
EL SEGUNDO PILAR
LA BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA
DESENVOLVIMIENTAL Y EL SURGIMIENTO
DE UNA TEORÍA COMPLEMENTARIA
A LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN NATURAL

GUSTAVO CAPONI

ABSTRACT. The *Developmental Evolutionary Biology* and the *Theory of Natural Selection* obey different ideals of natural order that allows us to consider them as two different and autonomous, but not contradictory, theories. The *Hardy-Weinberg Equilibrium* can be considered as a particular formulation of the *Theory of Natural Selection's ideal of natural order*. The postulation of a virtual morphospace, regularly and homogeneously occupied, could define the *Developmental Evolutionary Biology's ideal of natural order*. That is why, such as the *Theory of Natural Selection* provides the resources to explain the detours that happen in relation to this force zero state defined by the *Principle of Hardy-Weinberg*, the *Developmental Evolutionary Biology* tries to establish the factors that, independently of natural selection, explain a biased occupation of the morphospace.

KEY WORDS. Developmental evolutionary biology, theory of natural selection, ideals of natural order, morphospace, developmental drive.

PRESENTACIÓN

Según la imagen que Wallace Arthur (2004a, p. 72) propuso en *Biased Embryos and Evolution*, los desarrollos de la *biología evolucionaria desenvolvimental*, también conocida como *evo-devo*, estarían llamados a completar la estructura seriamente desbalanceada [*lopsided*] de la *nueva síntesis*. Al considerar a la selección natural como único motor, o como la principal guía, de los fenómenos evolutivos, los teóricos del *darwinismo neosintético* habrían descuidado, o ignorado por completo, ese otro factor que Arthur (2001, p. 271; 2004a, p. 11; 2004b, p. 283) llama "sesgo desenvolvimental" [*developmental bias*]; esto es, el conjunto de limitaciones [*constraints*] y de direccionamientos [*drives*] que los propios procesos ontogenéticos pueden

Departamento de Filosofia, Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil.
caponi@cfh.ufsc.br

imponerle a los fenómenos evolutivos. Lo que la *biología evolucionaria desenvolvimienta* vendría a hacer sería simplemente mostrarnos y explicarnos la naturaleza y los efectos de ese conjunto de fuerzas o coerciones ontogenéticas que, concomitantemente con *factores evolutivos clásicos* como *presiones selectivas, migraciones, aislamiento y deriva genética*, también pautan y definen las sendas de la evolución.

Para Arthur (2004a, p. 72), en efecto, la principal tarea de la *biología evolucionaria* del siglo veintiuno puede representarse como el final de un gran arco, cuyo primer pilar habría sido edificado por los arquitectos de la *nueva síntesis* y cuyo segundo pilar, aun habiendo sido entrevisto por Darwin (1859, p.143), sólo habría comenzado a construirse en las últimas décadas del siglo pasado cuando, autores como Gould (1977), Hall (1992), Raff (1996), y el propio Arthur (1997), cimentaron las bases de la *biología evolucionaria desenvolvimienta*. Con todo, pese a su tono conciliador y constructivo, y de dejar totalmente claro que estos nuevos desarrollos teóricos y empíricos no pretenden echar por tierra los logros de la *nueva síntesis*, sino complementarlos o completarlos, la imagen de Arthur podría llegar a ser tachada de excesivamente pretenciosa; podría ser acusada de estar dando una importancia exagerada a las investigaciones que él, y los otros cultores de la *evo-devo*, vienen realizando.

Es que aun sin negar el valor y la pertinencia de esos trabajos, un defensor de la ortodoxia *neosintética* podría todavía argumentar que la *biología evolucionaria* está construida sobre un único pilar, o sobre un único núcleo duro, que es la *teoría de la selección natural*, y que la *biología evolucionaria desenvolvimienta* no sería más que un desarrollo, muy importante quizás, de lo que Lakatos (1983, p. 68) llamaría el *cinturón protector del programa neodarwinista*. El *sesgo desenvolvimienta*, en este sentido, podría venir a agregarse a ese elenco ya reconocido de factores evolutivos secundarios entre los que la *deriva genética* juega un rol destacado. Tal como lo fue Darwin, se dirá, la *nueva síntesis* también es pluralista, y reconocida la primacía de la selección natural, no existen en ella objeciones de principio que impidan admitir otros factores capaces de incidir en la senda de la evolución (cf. Ruse 2006, p. 134 y ss.).

Pienso, sin embargo, que este modo de ver las cosas minimiza demasiado rápidamente la novedad teórica implicada en la *biología evolucionaria desenvolvimienta*. Sin llegar a implicar nada semejante a una *revolución kuhniiana*, el surgimiento de la *evo-devo* está promoviendo una reestructuración de la *biología evolucionaria* que tampoco puede reducirse a un cambio dentro del *cinturón protector* de la *teoría de la selección natural*. Esta descripción tal vez quepa para todos los desarrollos de la *nueva síntesis*; inclusive aquellos más heterodoxos como el *modelo de los equilibrios puntuados* de Eldredge y Gould (1972). Sin embargo, en el caso de la *biología evolucionaria desenvolvimienta* estamos ante una situación hasta ahora inédita: la postu-

lación de ese *sesgo desenvolvimental* constituye algo más que la formulación de una *hipótesis auxiliar* subalterna a la *teoría de la selección natural*. Esto, claro, no es ni evidente, ni muy fácil de mostrar, pero creo que hay razones para pensar que estamos ante la invención de una nueva teoría que, sin ser contraria o incompatible con la *teoría de la selección natural*, tampoco es su mera auxiliar.

