

La *Biología Evolucionaria Desenvolvimental* según su *Ideal de Orden Natural*

Gustavo Caponi*

Resumen: Así como la *permanencia de la forma ancestral primitiva* puede ser considerada como el *ideal de orden natural* de la *Teoría de la Selección Natural*; la postulación de un *morfoespacio* virtual regularmente ocupado, puede ser considerada como una aproximación satisfactoria al *ideal de orden natural* de la *Biología Evolucionaria Desenvolvimental*. Por eso, mientras la *Teoría de la Selección Natural* nos provee los recursos para explicar la *razón de ser* de la ocupación efectiva del *morfoespacio* que se produce con cada innovación morfológica producida por la evolución, la *Biología Evolucionaria Desenvolvimental* pretende darnos a conocer los factores que, con independencia de la selección natural, explican el hecho de que esa ocupación del *morfoespacio* sea *sesgada* o *irregular*.

Palabras Clave: Toulmin; Biología Evolucionaria Desenvolvimental; Ideal de orden natural; Morfoespacio.

Abstract: In the same way that *the permanence of the ancestral primitive form* can be considered as the *ideal of natural order* of the *Theory of Natural Selection*, the postulation of a virtual morphospace regularly occupied, can be considered as a satisfactory approach to the *ideal of natural order* of *Evolutionary Developmental Biology*. That's why, while the *Theory of the Natural Selection* provides us the means for establish the reasons of the each effective occupation of the morphospace that takes place in every morphologic innovation produced by evolution, *Evolutionary Developmental Biology* tries to establish the factors that, independently of natural selection, explain the fact that this occupation of the morphospace should be biased or not regular.

Keywords: Toulmin; Evolutionary Developmental Biology; ideal of natural order; Morphospace.

Presentación

En *Previsión y Entendimiento*, Toulmin (1961, p.57) nos presenta los *ideales de orden natural* como ejemplos de esas *presuposiciones absolutas* que, conforme Collingwood (1940, p.31) decía en *Un ensayo sobre metafísica*,

* Professor Associado do Departamento de Filosofia da Universidade Federal de Santa Catarina – UFSC. Bolsista de Produtividade do *CNPq*. E-mail: caponi@cfh.ufsc.br. Artigo recebido em 17.05.2010, aprovado em 30.06.2010.

subyacen como supuestos de nuestras preguntas más fundamentales sin ser respuestas para ninguna de ellas. Y como ejemplo paradigmático de esos *ideales* Toulmin (1961, p.56) nos propone al “Principio de Inercia”: *todo cuerpo continúa en estado de reposo, o de movimiento rectilíneo y uniforme, a menos que sea compelido a cambiar dicho estado de movimiento por aplicación de una fuerza*. Esta *primera ley de Newton*, nos dice Toulmin (1961, p.62-3), indica que, para la mecánica newtoniana, la permanencia de un cuerpo en cualquiera de esos dos estados es lo *esperable*, lo *normal*, lo *natural*: lo que *va de suyo* y, por eso, no requiere explicación. Lo que debe ser explicado, lo que debe ser objeto de interrogación, es, por lo tanto, la salida del reposo o la salida del movimiento rectilíneo uniforme; y toda la mecánica newtoniana nos ofrece el modo de responder esas cuestiones, permitiéndonos explicar y calcular los desvíos de ese estado u *orden ideal* apelando a leyes adicionales como, por ejemplo, la *Ley de Gravitación*.

Así, aunque el *Principio de Inercia* hoy nos resulte obvio, su importancia no debe ser subestimada: desde su aparente trivialidad, él define, al mismo tiempo, *cómo* son las cosas cuando *nada ocurre, qué* significa que algo ocurra y *cuál* debe ser la naturaleza de la causa de ese acontecimiento que ocurre. Si un cuerpo está en reposo o en movimiento rectilíneo uniforme; entonces, nada ocurre, nada debe ser explicado. Pero, si él se desvía de ese estado, la teoría define el repertorio de fuerzas que nos permitirían, no solamente explicar y prever ese desvío; sino también calcular su magnitud y su sentido. Las indagaciones deberán versar, entonces, sobre el modo en que ese repertorio de fuerzas habrá de utilizarse, y eventualmente ampliarse o modificarse, para así poder construir esas explicaciones y previsiones. Un hecho, podríamos decir, es lo de algún modo inesperado que irrumpe sobre un horizonte de permanencia dado por obvio y por auto-explicado (Toulmin, 1961, p.63); y lo que define ese horizonte es precisamente lo que aquí llamamos *ideal de orden natural*.

Pero, al igual que otros aspectos de la gramática científica, los *ideales de orden natural* son regionales: diferentes teorías científicas, al interior de diferentes dominios disciplinares, obedecen a *ideales diferentes*; y es en este sentido que puede decirse que el *movimiento rectilíneo uniforme* de la *Teoría de la Selección Natural*, aquello que para ella constituye el *estado natural de las cosas*, su *ideal de orden natural*, es siempre la

permanencia de la forma ancestral; y es el alejamiento de esta forma ancestral lo que, en cada caso particular, debe ser explicado. Eso es lo que debe sorprendernos y movilizar nuestros recursos explicativos. Si las especies no cambiasen y no se diversificasen, nada habría para explicar; pero, en la medida en que eso ocurra, como de hecho parece que ocurre, será preciso preguntar *¿por qué?*. Es decir: *¿por qué toda esa diversidad y ese cambio y no más bien la permanencia de la forma originaria?*. O para citar un ejemplo célebre y concreto: *¿por qué todos esos diseños diferentes de pico de pinzón y no más bien un único diseño?*

Por eso, si es cierto que toda teoría, o, más en general, todo *emprendimiento explicativo* supone el horizonte de un *ideal de orden natural* sobre el cual se perfilan los hechos a ser explicados; entonces, la identificación de dichos ideales puede ser un recurso para individualizar y distinguir teorías o, en todo caso, para establecer la autonomía de los diferentes *emprendimientos explicativos* que pueden desarrollarse al interior de un mismo espacio disciplinar. Y es eso lo que aquí me propongo hacer con ese *segundo pilar* de la *Biología Evolucionaria*, que como complemento y no como alternativa a la *Teoría de la Selección Natural*, hoy está siendo edificado en el dominio de la *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta*l (cf. Arthur, 2004a, p.72; Laubichler, 2010, p.199). Mi tesis será que, así como la *permanencia de la forma ancestral primitiva* y el *Principio de Hardy-Weinberg* puede ser considerados como formulaciones alternativas del *ideal de orden natural*, si se quiere del *principio de inercia*, de la *Teoría de la Selección Natural* (Caponi, 2004 y 2005); la postulación de un *morfoespacio* virtual regularmente ocupado, puede ser considerada como una aproximación razonablemente satisfactoria al *ideal de orden natural* de la *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta*l.

