, G. (Eds.), *Richard Owen. Discurso sobre la naturaleza de las extremidades* (pp. 9-66). KRK.
- Balzer, W., Moulines, C. & Sneed, J. (1987). *An Architectonic for Science*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-3765-9>
- Bell, C. (1833). *The Bridgewater Treatises. On the Power, Wisdom and Goodness of God as Manifested in the Creation. Vol. IV: The Hand, its Mechanism and Vital Endowments as Evincing Design*. William Pickering.
- Blanco, D. & Ginnobili, S. (2020) “Piezas owenianas en el rompecabezas darwiniano”, *Asclepio*, 72(2), 325. <https://doi.org/10.3989/asclepio.2020.26>
- Blanco, D., Roffé, A. & Ginnobili, S. (2020) “The Key Role of Underlying Theories for Scientific Explanations: A Darwinian Case Study”, *Principia* 24(3), 617–632. <https://doi.org/10.5007/1808-1711.2020v24n3p617>
- Camardi, G. (2001). Richard Owen, Morphology and Evolution. *Journal of the History of Biology*, 34(3), 481–515. <https://doi.org/10.1023/A:1012946930695>
- Caponi, G. (2015). El impacto de la Filosofía Anatómica de Étienne Geoffroy Saint-Hilaire en el desarrollo de la Historia Natural. *Gavagai*, 2(2), 10–31. <https://doi.org/10.36661/2358-0666.2015n2.8931>
- Caponi, G. (2022). El arquetipo vertebrado de Richard Owen: Razón de ser y destino de unos de los modelos más influyentes en la historia de la biología, *Principia*, 26(1), 55-71. <https://doi.org/10.5007/1808-1711.2022.e84581>

- Carus, C. (1828). *Von den Ur-Theilen des Knochen-und-Schalengerustes*. Fleischer.
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*. John Murray. 6° ed. 1872.
- Darwin Correspondence Project (1859). Letter no. 2503. <https://www.darwinproject.ac.uk/letter/?docId=letters/DCP-LET-2503.xml> (Fecha de consulta: 20-10-2024)
- Desmond, A. (1984). *Archetypes and Ancestors*. The University of Chicago Press.
- Goethe, J. (1988a). Toward a General Comparative Theory. En Miller, D. (Ed.), *Johann Wolfgang Goethe. Volumen 12: Scientific Studies* (pp. 53-56). Suhrkamp.
- Goethe, J. (1988b). Outline for a General Introduction to Comparative Anatomy, Commencing with Osteology. En Miller, D. (Ed.), *Johann Wolfgang Goethe. Volumen 12: Scientific Studies* (pp. 117-126). Suhrkamp.
- Goodsir, J. (1844). On the anatomy of *Amphioxus lanceolatus*; Lancelet, Yarrell. *Earth and Environmental Science. Transactions of the Edinburgh Royal Society*, 15, 247-264. <https://doi.org/10.1017/S0080456800029938>
- Le Guyader, H. (2004). *Geoffroy Saint-Hilaire. A Visionary Naturalist*. University of Chicago Press.
- López-Piñero, J. (1992). *La anatomía comparada antes y después del darwinismo*. Akal.
- Ochoa, C. & Barahona, A (2009). *Forma versus Función*. UNAM.
- Oken, L. (1843). *Lehrbuch der Naturphilosophie*. Friedrich Schulthess.
- Owen, R. (1843). *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals*. Longman, Brown, Green, and Longmans.
- Owen, R. (1847). *Report on the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*. Richard and John E. Taylor.
- Owen, R. (1848). *On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*. John Van Voorst.
- Owen, R. (1849). *On the Nature of Limbs*. John Van Voorst.
- Owen, R (2012) *Discurso sobre la naturaleza de las extremidades*. KRK.
- Owen, R. (1861). *Essays and Observations on Natural History, Anatomy, Physiology, Psychology, and Geology, by John Hunter*. 2 vols. John Van Voorst.
- Owen, R. (1866–1868). *On the Anatomy of Vertebrates*. 3 vols. Longmans, Green, & Co.
- Owen, R. (1992 [1837]). *The Hunterian Lectures in Comparative Anatomy, May and June 1837*. The Chicago University Press.
- Padian, K. (2007). Richard Owen's Quadrophenia: The Pull of Opposing Forces in Victorian Cosmogony. En Amundson, R. (Ed.), *Richard Owen. On the Nature of Limbs* (pp. liii-xci). The Chicago University Press. <https://doi.org/10.7208/9780226641959-003>
- Rupke, N. (1993). Richard Owen's Vertebrate Archetype. *Isis*, 84(2), 231-251. <https://doi.org/10.1086/356461>
- Rupke, N. (2009a). *Richard Owen: Biology without Darwin*. The Chicago University Press.
- Rupke, N. (2009b). That the Theory of Organic Evolution Is Based on Circular Reasoning. En Numbers, R. (Ed.), *Galileo Goes to Jail* (pp. 131-141). Harvard University Press.
- Russell, E. (1916). *Form and Function*. The Chicago University Press.
- Saint-Hilaire Geoffroy, E. (2009). *Principios de filosofía zoológica*. Cactus.
- Serres, E. (1830). Anatomie transcendante, Quatrième mémoire. *Annales des sciences naturelles*, 21, 5-49.

- Sloan, P. (1992). Introduction: On the Edge of Evolution. En Sloan, P. (Ed.), *Richard Owen. The Hunterian Lectures in Comparative Anatomy, May and June 1837* (pp. 3-72). The Chicago University Press.
- Vicq-d'Azyr, F. (1774). Parallèle des os qui composent les extremités. *M. Acad. Sci.* 1774, 519–557.