La dificultad está en el hecho de que esta nueva teoría, como ocurre en general con las teorías biológicas y como ocurrió inicialmente con la propia *teoría de la selección natural*, carece todavía de una formulación totalmente explícita y sistemática. Ella está, por el contrario, diseminada y tácitamente supuesta en los desarrollos empíricos y conceptuales de la *evo-devo*. Si prestamos atención a los problemas que esos desarrollos pretenden resolver. Podremos ver que se trata de problemas que pueden ser planteados, y resueltos, con relativa independencia de la propia *teoría de la selección natural*: problemas que, por decirlo de otro modo, responden a preguntas que esta última teoría no sólo no procura ni precisa responder, sino que además tampoco permite plantear, y esa diferencia de objetivos explicativo, según espero poder mostrar aquí, no es una simple diferencia pragmática, no es una simple diferencia de intereses. Ésta obedece al hecho de que la *biología evolucionaria desenvolvimental* responde a lo que, siguiendo a Stephen Toulmin (1961, p. 44 y ss.), caracterizaré como un *ideal de orden natural* diferente de aquel presupuesto por la *teoría de la selección natural*.

Para Toulmin (1961, p. 45), conforme lo explicaré a continuación, los *ideales de orden natural* son presupuestos que, para una teoría particular, definen lo que es el caso cuando nada ocurre y así establecen el horizonte de permanencia sobre el cual irrumpen los hechos a ser explicados por dicha teoría. Un *ideal de orden natural*, podríamos decir, define el estado o el devenir de las cosas que, dada una determinada teoría, se considera obvio, necesario, *natural*, de por sí comprensible, y por eso carente de toda necesidad de explicación. Es precisamente el desvío o la ruptura de ese orden lo que aparecerá como merecedor de las explicaciones que, a partir de esa teoría, se puedan llegar a formular. Pienso por eso que la individualización de un *ideal de orden natural* puede constituir un buen recurso para establecer la existencia y los perfiles más generales de una teoría, aun cuando ésta no haya sido todavía plenamente articulada y explícitamente formulada por aquellos que en los hechos la están aplicando.

Es decir: una teoría puede ser identificada y reconstruida partiendo de una correcta elucidación del *ideal de orden natural* que le da sentido; eso es lo que aquí intentaré hacer con ese *segundo pilar*, esa segunda teoría, la *biología evolucionaria* que está siendo edificado por los cultores de la *evo-devo*. Por eso, después de identificar cuál es el *ideal de orden natural* al que responde la *teoría de la selección natural*, procuraré mostrar cuál sería ese otro *ideal de orden natural* al que obedecerían las indagaciones impulsadas

en la *biología evolucionaria desenvolvimental*. Para conseguir lo primero me remitiré, sobre todo, a la genética de poblaciones y al *principio de Hardy-Weinberg*; después, para conseguir lo segundo me referiré a la contraposición entre un *morfoespacio* virtual regularmente ocupado, y un *morfoespacio* efectivo, que sería un recorte sesgado y parcial del primero, a la que, entre otros, apelaron Stephen Jay Gould (1991 pp. 412-413; 2002, pp. 347-348) y Wallace Arthur (1997, pp. 247-248; 2001, pp. 274-271) para explicar la idea de *constreñimiento* o *sesgo desenvolvimental*.

Mi tesis es que, así como el *equilibrio de Hardy-Weinberg* puede considerarse como una formulación particular del *ideal de orden natural* de la *teoría de la selección natural*, la postulación de ese *morfoespacio* virtual regularmente ocupado definiría el *ideal de orden natural* de la *biología evolucionaria desenvolvimental*; por eso, del mismo modo en que la *teoría de la selección natural* nos provee los recursos para explicar los desvíos que ocurren con relación a ese estado de *fuerza cero* definido por el *principio de Hardy-Weinberg*, la *biología evolucionaria desenvolvimental* nos pretende dar a conocer los factores que, con independencia de la selección natural, nos explican esa *ocupación sesgada* del *morfoespacio* de las que no da testimonio la filogenia.