Por eso, mientras la *Teoría de la Selección Natural* nos provee los recursos para explicar la *razón de ser* de cada ocupación del *morfoespacio* que se produce con cada innovación o invención morfológica producida por la evolución, la *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta*l pretende darnos a conocer los factores que, con independencia de la selección natural, explican el hecho de que esa ocupación del *morfoespacio* sea *sesgada* o *irregular* (cf. Alberch, 1980, p.655 y 1989, p.23; Gould, 1991 p.412-413 y 2002, p.347-348; Arthur, 1997, p.247-248 y 2001, p.274-271; Martínez, 2008, p.75 y ss); y es esa divergencia de objetivos explanatorios,

fundada en la obediencia a *ideales de orden natural* diferentes, lo que nos permite reconocer la autonomía que el *emprendimiento explicativo* de la *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta* guarda con relación a aquellos emprendimientos regidos por la *Teoría de la Selección Natural*. Con todo, antes de emprender mi análisis me demoraré brevemente en una explicación sobre por qué y cómo el desarrollo puede ser significativo para el estudio de la evolución. Sin ello, me parece, las motivaciones teóricas fundamentales de *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta*, o *Evo-Devo*, podrían resultar incomprensibles.

La relevancia del desarrollo para el estudio de la evolución

La *Teoría de la Selección Natural* nos ha enseñado a entender la evolución como el resultado de permanentes y plurales *experimentos ecológicos* que ocurren en todos y cada uno de los linajes de seres vivos. Las modificaciones hereditarias que constantemente surgen en las estructuras anatómicas y pautas comportamentales de los miembros de cada nueva generación al interior de una población, son *testadas* en virtud del desempeño que ellas permiten en la *lucha por la existencia*. Si ese desempeño es menor que el permitido por la conformación preexistente, la nueva variante será rechazada; y si ese desempeño es mejor, después de algunas generaciones, la frecuencia de dicha variante tenderá a incrementarse, llegando a sustituir a la conformación primitiva.

Esos experimentos ecológicos, premiados o castigados por la selección natural, pueden, por otro lado, ocurrir en cualquier fase del ciclo desenvolvimienta de un ser vivo. La longitud de las extremidades de una rana adulta puede ser muy importante en su desempeño en la lucha por la existencia. Ese factor puede incrementar o disminuir su capacidad de cazar y de fugarse de sus predadores; y eso acabará incidiendo en su éxito reproductivo. Pero, antes de llegar a su fase adulta, una rana tiene que pasar por las duras y difíciles etapas de una metamorfosis cuyo transcurso también está sujeto a innumerables amenazas; y, por eso, cualquier variación de estructura o de comportamiento en esa fase que permita responder mejor a dichas amenazas, pero no comprometa demasiado el buen desempeño en la fase adulta, también será premiada por la selección natural.

Si imaginamos que en una población de ranas surgen renacuajos con una tendencia a buscar alimento en las aguas más profundas y frías, pero menos frecuentadas por predadores, del estanque en que habitan; podríamos imaginar también que ese cambio de comportamiento sería premiado por la selección natural: esos renacuajos no sólo sufrirían una prelación menor, sino que además podrían estar *descubriendo* recursos alimentares menos procurados y por eso más abundantes. Ellos, podríamos así prever, llegarían a la fase adulta en mayor proporción que sus pares que nadan más cerca de la superficie; y si esa tendencia a nadar en la profundidad se trasmite a su descendencia, ese nuevo padrón comportamental acabaría por tornarse más frecuente que el otro. Las cosas, sin embargo, pueden no ser tan simples así: ese nuevo modo de comportarse puede ser más seguro pero también podría tener un efecto contraproducente.

La temperatura más baja que impera en las profundidades del estanque, o la menor luminosidad que allí encontramos, podría tener un efecto disfuncional en la forma adulta. El frío podría conspirar contra el crecimiento de los individuos y producir ranas demasiado pequeñas, y quizá por eso más fácilmente depredadas; o la falta de luz podría producir una suerte de albinismo en la forma adulta que también podría facilitar esa depredación. Así, la ventaja en la fase juvenil se vería contrabalanceada por una gran desventaja en la fase adulta; y, por eso, no obstante la aparición tal vez regular de renacuajos propensos a vivir en las profundidades, el comportamiento padrón de los renacuajos de esa especie continuaría siendo el de nadar en las peligrosas, pero más templadas y luminosas, aguas superficiales.

Los experimentos ecológicos, como vemos, son muy complejos y su resultado favorable o desfavorable depende de muchas variables. A lo largo de su ciclo vital, y en cada una de las etapas de dicho ciclo, un ser vivo está sometido, sucesiva y simultáneamente, a presiones selectivas muy variadas; y las ventajas que se obtengan respondiendo de una cierta manera a alguna de esas presiones, no debe comprometer demasiado la capacidad de responder a las otras. Si el albinismo o la disminución de tamaño resultantes de una fase juvenil transcurrida en aguas más profundas no trajese tantas desventajas en la vida adulta, y las ventajas derivadas del hecho de no exponerse a las amenazas de las aguas superficiales, las llegasen

a compensar; entonces, esa modificación del padrón comportamental de la fase juvenil sería premiado por la selección natural y, gradualmente, veríamos que las ranas de nuestro estanque se van haciendo más claras y más pequeñas. Al fin y al cabo, no hay ranas sin renacuajos, y todo lo que pueda facilitar que éstos se alimenten y se protejan, puede muy bien compensar alguna que otra dificultad en la existencia de las ranas adultas.

Sin embargo, alimentarse y protegerse no es lo único que un renacuajo tiene que hacer. Esas actividades, incluso, no son más que *medios* para llegar a la rana adulta capaz de reproducirse; y, por eso puede también decirse que el gran imperativo del renacuajo es desarrollarse. Pero esto, que no deja de ser obvio, puede ponernos ante otro tipo de dificultades que son muy distintas de la que puede plantear el equilibrio entre las ventajas y desventajas ecológicas derivadas de una variación morfológica o comportamental. Se trata del impacto que estas variaciones pueden llegar a tener en la dinámica intrínseca del desarrollo del organismo en el cual ocurren.

Tanto las variaciones morfológicas cuanto las comportamentales constituyen reprogramaciones de la ontogenia: ellas alteran algo, por poco que sea, del proceso de desarrollo del organismo en que ocurren; y eso puede tener consecuencias más o menos dramáticas para dicho proceso. El desarrollo es un proceso secuencial y altamente integrado; consiguientemente, cualquier cambio en algunas de sus fases, sobre todo en las iniciales, puede perturbarlo de un modo tal que lo torne inviable. Puede decirse, por esta razón, que antes de ser un experimento ecológico, una reprogramación de la ontogenia es ya antes un experimento desenvolvimienta más o menos arriesgado; y esto lo podemos entender volviendo al ejemplo de nuestras ranas.

Conforme la presentación que hice del mismo, esa propensión a medrar en aguas más profundas, pero más oscuras y frías, que presentaban algunos renacuajos, podía tener consecuencias más o menos ventajosas que siempre estaban en relación con las presiones selectivas a las que esa población de ranas estaba sometida en las distintas etapas del ciclo vital de sus miembros. Pero, como también lo vimos en nuestro análisis, esa reprogramación comportamental también podía tener efectos más generales en la ontogenia de dichas ranas: las formas adultas de los renacuajos que se desarrollaban en las profundidades del estanque eran

menores y más claras que las producidas por renacuajos criados cerca de la superficie. Esta diferencia, sin embargo, no hacía que esas ranas, las menores y más claras, fuesen necesariamente inviables: su éxito reproductivo dependía del modo en que se conjugaban y equilibraban las presiones selectivas que actuaban en la fase adulta con las presiones que actuaban en la fase juvenil. Pero, se podría imaginar una situación en la cual ese cambio comportamental trajese alteraciones más dramáticas y desastrosas en la ontogenia.