EL IDEAL DARWINIANO DE ORDEN NATURAL¹

Un hecho es siempre una diferencia que se recorta en un horizonte de permanencia: un hecho es lo diferente que irrumpe en el horizonte de lo mismo. Por eso, para que esa diferencia pueda ser constatada y registrada como tal, ese horizonte de permanencia debe estar predefinido; eso es lo que hacen esos principios que Stephen Toulmin (1961, pp. 44-46) llamó *ideales de orden natural*. Sólidamente afincado en la región de lo no discutido, pero no siempre en la de lo implícito, un *ideal de orden natural* define, como acabo de decir, un *orden ideal* de cosas que, dada una determinada teoría, se considera *de suyo* esperable y que, por eso, no requiere de ninguna explicación en particular. Justamente es por eso que estos principios definen qué es lo que, para esa teoría, constituirá un hecho *relevante* y digno de explicación: dado y asumido un cierto *ideal de orden natural*, lo que debe ser explicado es, en efecto, cualquier desvío de ese *estado u orden ideal*.

Así, como ejemplo paradigmático de *ideal del orden natural*, 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, en efecto, que la permanencia de un cuerpo en cualquiera de esos dos estados es lo esperable, lo *normal*, lo *natural*. Lo que debe ser explicado, por lo tanto, es la salida del reposo o la salida del movimiento rectilíneo uniforme; y toda la física newtoniana nos ofrece el

modo de explicar y calcular los desvíos de ese estado en virtud de ciertas fuerzas y principios adicionales como, por ejemplo, la ley de gravitación.

Desde su aparente trivialidad, el *principio de inercia* 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 ese cuerpo 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, o eventualmente ampliarse o modificarse, para así poder construir esas explicaciones y previsiones.

Por eso, si es cierto que toda teoría supone un *ideal de orden natural*, cabrá también que nos preguntemos por cuál es aquel sobre el que se funda la *teoría de la selección natural*. La pregunta a ser formulada, en este caso, sería la siguiente: *¿Qué es un fenómeno evolutivo para la teoría de la selección natural?*, es decir, *¿qué es lo que desde su punto de vista merece explicación?*, *¿sobre qué horizonte de permanencia se recortan los hechos que la teoría de la selección natural va a explicar?* En una primera aproximación a nuestra respuesta podemos decir que, para la *teoría de la selección natural*, lo que debe ser explicado, y justificado es siempre la variedad de las formas biológicas, es decir, son las diferencias entre los seres vivos las que deben ser explicadas como aquello que, en principio, no teníamos por qué esperar. 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 común y, por eso, lo que ella procura explicar es cada alejamiento de esta forma ancestral.

En el cuadro de la naturaleza pintado por el darwinismo ortodoxo, *entia non sunt multiplicanda praeter necessitatem*, y es en ese sentido que podemos hablar de un *principio de parsimonia* ontológica que funcionaría como *ideal de orden natural* de la perspectiva darwiniana. El mundo darwiniano, lejos de ser pleno, es un mundo *austero, parsimonioso*; en él, por lo general, *lo posible* sólo se realiza si ello implica alguna ventaja. Para el darwinismo ortodoxo, en efecto, no hay diferencia que no tenga una *razón de ser*; y es la *teoría de la selección natural* la que nos enseña a reconstruir, para cada caso particular, ese balance entre ganancias y pérdidas que se constituye en la razón de ser de todas las diferencias. Para cada alejamiento de la forma ancestral, según rezan las versiones más extremas del darwinismo, debe haber alguna explicación que nos muestre que esa diferencia responde, en última instancia, a una exigencia de la selección natural; así, en una primera pero no del todo exacta aproximación, podríamos decir que,

desde la perspectiva darwiniana clásica, si las formas no se diversificasen, nada ocurriría y nada debería ser explicado.

Dicho de otro modo, 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?, ¿por qué todos esos diseños diferentes de pico de pinzón y no más bien un único diseño?* Subrayo, sin embargo, que esto es sólo una primera aproximación a la cuestión. Si queremos buscar una formulación realmente clara y explícita de ese *ideal darwiniano de orden natural*, si queremos encontrar una formulación del mismo que se preste a un análisis filosófico preciso como aquel que posibilita el *principio de inercia* en el caso de la física clásica, debemos remitirnos a la disciplina piloto del neodarwinismo: la *genética de poblaciones*.

EL EQUILIBRIO DE HARDY-WEINBERG ²

El *ideal de orden natural* de la *teoría de la selección natural* aparece enunciado bajo la forma del conocido *principio de Hardy-Weinberg*. Según el mismo, si en una población perfectamente aislada e infinitamente grande, se hallan presentes dos, o más, formas alternativas e igualmente viables de un gen en una proporción definida, y esa población es de una especie de reproducción asexuada o, no siendo este el caso, existe cruzamiento al azar; entonces, en ausencia de mutación, las proporciones originales de esas formas alternativas de un gen se mantendrán constantes en todas las generaciones siguientes (cfr. Dodson 1963, p. 310; Dobzhansky, et al. 1980, p. 101; David & Samadi 2000, p. 26). Se trata, claro, de una situación que no puede darse en la naturaleza; las poblaciones infinitas no existen, y las otras condiciones, sin ser imposibles, son por lo menos bastante improbables (David & Samadi 2000, p. 26).