Podríamos imaginar una población de ranas en la cual también surgen habitualmente renacuajos propensos a nadar en aguas más profundas, pero que, pese a beneficiarse inmediatamente por la mayor seguridad de ese entorno, sufren una reprogramación de la ontogenia, causada por la falta de luz y la baja temperatura, que los impide de llegar a la fase adulta. La falta de luz y la disminución de la temperatura podría impedir que su sistema endocrino se desarrolle normalmente; y esto llevaría a que estos renacuajos, no obstante el hecho de llevar una vida relativamente segura en el fondo del estanque, nunca desarrollen, ni los órganos necesarios para la reproducción, ni aquellos necesarios para la respiración aérea. Así, pese a gozar de una existencia relativamente larga como renacuajos, los individuos producidos por esa reprogramación desenvolvimienta resultaría invisibles para la selección natural; y serían eliminados sin nunca haber llegado ser protagonistas de la lucha por la existencia. Antes del experimento ecológico pudiese tener lugar comparando las ventajas y desventajas que esa reprogramación de la ontogenia podía traer en las distintas fases del ciclo vital de esas ranas, la misma sería eliminada por su inviabilidad desenvolvimienta.¹

La fase reproductiva es una etapa esencial del ciclo vital de todo ser vivo. Una ontogenia que no llega hasta ella es una ontogenia truncada, incompleta; y por eso cabe decir que la reprogramación del desarrollo que nos llevó hasta ella constituyó un experimento desenvolvimienta fracasado para las ranas; pero, digámoslo, altamente instructivo para nosotros. Ese experimento nos enseñó que cualquier reprogramación de la ontogenia, antes de poder mostrarse más o menos ventajosa en lo relativo a las exigencias ambientales a las que está sometido un ser vivo, tiene que ser tal

¹ Lancelot Law Whyte (1965, p.7) llamó *selección interna* a esa preselección desenvolvimienta de variantes (cf. Caponi, 2008b).

que no trunque o imposibilite la ontogenia de ese ser vivo. El desarrollo, como dije, es un proceso altamente integrado; y, por eso, las modificaciones que ocurren en cualquiera de sus fases difícilmente dejarán de tener alguna consecuencia en las etapas posteriores. Es necesario, por eso, que esas modificaciones sean tales que no perjudiquen o comprometan todo el proceso llevándolo hacia una vía muerta. Por eso, aunque sea fácil imaginar cuales habrían sido las ventajas que para un pez representaba el paso hacia una respiración pulmonar que le permitiese explotar los recursos que se le ofrecían fuera del agua; es necesario entender que la reprogramación desenvolvimental involucrada en esa transición no pudo ocurrir de cualquier manera.

Algunos cambios, para ser desenvolvimentalmente posibles y viables, debieron ocurrir después de otros. Las modificaciones paulatinas en los diferentes sistemas de órganos debieron seguir una secuencia que, además de ser ecológicamente conveniente, tubo que haber sido ontogenéticamente posible; y es por eso que no debe sorprendernos que el desarrollo del organismo individual, y no sólo las exigencias ecológicas a las que él está sometido, puedan ser relevantes para el estudio de la evolución: toda variación que pueda ofrecerse al escrutinio de la selección natural, tiene que poder corporizarse antes en una alteración morfológica o comportamental que pueda efectivamente ser producida por el ciclo ontogenético en cuestión y que, además, no impida que esa ciclo llegue a su culminación.

Es decir: para que una variación fenotípica surja y pueda entrar en competencia darwiniana con otras, algo en el proceso de la ontogénesis tiene que ser atrofiado o hipertrofiado, agregado o suprimido, transpuesto o deformado, postergado o anticipado; y sea cual sea la índole de esa alteración, ella tiene que cumplir con esos dos requisitos fundamentales que son la accesibilidad y la viabilidad ontogenéticas: tiene que tratarse de una alteración pasible de ser producida en y por ese mismo proceso ontogenético; y tiene que ser tal que, ni aborte dicho proceso, ni genere un ser funcionalmente inviable. Además de física o fisiológicamente posible, un cambio evolutivo también tiene que ser ontogenéticamente posible; y esto nos lleva tener que aceptar que, independientemente de recapitularla o no, la ontogénesis también guía a la filogénesis: sus exigencias, que no son menos acuciantes que las ecológicas, limitan y orientan la senda de la

evolución como también lo hace, paralelamente, la propia selección natural.

Lo evolutivamente posible sólo puede ser un recorte de lo ontogenéticamente permitido; y, por eso, la secuencia y el *margen de maniobra* de los fenómenos evolutivos debe someterse a los constreñimientos y a los direccionamientos que le imponen los requerimientos organizacionales de la ontogenia. Las exigencias de la selección natural pueden hacer muchas cosas con los diferentes linajes de seres vivos sobre las que ella opera; pero, conforme insisten los teóricos de la actual *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta*, las marchas y las contramarchas de la selección natural deben ocurrir siempre dentro de los márgenes y siguiendo las secuencias que imponen las exigencias organizacionales del desarrollo orgánico individual. Éste es el *locus* primero de toda invención morfológica, funcional o comportamental; y, por esa razón, para comprender la evolución, su estudio no puede ser menos relevante que el estudio de los factores involucrados en esa lucha por la existencia que es la responsable de la selección natural. Es por eso que hoy, y también con muy justa razón, el estudio del desarrollo, que había sido dejado fuera de la *Nueva Síntesis* (Hamburger, 1980, p.108; Caponi, 2007, p.199) retorna al centro de la agenda de la *Biología Evolucionaria*.

Los límites de lo posible

No todo es posible, parece constatar el teórico de la *Evo-Devo* y nos llama a preguntarnos *por qué* (Sterelny & Griffiths, 1999, p.232); y, en este sentido preciso y limitado, su programa y sus objetivos guardan cierta analogía con los de la *anatómica comparada* cuvieriana. Es que Cuvier, como observó Jordi Agustí (2003, p.54), tenía “una visión arquitectural del ser vivo”; y su primera constatación fue “la existencia de arquitecturas prohibidas”: combinaciones concebibles de órganos que, sin embargo, estaban excluidas de la naturaleza. Nuestra imaginación puede, en efecto, figurarse un monstruoso carnívoro que, a sus colmillos, agregue cuernos y pesuñas. La naturaleza, sin embargo, no puede generarlo: un ser semejante no es posible en la medida en que su constitución repugna a ciertos principios fundamentales que establecen el dominio de los seres posibles; y es objetivo de la *Anatomía Comparada* el darnos a conocer esas leyes de correspondencia entre órganos que, al mismo tiempo en que definirán el

universo de los seres posibles, también nos explicarán porque es que ciertas combinaciones de órganos no se realizan nunca en la naturaleza (cf. Caponi, 2008a, p.52).