Cada una de esas condiciones, sin embargo, tiene un sentido: excluir, para así identificar, un tipo posible de causa del cambio evolutivo. El carácter infinito de la población excluye la deriva genética y su aislamiento excluye la incidencia de las migraciones. La idéntica viabilidad de cada forma alternativa del gen en cuestión excluye la selección natural y el cruzamiento al azar excluye la selección sexual. Por fin, la ausencia de mutaciones excluye la última posibilidad de cambio que restaba. Así visto, el *principio de Hardy-Weinberg* sólo parece decir que, en ausencia de mutación, de deriva genética, de migración, y de selección sexual y natural, la proporción de dos genes alelos al interior de esa población se mantendrá estable. Esto, además de darnos una enumeración de las causas del cambio evolutivo (David & Samadi 2000, p. 26), también nos permite definir ese

cambio como una alteración en la frecuencia de genes alternativos para un mismo *locus* (David & Samadi 2000, p. 25).

El *principio de Hardy-Weinberg*, como dice Michael Ruse (1979, p. 45), “es presentado a menudo como si fuera poco más que una trivialidad”, según la cual, “si no ocurre nada que perturbe a una población, entonces todo (quiere decir, la razón de los genes) permanecerá igual”. Como sea, Ruse (1989, p. 30) también nos dice, su trivialidad no es mayor que la del *principio de inercia*, y su importancia en la genética de poblaciones, y en la formulación de la *biología evolucionaria* a la que aquella da lugar, no es menor a la que el *principio de inercia* tiene para la mecánica. Ambos principios, lo ha observado Elliott Sober (1984, p. 32 y p. 158), establecen sendos *estados de fuerza cero* que definen qué es *lo que pasa cuando no pasa nada*; y, a partir de ahí, ambos permiten también definir el elenco de fuerzas o factores que deberán intervenir para que algo ocurra. Es decir, el elenco de fuerzas que podrán explicar cualquier desvío de esos estados ideales que ambos principios definen. En el caso de la mecánica ese desvío será un cambio de aceleración explicado por la aplicación de una fuerza; y en el caso de los fenómenos evolutivos ese desvío será siempre la alteración de la frecuencia relativa de un par de genes alelos producida por mutación, por deriva génica, por migración, o por selección natural.

Pero cuidado. Para comprender cabalmente la naturaleza del *equilibrio de Hardy-Weinberg* siempre debemos tener presente que los *ideales de orden natural* no aluden a nada que pueda darse en la experiencia. Los *ideales de orden natural* son condición de posibilidad de esa experiencia y no descripciones de hechos que efectivamente ocurran. Todo lo que en esa experiencia se dé no podrá ser otra cosa que un desvío del *estado ideal* que esos principios postulan. Por eso no debe sorprendernos la inverosímil posibilidad, la definitiva imposibilidad, de una población infinita no sometida ni a mutaciones, ni a migraciones, ni a deriva genética, ni a presiones selectivas de ninguna naturaleza, que es postulada por el *principio de Hardy-Weinberg*. Como Koyré (1980, p. 195) decía del *principio de inercia*, nosotros también podemos decir que el *principio de Hardy-Weinberg* nos permite “explicar lo que es a partir de lo que no es, de lo que no es nunca. E incluso a partir de lo que *no puede nunca ser*”. Como si dijésemos: lo real es un desvío de lo imposible.

Los estados de equilibrio que eventualmente puedan encontrarse en la naturaleza no podrán ser nunca explicados por la *ley de Hardy-Weinberg*. Esos equilibrios realmente existentes sólo podrán ser explicados como resultantes de fuerzas de cambio que se neutralizan mutuamente (cfr. Sober 1984, pp. 34-35). No obstante, cada una de esas fuerzas será definida por contraste con el propio *equilibrio de Hardy-Weinberg*. Del mismo modo en que el *principio de inercia* no alude a una *fuerza inercial* sino a la ausencia de fuerzas, la *ley de Hardy-Weinberg* no alude a una propensión al equilibrio

que se resistiría al cambio; por eso, no podemos citarla como explicación de ningún estado de equilibrio que efectivamente se verifique en la naturaleza. Si no fuese así, estos principios dejarían de ser *ideales de orden natural* y se transformarían en meras leyes del acaecer.

La *permanencia de la forma ancestral* y el *equilibrio de Hardy-Weinberg* no pueden darse de por sí en la naturaleza: la estabilidad que efectivamente se puede registrar en algunas formas vivas no es producto de una inexistente propensión al no cambio de la materia orgánica; ella sólo puede ser el producto de fuerzas evolutivas que se neutralizaron las unas a las otras. Aunque los celacantos permanecieron sin mayores cambios a lo largo de millones de años, eso no implica que la selección natural no actuó sobre ellos; en realidad, fue la propia selección natural la que los mantuvo estables neutralizando el permanente surgimiento de variaciones y procesos de deriva genética que nunca dejaron de afectar a las poblaciones de estos *fósiles vivientes*.

Es por eso que si en la realidad las formas permanecen, no por eso estaremos eximidos de mayores explicaciones: eso era lo que cabía esperar si nada ocurría, pero como no puede darse que *nada ocurra*, es menester saber cómo fue que se dieron las cosas para que el resultado fuese esa permanencia de las formas o de las frecuencias de los genes (Sober 1984, p. 34). Si hay permanencia efectiva de las formas o si hay equilibrio real de las frecuencias de genes, estos hechos sólo podrán explicarse como la resultante de otros hechos entendidos, a su vez y en última instancia, como alteraciones o perturbaciones de esos estados ideales, *permanencia de las formas* o de *equilibrio de las frecuencias de genes* que llamamos *ideales de orden natural*.

Así, dada una población en la cual, en un momento dado, para cada ocho mariposas blancas encontramos dos negras, la selección natural, y los otros posibles factores de cambio evolutivo, podrán producir dos escenarios posibles. En uno, ellos alterarán la frecuencia inicial de estas alternativas: podrán reducir aún más la proporción de las negras o podrán incrementarla. En otro escenario, mientras tanto, esos factores podrán conjugarse de una forma tal que el resultado sea la estabilidad de esa frecuencia relativa de una y otra alternativa, y ahí tendremos una situación muy común en la naturaleza. Esa estabilidad, con todo, no es un simple corolario del *principio de Hardy-Weinberg*; es un efecto, un hecho, explicado por la mutua neutralización de las propias fuerzas de cambio que actúan en la naturaleza; una migración, para dar un ejemplo, puede neutralizar el efecto de la selección natural, y ésta, para dar otro ejemplo, puede también neutralizar los efectos de la propia variación. En ambos casos los factores de cambio que entran en conflicto y cuyos efectos se neutralizan, son entendidos como fuerzas que tienden a desequilibrar una proporción inicial entre alelos.

NATURALEZA Y CONDICIÓN DE POSIBILIDAD
DE UN HECHO EVOLUTIVO

En lo que atañe al *análisis filosófico*, el mayor servicio que nos presta el *principio de Hardy-Weinberg* es el de permitirnos definir con claridad qué es lo que constituye un fenómeno evolutivo y cuáles son las condiciones generales que deben cumplirse para que pueda ocurrir. Así, en lo atinente a la primera cuestión, y en una primera aproximación, podría simplemente decirse que, definido en los términos de la *genética de poblaciones*, un hecho evolutivo es siempre una alteración en la frecuencia relativa de dos genes alelos. Sin embargo, dado que también debemos contemplar la posibilidad de que, en una población real, esa frecuencia se mantenga estable por la mutua neutralización de las fuerzas evolutivas, es mejor decir que, para la *genética de poblaciones*, un hecho evolutivo no es otra cosa que la frecuencia relativa de dos alelos al interior de una *población real*, es decir, al interior de una población que no satisface las condiciones ideales enunciadas en el *principio de Hardy-Weinberg*. Bajo ese mismo punto de vista, cabe afirmar que la condición de posibilidad de ese hecho es la existencia de por lo menos dos alelos posibles para un mismo *locus*.

Esa misma idea puede generalizarse y proyectarse más allá del dominio de la *genética de poblaciones*. Cabe decir, en efecto, que definido en su forma más general, un hecho evolutivo es siempre la frecuencia relativa de dos, o más, formas o variantes alternativas al interior de una población, y bajo ese mismo punto de vista, se puede también afirmar que la condición de posibilidad de ese hecho es la existencia de por lo menos dos o más formas alternativas para algún rasgo morfológico, funcional o comportamental. Dándose siempre por supuesto, claro, que esas variaciones son hereditariamente transmisibles.

Así, si para simplificar nuestro análisis hacemos abstracción de esas otras fuerzas del cambio evolutivo que son la deriva genética, la mutación y la migración, y sólo pensamos en la selección natural, es obvio que para que ésta pueda ser citada como factor de cambio o como factor de estabilidad, debe cumplirse la condición de que existan alternativas sobre las que ella pueda operar (cf. Sober 1984, p. 235; Dawkins 1996, p. 181; Arthur 2006, p. 126). “Es claro —como dijo alguna vez Haldane (1947, p. 37)— que la selección natural sólo actúa cuando halla variantes que lo permitan”. Dicho ahora de un modo más general, para que una fuerza del cambio evolutivo pueda operar deben existir variaciones de un rasgo o característica cuyas frecuencias relativas puedan ser alteradas o preservadas, y esto vale tanto para la selección natural como para las otras posibles fuerzas evolutivas con excepción, claro, de la propia mutación.