Pero, si a Cuvier le importaba entender por qué no era posible un carnívoro con cuernos, a los teóricos de la *Evo-Devo* les interesa saber por qué no hay vertebrados hexápodos (Raff, 1996, p.295; Sterelny & Griffiths, 1999, p.232; Arthur, 2004a, p.9); y mientras Cuvier (1805, p.58) quería explicar esas limitaciones en base a leyes de la *correlación de los órganos* que definirían el universo de las organizaciones fisiológicas posibles (Caponi, 2008a, p.50), los teóricos de la *Evo-Devo* las quieren explicar, sea en base a *constricciones ontogenéticas* que limitarían el universo de las innovaciones morfológicas que pueden ocurrir en un momento dado de la historia evolutiva de un taxón (Amundson, 2005, p.230), sea en base a los *direccionamientos desenvolvimentales* que empujan a la evolución por ciertas sendas privilegiadas (Arthur, 2004b, p.283). Por otro lado, y del mismo modo en que Cuvier estaba interesado en mostrar que esas limitaciones también permitían entender el tipo de organización de las formas efectivamente presentes en la naturaleza, a los teóricos de la *Evo-Devo* les interesa mostrar cómo el árbol de la vida puede generarse dentro de ese conjunto de restricciones que los *constricciones ontogenéticas* le imponen a la filogenia.

De ahí deriva el interés que para ellos revisten las grandes *invenciones* o *novedades evolutivas* (cf. Müller, 2008, p.12; Laubichler, 2009, p.27; Minelli, 2009, p.205 y 2010, p.221): el surgimiento de nuevos y diferentes planes corporales, como el de los artrópodos o vertebrados, el surgimiento de seres modulares o segmentados, o la aparición de vertebrados dotados de miembros, son cosas que sorprenden y piden por explicación porque, inmediatamente, ellas son proyectadas sobre un conjunto de restricciones que, se supone, deben ser sorteadas o *dribladas*, pero nunca anuladas (cf. Laubichler, 2007, p.353 y *ss*). En cierto sentido, y como ya lo dijo Kim Sterelny (2000, S375), “la novedad es simplemente lo inverso de la constricción”. Pero, vistas desde un ángulo ligeramente diferente, esas invenciones, esos quiebres de las homologías, también son importantes porque, si se asume que existen *direccionamientos desenvolvimentales* que llevan a la evolución por ciertos caminos antes que por otros, también será necesario saber cuáles fueron los direccionamientos

que *empujaron* en la dirección de esa innovación. De todos modos, en uno y otro caso, la pregunta ya no es exactamente *¿por qué no todo es posible?* o *¿por qué algunos cambios son más probables que otros?*; sino más bien *¿cómo fue esto posible?*.

Pero esta segunda pregunta se plantea porque previamente se ha asumido que esas invenciones, no sólo surgen sobre un horizonte de *constrañimientos* que deben ser superados, sino que además, para ser alcanzadas, esas innovaciones deben estar en la trayectoria de ese direccionamiento que la ontogenia le impone a la oferta de variaciones². Si algo ocurre, en síntesis, es porque es posible; y para comprender esa posibilidad hay que mostrar cómo es que ella se encaja en ese universo de restricciones y de direccionamientos que, según se supone, limitan y pautan la senda de la evolución. Para que la posibilidad de algo se presente como un hecho problemático que requiere explicación, esa posibilidad tiene que ser considerada bajo la presunción de que *no todo es posible*. Si el universo de las formas posibles y accesibles al cambio evolutivo no fuese percibido como restringido, la pregunta por la posibilidad de las invenciones evolutivas no tendría mayor importancia. Ellas serían percibidas y explicadas sólo a la manera del darwinismo ortodoxo; es decir: como meros alejamientos del tipo ancestral exigidos por los avatares de la *lucha por la existencia*. La pregunta no sería entonces *¿cómo fue ese cambio posible?*; sino más bien *¿por qué es que ese cambio, ese alejamiento de la forma ancestral, fue conveniente?*

Por su parte, la idea de que *no todo es posible* sólo tiene sentido si el universo de lo actual, el repertorio de las formas realmente existentes, es pensado como un recorte de un universo más vasto de alternativas concebibles, algunas de las cuales son realizables y otras no. Es decir: esas

² Una *constrañimiento desenvolvimental*, tal como ya fue definida en el *consensus paper* organizado por Maynard Smith, Dick Burian y Stuart Kauffman en 1985, sería justamente “un sesgo en la producción de variantes fenotípicas o una limitación de la variabilidad fenotípica, causada por la estructura, carácter, composición, o dinámica del sistema desenvolvimental” (Maynard Smith et al., 1985, p.266); y ese sesgo, obviamente, definiría el margen de juego de la selección natural. En cierta forma esto parece lo de siempre: la variación propone y la selección natural dispone; pero ésta sólo dispone dentro de un abanico restringido de alternativas que aquella insiste en proponer (cf. West-Eberhard, 2003, p.25; Arthur, 2004, p.131 y p.195).

mismas restricciones que hacen tan interesantes a las grandes innovaciones evolutivas sólo pueden entrar en consideración, sólo pueden ser constatadas, en la medida en que ellas contradicen la presunción de un mundo más rico que el efectivamente producido por la evolución. Sin esta presunción, las limitaciones de lo posible evolutivo no serían percibidas como tales; y si ellas no fuesen percibidas, las grandes invenciones evolutivas no revestirían mayor interés. Éstas sólo serían consideradas como respuestas a presiones selectivas; y nunca seríamos llevados a preguntarnos por *cómo* pudieron ser ontogenéticamente posibles y accesibles.

Es claro, además, que esas innovaciones también resultan interesantes porque nos enseñan algo sobre esos mismos constreñimientos y direccionamientos a las que ellas deben ajustarse. Del mismo modo en que para Cuvier cada especie biológica particular constituye un *teorema* que confirma y permite entender las leyes de la *Anatomía Comparada*, para los teóricos de la *Evo-Devo*, cada innovación evolutiva supone, y pone en evidencia, ese *sesgo desenvolvimienta* que pauta el curso de la evolución y define el *margen de maniobra* de la selección natural. Por eso también puede decirse que las innovaciones morfológicas son como *experimentos naturales* que nos permiten entender por qué la oferta de variaciones y de alternativas sobre la cual habrá de trabajar la selección natural es menos amplia de lo que hubiésemos pensado. Esas innovaciones, en suma, pueden ser la mejor clave para responder el enigma fundamental de la *Evo-Devo*: *¿por qué no todo es posible?* Un enigma que sólo parece tener sentido en el marco de un contraste entre algo así como una *plenitud presumida* y esa relativa pobreza de formas que exhibe lo real.