Pensemos ahora en una situación no contemplada en el caso anterior. Pensemos en el caso de una característica cuya frecuencia al interior de una especie, o grupo de especies, se mantiene siempre invariante, es decir,

nunca surge, en ninguna generación, cualquier mínimo desvío en relación a ella. Tal el caso, por ejemplo, del número de segmentos de los ciempiés: el mismo puede de variar de 15 a 191 según las diferentes especies, pero siempre será un número impar; no existen ciempiés adultos con un número par de segmentos (Arthur 2001, p. 274 y 2006, p. 131). Por eso, en lo que atañe a la preservación de esa constancia *pitagórica*, la selección no tiene nada que hacer: no hay alternativas cuya frecuencia alterar o mantener. Tal vez ella estuvo involucrada en el proceso que llevó a esa situación: podría ser un caso de lo que Waddington llamó *selección natural canalizadora* (cfr. Maynard Smith, et al. 1985, p. 270). De todos modos, sea cual sea la causa de ese estado de cosas, lo cierto es una vez llegado a ese punto, para esa constancia morfológica no hay proceso selectivo posible, a no ser, claro, que por mutación se cree una variante monstruosa de ciempiés con un número par de segmentos. Pero mientras eso no ocurra, lo cierto es que para esa característica específica ya no hay materia prima de variación sobre la cual la selección pueda actuar, y por lo tanto, no hay fenómeno evolutivo a explicar.

“Los rasgos invariantes —lo dice Amundson (2001, p. 318) con toda claridad— pueden haber variado en el pasado, y tal vez varíen en el futuro. Pero para la dinámica poblacional actual ellos son sólo *condiciones antecedentes*[...]. Los rasgos invariantes son la tela sobre la cual es pintado el cuadro de la evolución adaptativa. Claro que esa tela va cambiando conforme los rasgos devienen fijos o comienzan a variar. Pero la acción explicativa siempre tiene lugar en la zona de variación”. Si no hay forma alternativa para un rasgo, entonces su permanencia no tiene por qué ser explicada. Una vez instalada, se dirá, la permanencia de esa constancia morfológica no precisa de ninguna explicación, porque allí no puede ocurrir ningún cambio; no hay alternativas cuya frecuencia relativa debamos explicar y, en ese sentido, no hay fenómeno evolutivo posible.

Lo que hay es sólo un fenómeno hereditario: un asunto para la teoría que explique la transmisión de las características orgánicas de padres para hijos, pero no se trata de nada que represente un fenómeno a ser explicado por las fuerzas de cambio previstas por la propia *teoría de la selección natural*. Esto puede parecer extraño, pero es lo que se desprende de considerar al fenómeno evolutivo como alteración o preservación de las frecuencias relativas de formas alternativas al interior de una población, y es por eso que para el darwinismo la variabilidad de todas las poblaciones es un presupuesto central, un dato poblacional primitivo. Sin esa variabilidad, sin esa oferta de alternativas, no hay fenómeno evolutivo posible, y esto es lo mismo que repetir aquello sobre lo cual Darwin (1859, p. 127) y Wallace (1891, p. 158) tanto insistieron: la variación es condición de la evolución (Sterelny 2000, S373; Arthur 2006, p. 127).

Para decirlo de otro modo: No habiendo alelos cuya eficacia biológica pueda cambiar, no hay alteración o constancia posible de sus frecuencias relativas que merezca explicación. Un rasgo que no varía no puede evolucionar porque la evolución no es otra cosa que la preservación o alteración de la proporción de las variantes de un rasgo al interior de una población. Ahí ni siquiera la estabilidad de la población merece ser explicada porque no habría ningún cambio que pudiese ocurrir, y es por eso que puede decirse que, en ese caso, no se cumplen las condiciones de posibilidad del fenómeno evolutivo tan claramente explicitadas por el *principio de Hardy-Weinberg*. El *grado cero* del fenómeno evolutivo al que éste alude es un estado en donde ya existen variantes alternativas en una determinada proporción que podría ser alterada, y por eso tampoco puede confundirse esa ausencia de variantes con el efecto de la selección natural estabilizadora o con la mutua neutralización de diversas fuerzas de cambio.

UN POCO MÁS ALLÁ DE LA POBLACIÓN

Todo lo que acabamos de decir sobre la *naturaleza del hecho evolutivo* parece restringirse a lo que cabría considerar como su forma más elemental y fundamental: los procesos selectivos que ocurren al interior de una población. Sin embargo, estos fenómenos *microevolutivos*, al acumularse y concatenarse, también pueden producir efectos que exceden el dominio de una única población y que nos permiten explicar diferencias, *apomorfias*, pero también algunas semejanzas, las *homoplasias*, entre poblaciones y especies diferentes. Si analizamos esas explicaciones, veremos que ellas suponen ese mismo *ideal de orden natural* expresado en el *principio de Hardy-Weinberg*, aun cuando su formulación ya no sea la misma.

Pensemos, por ejemplo, en las membranas interdigitales de esa zarigüeya semiacuática, el *Chironectes minimus*, que en Brasil es conocida como *gambá-d'agua* (cf. Fernández, et al. 2007). Esta adaptación al nado constituye un rasgo *apomórfico* si comparado con la ausencia de esas membranas que encontramos en las otras especies del género. Especies entre las que, suponemos, también se encontraría el ancestro del *Chironectes minimus*. Ese mismo rasgo también constituye una *homoplasia*, si comparado con las membranas interdigitales de las nutrias. Sea en cuanto que *apomorfia* o en cuanto que *homoplasia*, ese rasgo podrá ser explicado apelando a la selección natural. En el primer caso, se tratará de la explicación de una diferencia; en el segundo se tratará de la explicación de una semejanza. Sin embargo, si analizamos más detenidamente la cuestión, veremos que la *explicación de la semejanza* se reduce a la *explicación de la diferencia*. En este ejemplo, como en cualquier otro ejemplo semejante, la *homoplasia* quedará *reducida* a una semejanza *accidental* producida por el proceso selectivo que generó la *apomorfia*.

Este último proceso ocurre con total independencia de que ocurra o no la *homoplasia*: las nutrias podrían no tener membranas interdigitales, o simplemente podrían no existir, pero aun así las presiones selectivas que afectaron al *gambá d'agua* producirían ese rasgo en él. Lo mismo podría decirse de las nutrias con relación a las zarigüeyas. Lo que en ellas produjo el rasgo en cuestión es un proceso, tal vez semejante, pero completamente distinto e independiente del proceso que lo produjo en el *gambá* acuático. Las convergencias evolutivas no son más que el *efecto de superficie* de procesos independientes de divergencia a partir de formas ancestrales diferentes, y lo que la *teoría de la selección natural* realmente explica son esos *procesos de divergencia*. Aquí, igual que en los casos en donde ninguna convergencia es verificada o conocida, la verdadera pregunta es: *¿Por qué la especie X tiene un rasgo ausente en su forma ancestral Y?*, y por eso se puede también decir que el *ideal de orden natural* que le da sentido a esta pregunta es esa presunción de *permanencia de las formas* al que aludimos antes. La pregunta clave siempre es: *¿Por qué la diferencia y no más bien la semejanza?*, *¿por qué el cambió y no la permanencia?*, o incluso, *¿por qué la apomorfia y no más bien la plesiomorfia?*

Análogamente a lo que ocurre en el caso de las explicaciones de la selección de variantes al interior de una población, en el caso de las diferencias existentes entre especies de un mismo género, la pregunta por la *razón de ser* de estas diferencias sólo se plantea porque se supone que ella podría no haber tenido lugar; manifiestamente, la morfología general de los miembros de la zarigüeya admite tanto la variante con membrana interdigitales como aquella que no las posee, y por eso es pertinente preguntarse por las causas de esa *innovación*. Si todas las zarigüeyas tuviesen esas membranas la pregunta por las membranas del *gambá d'agua* no tendría mayor sentido; ella debería ser sustituida por una pregunta relativa a por qué este género de marsupiales tienen ese rasgo cuando el mismo, supongamos, está ausente en los otros miembros de la familia. Esto nos remite a lo que caractericé como la condición de posibilidad de un *hecho evolutivo*: para que exista un *hecho evolutivo* a ser explicado, un rasgo debe presentarse como siendo una forma alternativa, como siendo una variante, de otro rasgo que suponemos presente o posible en nuestro *universo* o *clase* de referencia.

Claro que además de ese y otros rasgos que le son peculiares y que obedecen a su vida semiacuática, el *gambá d'agua* también presenta una estructura morfológica general que comparte con las otras zarigüeyas, y se dirá que, para esa semejanza, que ya no es una simple *homoplasia* y sí una genuina *homología*, el darwinismo también posee una explicación. En él la *unidad de tipo* se explica por *comunidad de descendencia* (Darwin 1859, p. 206); esto parece contradecir la idea de que la semejanza o la permanencia de las formas quedan fuera de la región de lo explicable por la *teoría de*

la selección natural. Para entender el carácter de esa apelación a la *comunidad de descendencia* como explicación de la *unidad de tipo*, se puede recordar lo que, como ya lo vimos, Amundson (2001, p. 318) decía sobre el lugar de los rasgos invariantes en las explicaciones sobre selección natural (Amundson 2005, p. 102).

En ellas, lo invariante, lo común, lo constante, aparece sólo como una *condición antecedente* de todo proceso evolutivo particular; un punto de partida que, semejante a las proporciones en las que se encuentran dos alelos al interior de una población, es también explicable como el saldo heredado, o el remanente, de procesos anteriores de selección. Como lo explicaba Darwin (1859, p. 206), la *unidad de tipo* se explica como “la herencia de adaptaciones anteriores”. Para él, en efecto, “la *unidad de tipo* es un mero efecto secundario de la modificación adaptativa. La selección natural produce esa modificación. La *unidad de tipo* no está causalmente involucrada en el proceso de cambio. Ella recibe una suerte de explicación por exclusión: la *unidad de tipo* es la suma total de los caracteres ancestrales que no fueron modificados por selección natural” y “esto retornará en el pensamiento neodarwiniano moderno” (Amundson 2005, p. 103). Es decir, tanto en Darwin como en el neodarwinismo, los rasgos homólogos no juegan un papel activo en la evolución (Amundson 2005, p. 8).