Los teóricos de la *Evo-Devo*, se suele decir, están más interesados en la *unidad de tipo* que en la variedad de las formas (Amundson, 2005, p.229; Azkonobietia, 2005, p.131, Wagner, 2007, p.147; Sansom, 2009, p.442). Por atrás de esa variedad de formas que tanto llama la atención del darwinismo ortodoxo, los teóricos de la *Evo-Devo* gustan de apuntar y resaltar ciertas constantes y redundancias: las herejías morfológicas parecen respetar ciertas reglas, temas o padrones fundamentales; y hay alternativas de cambio que nunca son ensayadas o exploradas. Además, los planes corporales, los grandes *bauplanes*, tienden a permanecer: sus grandes alteraciones son pocas y, a su vez, muy estables (Hall, 1992, p.75-81;

Arthur, 1997, p.48-50). Esos, dirán los teóricos de la *Evo-Devo*, son los verdaderos, los grandes, enigmas de la evolución (Azkonobieta, 2005, p.153). Pero del mismo modo en que la variedad se torna interesante cuando es proyectada sobre un *ideal de orden natural* que hacía esperable la preservación de la forma ancestral, la *unidad de tipo* sólo puede sorprendernos en la medida en que ella contradice o defrauda la expectativa de un mundo de formas alternativas que se insinuaba más rico que el austero mundo real.

Por eso es que puede decirse que la *Evo-Devo* obedece a un *ideal de orden natural* diferente de aquél que sobre el que se funda la *Teoría de la Selección Natural*. Ésta, como dije en el inicio, presume la permanencia de la forma ancestral como siendo aquello que no precisa explicación; y quiere explicar los desvíos de esa forma que la evolución tiende a producir. La *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta*l, en cambio, presume la variedad de las formas como aquello que no precisa explicación: ¿si algo es posible por qué la evolución no lo produciría? Al fin y al cabo, dirán los cultores de la *Evo-Devo*, las condiciones en las que los seres vivos desarrollan sus existencias y las exigencias a las que están sometidos son tan variadas y perentorias, que nada tiene de asombroso que la vida explore todas las alternativas que contribuyan a enfrentar esos desafíos. Desde esa perspectiva, lo sorprendente, lo que requiere explicación, es el hecho de, pese a todo, pese a la pluralidad y lo despiadado de esas exigencias, esa variedad de formas continua siendo una *variedad restricta*. El problema está, sin embargo, en identificar cuál sería ese horizonte más amplio de posibilidades sobre el que se recorta ese conjunto restringido de alternativas efectivas.

“Los constreñimientos”, como bien lo dice Gerhard Schlosser (2007, p.115), “son invocados para explicar desviaciones de lo esperado. Más específicamente, los constreñimientos son condiciones que impidan que ocurra lo que de otro modo hubiera sido posible o que hacen más improbables lo que de otro modo hubiese sido muy probable”. Por eso, “el reconocimiento de constreñimientos exige que tengamos una idea de lo esperado, una teoría de lo posible” (Schlosser, 2007, p.116); e identificar esa *teoría de lo posible* es, me parece a mí, una condición indispensable para individualizar ese *ideal de orden natural* que, según propuse en el inicio, sirve de base a la *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta*l. Sólo

identificando ese telón de fondo de un universo de lo *posible* más amplio que el de lo *desenvolvimentalmente permisible* podremos entender sobre qué *orden ideal* se recortan los fenómenos explicados por la *Evo-Devo*.

¿De qué *morfospacio* hablamos?

Cuidémonos, sin embargo, de incurrir en el error de pensar que ese *descubrimiento* de las limitaciones de lo posible tenga como telón de fondo una supuesta presunción *darwiniana de plenitud*. Además del hecho de estar basada en un *ideal de orden natural* que niega esa plenitud (Caponi, 2004), las formas sólo se modifican y diversifican si algo premia ese cambio, la *Teoría de la Selección Natural* implica, por sí misma, predicciones restrictivas sobre el universo de formas que la evolución puede producir. La más obvia y célebre es aquella según la cual la selección natural no puede “modificar la estructura de una especie [...] para el bien de otra especie” (Darwin, 1859, p.87). Pero existe otra más fundamental aun: la selección natural sólo puede producir modificaciones que incrementen, de un modo directo o indirecto, como en el caso de la *selección parental*, el *éxito reproductivo diferencial* de sus portadores; y esto limita mucho la capacidad de la selección natural para *descubrir* soluciones a los diferentes problemas adaptativos que una población debe resolver. Una serie de cambios morfológicos, cuyos diferentes eslabones no impliquen alguna ventaja para sus portadores, no puede ser producida por la selección natural; aun cuando el resultado final pudiese parecer altamente ventajoso y *adaptativo*.

Por otro lado, aunque el universo de las presiones selectivas a las que están sometidas las diversas formas de vida sea terriblemente variado y heterogéneo, jamás podríamos decir que la *selección natural* se aproxime a una *saturación* del universo de formas que ella sería capaz de producir. Hay muchas *herejías morfológicas* que aun no fueron ensayadas, y tal vez nunca sean ensayas, porque simplemente nunca se presentó, y tal vez nunca se presente, una oportunidad en donde sea ventajoso producirlas. Lejos de tender a generar todas las formas posibles, la selección natural se limita a producir las que, en algún momento, presenten alguna conveniencia *detectable*, como ya dije, en términos de *éxito reproductivo individual*; y por eso sería ingenuo considerar sus realizaciones como si fuesen un catálogo completo de las morfologías posibles. Por fin, e independientemente del

hecho de que esto no siempre sea recordado en las exposiciones y, quizá, en algunas aplicaciones de la *Teoría de la Selección Natural*, es necesario también apuntar que ésta no presupone, en sí misma, ninguna actitud ingenua al respecto de los constreñimientos físicos, fisiológicos y, eventualmente, *desenvolvimientales* que limitan lo biológicamente posible.

Partiendo de la base de que la *selección natural* es siempre una opción entre alternativas efectivamente existentes, y no entre alternativas potenciales, los darwinistas tendieron a desentenderse, tal vez por el error de considerar que se trataba de algo obvio, de los factores que limitaban la oferta de tales alternativas. Pero eso no significa que la *Teoría de la Selección Natural* suponga, o precise suponer, la inexistencia de dichos factores. Decir que el darwinismo se basa en el supuesto de que “los organismos pueden tomar cualquier forma” (Goodwin, 1998, p.112), o que, según él, “un número indefinido de formas es posible” (Webster, 1996, p.103) es confundir la estructura conceptual intrínseca de la *Teoría de la Selección Natural* con el desconocimiento, o el descuido, que algunos darwinistas tuvieron en relación a ciertas temáticas que tal vez estaban demasiado lejos del foco de sus investigaciones y debates. Y esta confusión en nada contribuye, claro, para una correcta comprensión de la relación existente entre dicha teoría y la *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta*l.

Acusar al darwinismo de no percibir que existen límites físicos para lo biológicamente posible sería, como el propio Goodwin (1998, p.112) lo reconoce, algo así como vapulear un *espantapájaros* que nadie se tomó el trabajo de armar. Pero eso también vale para la relación entre lo *evolutivamente posible* y *fisiológicamente posible*: por definición, la selección natural sólo puede trabajar a partir de aquello que, fisiológicamente hablando, de *sostiene*. No es que los organismos incapaces de cumplir con sus funciones fisiológicas más básicas se salgan mal en la *lucha por la existencia*: ellos están de antemano excluidos de esa lucha. Y esto último se extiende, casi de inmediato, a lo *desenvolvimientalmente posible*: la selección natural sólo trabaja sobre aquello que le ofrecen los procesos ontogenéticos. Sobre esta oferta ella hace sus opciones; y por eso, querer definir lo *desenvolvimientalmente posible* a partir de lo *darwinianamente posible* es invertir el orden del razonamiento y el orden de las cosas. Es como querer definir lo *físicamente posible* a partir de lo *biológicamente posible*.

En realidad, lo *darwinianamente accesible* sólo puede ser un recorte de lo *desenvolvimentalmente permisible*. Por eso, si se quiere dar una definición general de ese *morfoespacio más denso* que sirve como *ideal de orden natural* de la *Biología Evolucionaria Desenvolvimental*, si se quiere caracterizar y acotar significativamente ese universo de *formas biológicamente concebibles*, esa *Biblioteca de Mendel* (Dennett, 1995, p.107) o ese “gigantesco museo de la imaginación zoológica” (Dawkins, 1996, p.182), del cual lo *desenvolvimentalmente posible* sería un subconjunto particular, será necesario mirar en otra dirección; y creo que la clave está en el *enigma del vertebrado hexápodo* al cual apeló Rudolf Raff (1996, p.295) para explicar el concepto de *constraint*. Pero, para que esa imagen nos sirva, será necesario usarla de una manera ligeramente distinta de aquella en la que la usa el propio Raff.

Es que, al igual que Wallace Arthur (2004a, p.10) en *Biased embryos and evolution*, Raff la usa en el contexto de un contraste entre aquello que podría llegar a ser *darwinianamente ventajoso* y aquello que resulta *desenvolvimentalmente posible*. Raff y Arthur sugieren, en efecto, que un vertebrado con seis patas podría tener muchas ventajas, pero apuntan que, no obstante eso, la evolución nunca lo produjo; y la explicación de esa imposibilidad estaría en que “ciertos *constrañimientos desenvolvimentales* podrían tornar imposible que un embrión de vertebrado genere más de dos pares de miembros” (Raff, 1996, p.295). Es decir: ambos autores parecen incurrir en el equívoco de pensar lo *ontogenéticamente posible* como si fuese una subclase del espacio, en realidad indefinible, de lo *darwinianamente esperable*; pero, aún así, la imagen del *vertebrado hexápodo* puede ser provechosa. Ella resulta útil por una razón muy simple: independientemente de considerarla o no como darwinianamente ventajosa, esa morfología nos parece *funcional* o *fisiológicamente viable*; y esto nos pone ante un contraste, a mi ver, más esclarecedor: aquel que puede establecerse entre lo *funcionalmente posible* y lo *desenvolvimentalmente viable*.

Un vertebrado de seis patas sería *ontogenéticamente inviable*: hasta donde se sabe, un embrión de tetrápodo no podría generar, o tolerar, las modificaciones que llevarían al desarrollo de un tercer par de miembros realmente funcional para la locomoción. Sin embargo, y por lo menos en la medida en que podemos establecer una *distinción de razón* entre la

ontogenia y el *funcionamiento* del organismo constituido, todo parece indicar que un ser con esas características sería *fisiológicamente posible*. Un ser semejante podría cumplir sus funciones básicas y gozar de una mínima viabilidad ecológica aunque sea en medios muy restrictos. Pero, si este ejemplo nos parece demasiado dudoso y conjetural, podemos ilustrar la distinción entre lo *funcional* y lo *desvolvimentalmente posible* en base a fenómenos más conocidos y habituales.

Los *transplantes heterotópicos* y los *alotransplantes* permiten producir *morfologías funcionales*, tales como un hombre con dos corazones, o con un páncreas en la pelvis, o con un hígado de cerdo, que, difícilmente serían generadas por una *reprogramación desenvolvimienta*; y algo semejante podría tal vez decirse de muchas mutilaciones y amputaciones que los heridos de guerra deben soportar. Ellas generan morfologías que, en general, rompen con las simetrías y las regularidades a las que se ajustan, incluso, los procesos teratológicos. Pero, aun así, los organismos que las padecen consiguen cumplir con sus funciones fisiológicas fundamentales. Los organismos adultos parecen gozar de una *modularidad* que permite que en ellos se produzcan modificaciones puntuales o – agregados, substracciones o transposiciones– que un proceso de desarrollo normal nunca produciría; o, por lo menos, nunca produciría sin también alterar otras estructuras que, en el caso de los transplantados y mutilados, permanecen iguales. Y a estos ejemplos se podrían agregar los de las quimeras producidas por el injerto de dos embriones de especies distintas como cabra y oveja.

En estos casos, es cierto, hay un proceso de desarrollo que continúa a partir de ese injerto: éste, podríamos decir, produce una *reprogramación viable* de la ontogenia. Pero lo hace a partir de un punto, el propio injerto, que ninguna *reprogramación ontogenética* podría producir. Ese injerto es, por eso, un estado funcionalmente viable pero ontogenéticamente inaccesible; y esto no constituye ninguna rareza. Es sólo un ejemplo más extremo de lo que ocurriría con un recién nacido al cual se le transplantase un segundo corazón: su desarrollo continuaría; pero lo haría a partir de un estado inicial que resulta, él mismo, ontogenéticamente inaccesible.

El espacio de lo *funcionalmente posible*, que Cuvier pretendía determinar a partir de *las leyes de la correlación de los órganos*, es, en efecto,

más restringido que el espacio de lo físicamente posible. Pero, aun restringido por sus propios constreñimientos, que podríamos calificar de *funcionales* (cf. Schlosser, 2007, p.123), ese espacio resulta más amplio y rico que el de lo *desenvolvimentalmente accesible*. En el espacio de lo *funcionalmente viable*, hay, en efecto, algunas formas y algunas combinaciones de órganos que ningún proceso o *reprogramación* desenvolvimental podría generar. Consiguientemente, aun cuando algunas de esas combinaciones puedan parecerse adaptativamente ventajosas, la selección natural jamás nos sacará de la duda sobre si realmente lo son, porque ellas nunca se ofrecerán a su severo e insidioso escrutinio.

Puede decirse, en síntesis, que el espacio de las morfologías *funcionalmente posibles* es más denso, más rico, que el espacio de las morfologías *desenvolvimentalmente generables* o *desenvolvimentalmente aceptables*. Dado cualquier tipo de organismo, el conjunto de modificaciones que los organismos de ese tipo podrían tolerar en cualquier etapa de su desarrollo es mayor que el conjunto de modificaciones que les son *ontogenéticamente accesibles* y mayor que el conjunto de modificaciones que, en caso de ser alcanzadas, permitirían que esa ontogénesis continúe y llegue a *buen término*. Es decir: dado el conjunto de las *reprogramaciones viables* de la secuencia de etapas ontogenéticas $A \rightarrow B \rightarrow C$ de un organismo X, habrá siempre dos conjuntos de estados modificados de B y C que serían funcionalmente posibles para X pero inaccesibles desde A o desde B; y habrá también un conjunto de estados modificados de B que, aún siendo funcionalmente viables y accesibles desde A, no darían lugar a ninguna etapa subsiguiente de la ontogénesis.

El espacio de lo *funcionalmente posible* puede pensarse como un conjunto de *posiciones* que representan todas las conformaciones orgánicas *fisiológicamente viables*. Algunas de esas posiciones, sin embargo, resultan absolutamente inaccesibles para cualquier proceso natural de desarrollo. Las otras, mientras tanto, sólo son accesibles, con mayor o menor facilidad, desde algunas posiciones particulares de ese mismo espacio; y, dentro de este segundo conjunto puede distinguirse otro que estaría compuesto por aquellas posiciones que, en caso de ser alcanzadas, impedirían el pasaje a cualquier otra posición. Se trataría de estados letales o finales para el sistema en desenvolvimiento. Se puede imaginar así una

suerte de mapa que marcaría las posibles trayectorias desenvolvimentales que se pueden recorrer partir de una posición determinada dentro de ese espacio. Algunas de esas trayectorias, claro, serían más fáciles o probables que otras; y algunas resultarían más difíciles.

El estudio de lo que permite, obstruye y empuja cualquier trayectoria entre una serie de posiciones particulares contiguas dentro de ese morfoespacio, será objeto y asunto de la *Biología del Desarrollo* (cf. Arthur, 1997, p.247); pero la reconstrucción del mapa general será *el tema* de la *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta*l. Es decir: la primera nos explicará cómo la ontogenia recorre el trayecto entre dos o más fases diferentes, y funcionalmente viables, del desarrollo tales como lo son dos momentos consecutivos en la metamorfosis de un insecto; pero la *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta*l será la encargada de reconstruir la secuencia y la naturaleza de las *reprogramaciones de la ontogenia* que, partiendo de la morfología de un reptil, *permitieron* llegar hasta la morfología de un mamífero.

Por otro lado, y análogamente a una ontogenia particular que recorre un determinado *paisaje epigenético*, la evolución parece estar condenada y compelida a marchar por ciertos senderos. Pero estos son senderos que pueden bifurcarse y llevarnos hacia *atractores* muy diferentes de aquellos que guiaban la trayectoria inicial; y el estudio de esas bifurcaciones es también asunto de la *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta*l (cf. Arthur, 1997, p.247). Dada una forma orgánica cualquiera, dada una posición cualquiera en el *morfoespacio*, el mapa construido por la *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta*l, no sólo nos pretende brindar un conocimiento de cuáles serían las sendas de su posible evolución; sino que además quiere permitirnos saber cuáles de ellas son las más probables. Lo primero nos llevará a la temática de los *constraints* y lo segundo a la del *drive*. Pero será el conocimiento de ambos aspectos del *sesgo desenvolvimienta*l (cf. Arthur, 2001, p.72) lo que permitirá explicar la ocupación *sesgada* e irregular, *tendenciosa* podríamos decir, del espacio de lo funcionalmente viable que se producirá a partir de la evolución de esa forma inicial; y aquí se impone una aclaración fundamental: la ocupación del espacio de lo funcionalmente posible será siempre *parcial* aun con independencia de cualquier sesgo o restricción desenvolvimienta

Como ya lo vimos, hay, en primer lugar, morfologías que nunca podrían ser producidas por la selección natural; y hay otras que sólo podrían producirse en circunstancias que, por razones históricas, no se dieron y que tal vez nunca se den. Circunstancias que podrían, o no, ocurrir en el futuro; o que podrían haber ocurrido en el pasado, si las contingencias de la historia de la vida hubiesen sido otras. Hubo un tiempo en que esa provincia del *morfoespacio* que hoy ocupan los cetáceos estaba vacía; pero hubiese sido un error suponer que la misma era una región prohibida o inaccesible debido a restricciones desenvolvimentales. Y sería, por eso, también un error suponer que cualquier laguna del *morfoespacio* constituye un *caso*, o un asunto, para la *Biología Evolucionaria Desenvolvimental*. Lejos de eso, lo que llama a movilizar al *sesgo desenvolvimental* como recurso explicativo, es la ocupación irregular de dicho *morfoespacio*; y esto es lo mismo que decir que la ocupación regular y homogéneamente distribuida del mismo constituye el *ideal de orden natural* que aquí queremos identificar.

Conclusión

Lo que en la *Biología Evolucionaria Desenvolvimental* se busca explicar no es el hecho de que algunas morfología funcionalmente posibles nunca hayan sido producidas por la evolución: lo que requiere explicación es el hecho de que las que se producen tiendan a concentrarse en ciertas regiones particulares dejando otras contiguas siempre inexploradas; y es eso que se refería Stephen Jay Gould (2002, p.347) cuando escribía:

La no-homogeneidad del morfoespacio parece tan obviamente intrínseca a la naturaleza (los leones cerca de los tigres, con un gran salto que separa a todos los gatos de los perros y los lobos), que raramente consideramos los problemas que eso plantea. Una vez que la evolución deviene paradigmática, la herencia y la filiación se erigen en la razón más obvia para ordenar las semejanzas reflejadas en nuestras jerarquías taxonómicas. Pero la simple filiación no resuelve todos los problemas suscitados por esos agrupamientos discretos que se dan en el espacio fenotípico; todavía nos queda preguntarnos por qué algunas formas *atraen* esas concentraciones de diversidad, y por qué existen esos grandes espacios vacíos en algunas regiones, concebibles y no obviamente disfuncionales, del morfoespacio potencial.

Si ese *morfoespacio* estuviese regular u homogéneamente ocupado, tanto por los seres actuales como por los extintos, no habría nada de

particular a ser explicado: allí estaríamos, definitivamente, ante el *estado de fuerza cero* de esa teoría que los cultores de la *Evo-Devo* están articulando. Pero, en la medida en que ese *morfoespacio* se encuentre irregularmente ocupado, con zonas densamente pobladas separadas por grandes intervalos vacíos y siempre inexplorados, entonces habrá que invocar a los *constraints* y a los *drives* desenvolvimientales como las causas o fuerzas de ese *desvío del orden natural*. Y esto es algo que la *teoría de la selección natural* nunca podría hacer. Esta última sólo puede, sólo pretende, explicar por qué dadas dos o más formas alternativas de un carácter, dadas dos o más morfologías efectivas, una de ellas, en cierto contexto específico, fue *retenida* en detrimento de las otras (cf. Arthur, 2001, p.274). Pero, si lo que se trata es de explicar no ya la retención de una alternativa, sino la ausencia o la insistencia de algunas de ellas, entonces la *Teoría de Selección Natural* no tiene nada para hacer; y allí en donde empieza la tarea de la *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta*l (cf. Schlosser, 2007, p.114).

Creo, sin embargo, que se puede decir algo más: explicar la ocupación sesgada o irregular del morfoespacio es explicar lo que Gould describe como una suerte de concentración de formas en diferentes regiones de dicho espacio; y esas regiones densamente pobladas también pueden ser descriptas como regiones de semejanzas: las formas que a ellas adscribimos comparten ciertas regularidades o constancias morfológicas. Por eso, decir que en *Evo-Devo* se pretende explicar ese sesgo en la ocupación del morfoespacio es lo mismo que confirmar que lo que lo que en ella importa es la *unidad de tipo*. Explicar por qué ciertas zonas del morfoespacio son más densas que otras es explicar por que las formas que las ocupan no pueden dejar de compartir ciertos caracteres homólogos más o menos evidentes.

Puede afirmarse, por eso, que mientras la *Teoría de la Selección Natural* se centra en la explicación de las diferencias por referencia a las *condiciones de existencia*, esa nueva teoría que está siendo articulada en la *Biología Evolucionaria Desenvolvimienta*l se centra en la explicación de la *unidad de tipo*. Lo que allí quiere explicarse no es que existan tantos diseños diferentes de pinzón; sino más bien el hecho de que estos, no obstante las particularidades de sus condiciones de vida, mantengan ese mismo plan de organización corporal que también han preservado seres

sometidos a *condiciones de existencia* tan disímiles como los fiandúes y los pingüinos.

Referencias

- AGUSTÍ, Jordi. *Fósiles, Genes y Teorías*. Barcelona: Tusquets, 2003.
- ALBERCH, Pere. "Ontogenesis and Morphological Diversification", *American Zoologist*, 20, p.653-667, 1980.
- ALBERCH, Pere. "The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution". *Geobios*, mémoire spécial 12, p.21-57, 1989.
- AMUNDSON, Ron. *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- ARTHUR, Wallace. *The origin of animal body plans*, Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
- ARTHUR, Wallace. "Developmental drive: an important determinant of the direction of phenotypic evolution". *Evolution & Development*, 3, 4, p.271-278, 2001.
- ARTHUR, Wallace. *Biased Embryos and Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press, 2004a.
- ARTHUR, Wallace. "The effect of development on the direction of evolution: toward a twenty-century consensus". *Evolution & Development*, 6, 4, p.282-288, 2004b.
- AZKONOBETA, Tomás. *Evolución, desarrollo y (auto)organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la Evo-Devo*. San Sebastián: Universidad del País Vasco [Tesis Doctoral], 2005.
- CAPONI, Gustavo. "La navaja de Darwin". *Ludus Vitalis*, 12, 22, p.9-38, 2004.
- CAPONI, Gustavo. "O Princípio de Hardy-Weinberg como ideal de ordem natural da Biologia Evolutiva". In: REGNER, Anna & ROHDEN, Luiz (Ed.). *A filosofia e a ciência redesenham horizontes*. São Leopoldo: UNISINOS, 2005. p. 225-235.
- CAPONI, Gustavo. "La Filosofía de la Biología y el futuro de la Biología Evolucionaria". *Ludus Vitalis*, 15, 28, p.199-202, 2007.
- CAPONI, Gustavo. *Georges Cuvier, un fisiólogo de museo*. México: UNAM, 2008a.

- CAPONI, Gustavo. "Selección interna: el control de la filogenia por la ontogenia en una perspectiva variacional". *THEORIA*, 62, p.195-218, 2008b.
- COLLINGWOOD, Robin. *An essay on metaphysics*. Oxford: Oxford University Press, 1940.
- CUVIER, Georges. *Leçons d'anatomie comparée*, Tome Premier. Paris: Badouin, 1805.
- DARWIN, Charles. *On the origin of species*. London: Murray, 1859.
- DAWKINS, Richard. *Climbing Mount Improbable*. London: Penguin, 1996.
- DENNETT, Daniel. *Darwin's dangerous idea*. London: Penguin, 1995.
- GOODWIN, Brian. *Las manchas del leopardo*. Tusquets: Barcelona, 1998.
- GOULD, Stephen. "The disparity of the Burgess Shale arthropod fauna and the limits to cladistic analysis: why we must strive to quantify morphospace". *Paleobiology*, 17, p.411-423, 1991.
- GOULD, Stephen. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge: Harvard University Press, 2002.
- HALL, Brian. *Evolutionary Developmental Biology*. London: Chapman & Hall, 1992.
- HAMBURGER, Viktor. "Embryology and the Modern Synthesis in Evolutionary Theory". In: MAYR, Ernst & PROVINE, William (Ed.). *The evolutionary synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 1980. p.97-111.
- LAUBICHLER, Manfred. "Evolutionary Developmental Biology". In: HULL, David & RUSE, Michael (Ed.). *The Cambridge companion to the Philosophy of Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. p.342-360.
- LAUBICHLER, Manfred. "Form and function in *Evo-Devo*: historical and conceptual reflections". In: LAUBICHLER, Manfred & MAIENSCHIEIN, Jane (Ed.). *Form and function in developmental evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. p.10-46.
- LAUBICHLER, Manfred. "Evolutionary Developmental Biology offers a significant challenge to the Neo-Darwinian paradigm". In: AYALA, Francisco & ARP, Robert (Ed.). *Contemporary debates in Philosophy of Biology*. Malden: Wiley-Blackwell, 2010. p.199-212.

- MARTÍNEZ, Maximiliano. *Selección natural y constreñimientos del desarrollo. Tomando en serio a la causalidad descendente*. Bogotá, Universidad Nacional de Colombia [tesis doctoral], 2008.
- MAYNARD SMITH, John // BURIAN, Richard // KAUFFMAN, Stuart // ALBERCH, Pere // CAMPBELL, Brian // GOODWIN, Brian // LANDE, Robert // RAUP, David // WOLPERT, Larry. "Developmental Constraints and Evolution", *The Quarterly Review of Biology*, 60, 3, p.225-287, 1985.
- MINELLI, Alessandro. *Forms of becoming: the Evolutionary Biology of Development*. Princeton: Princeton University Press, 2009.
- MINELLI, Alessandro. "Evolutionary Developmental Biology does not offer a significant challenge to the Neo-Darwinian paradigm". In: AYALA, Francisco & ARP, Robert (Ed.). *Contemporary debates in Philosophy of Biology*. Malden: Wiley-Blackwell, 2010. p.213-226.
- MÜLLER, Gerd. "Evo-Devo as a discipline". In: MINELLI, Alessandro & FUSCO, Giuseppe (Ed.). *Evolving pathways: key themes in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. p.5-30.
- RAFF, Rudolf. *The shape of life: genes, development and the evolution of animal form*. Chicago: The University of Chicago Press, 1996.
- SANSOM, Roger. "The nature of developmental constraints and the difference-maker argument for externalism". *Biology & Philosophy*, 24, p.441-459, 2009.
- SCHLOSSER, Gerhard. "Functional and developmental constraints on Life-Cycle evolution: attempt on the architecture of constraint". In: SANSOM, Roger & BRANDON, Robert (Ed.). *Integrating evolution and development*. Cambridge: MIT Press, 2007. p.113-172.
- STERELNY, Kim. "Development, Evolution, and Adaptation". *Philosophy of Science*, 67, Proceedings, Part II, S369-S387, 2000.
- STERELNY, Kim. & GRIFFITHS, Paul. *Sex and Death*, Chicago: The Chicago University Press, 1999.
- TOULMIN, Stephen. *Foresight and Understanding*. Indianapolis: Indiana University Press, 1961.
- WAGNER, Günter. "How wide and how deep is the divide between population genetics and developmental evolution?". *Biology & Philosophy*, 22, p.145-153, 2007.

WEBSTER, Gerry. "The problem of form". In: WEBSTER, Gerry & GOODWIN, Brian (1996). *Form and Transformation*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. p.3-125.

WEST-EBERHARD, Mary. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003.

WHYTE, Lancelot. *Internal factors in evolution*. New York: Braziller, 1965.