Ellos son, para retornar a la imagen de Amundson, la tela sobre la cual la selección pinta su cuadro y su permanencia se explica como la herencia, momentáneamente intocada, de procesos selectivos pasados. Por eso, si se insiste en procurar una explicación evolutiva para los mismos, será menester retrotraerse a un momento anterior en donde lo que después fue constante aun variaba y, así, su retención podrá tener una explicación por selección natural. O lo que es lo mismo, para que una estructura o un rasgo pueda ser considerado como un hecho evolutivo a ser explicado es menester que el mismo sea pensado como el resultado de una opción entre dos o más variantes alternativas. Pero esa variación, recordémoslo, no es el cambio evolutivo propiamente dicho, es sólo su condición de posibilidad. Esa variación es el presupuesto para poder explicar que haya existido un desvío con relación a la forma ancestral y es ese desvío del *orden natural* lo que constituye y define al hecho evolutivo.

EL SESGO DESENVOLVIMIENTAL
Y LAS NUEVAS PREGUNTAS DE LA EVO-DEVO

Si lo que no varía no evoluciona, el margen de variabilidad de cualquier estructura también define y limita su margen para evolucionar; del mismo modo, la mayor o menor estabilidad de ciertos rasgos también acabará ejerciendo un efecto en las sendas de la evolución. Aunque tal vez hoy ningún darwinista querría cuestionar esos hechos, lo cierto es que la *teoría*

de la selección natural los deja inevitablemente afuera de su órbita de interés. Ella explica por qué dadas ciertas alternativas de cambio, unas se impusieron y otras fueron relegadas, pero nada, o muy poco, nos dice sobre los factores que definieron dichas alternativas. La *selección natural canalizadora*, como ya dije, podría explicar que una variante de un rasgo se fije y se torne *universal* en una población, pero si fuese el caso, ella no podría explicarnos por qué en esa población no surgen formas mutantes de ese rasgo que se ofrezcan, de nuevo, al escrutinio de la *selección natural*. Siempre hay estructuras que *varían* (conste que digo *varían* y no *evolucionan*) más que otras, y la *teoría de la selección natural* no puede, ni pretende, explicarnos por qué. Aun cuando, insisto, esa variación sea una condición de la propia evolución.

Esta no es la única limitación que la *teoría de la selección natural* le impone a nuestro cuestionario sobre la evolución. Otro límite tiene que ver con la preservación de ciertas semejanzas. Pensemos, por ejemplo, en esas *homologías* que se preservan en clados evolutivamente tan distantes como los batracios y las aves. La organización fisiológica de los dos grupos es muy distinta, muchas opciones sobre formas alternativas de asegurar las funciones vitales más fundamentales los separan; sin embargo, ambos comparten un conjunto de homologías que la evolución ha dejado intocadas o que, tal vez, le resultaron intocables. Los dos grupos, no obstante todas las otras diferencias y las diversas presiones selectivas a las que las diferentes especies que los componen debieron responder, preservaron, *en toda la línea*, el esquema tetrápodo que heredaron de un ancestro común: Ninguna especie de batracio, ni ninguna especie de ave, ganó o perdió un par de miembros; y para comprender la evolución sería interesante saber por qué la pérdida o la adquisición de un par de miembros es más improbable que la reformulación de un sistema respiratorio.

El *darwinismo clásico* siempre nos llevó a preguntarnos por el por qué de la divergencia, pero también puede ser interesante que nos preguntemos por aquello que determina y establece el espacio de las divergencias posibles (cfr. Amundson 2001, p. 317). No se trata solamente de una interrogación por los factores que limitan el cambio, sino también de una pregunta por los factores que abren o crean nuevas alternativas de cambio. Se trata, en síntesis, de la pregunta por aquellos factores que determinan, obturando o abriendo, las trayectorias posibles de los fenómenos evolutivos. Muchos de esos factores tienen que ver con constricciones puramente físicas: lo biológicamente posible está siempre determinado antes por lo físicamente posible. Otras son constricciones de índole fisiológica que pueden recordarnos las *leyes de coexistencia de los órganos* postuladas por Cuvier (1805, pp. 57-58): hasta donde sabemos, la evolución nunca podría producir un animal de sangre caliente con respiración branquial.

Bien que estas constricciones son puramente negativas: nos informan sólo sobre lo que nunca podría ocurrir y nos dicen muy poco sobre las sendas posibles de la evolución. No parece ocurrir lo mismo con las *constricciones desenvolvimentales* (*developmental constraints*) que hoy ocupan a la *biología evolucionaria desenvolvimental*: en ese caso se trata de factores cuyo estudio podría contribuir a explicar la dirección y la secuencia de los cambios evolutivos (Hall 1992, p. 77; Wilkins 2002, p. 383). Los *constraints desenvolvimentales* son *constraints positivos* y no meramente negativos o limitantes: son genuinas *fuerzas evolutivas* que, concomitantemente con otros factores, como la selección natural, pautan el curso de la evolución (Sterelny 2000, S374; Gould 2002, p. 1028; Wilkins 2002, p. 384) Es por eso que Wallace Arthur (2004a, p. 16; 2004b, p. 283) propone el término “sesgo desenvolvimental” [*developmental bias*]: el mismo englobaría tanto las limitaciones [*constraints*] como los direccionamientos [*drives*] que los propios procesos ontogenéticos pueden imponerle a los fenómenos evolutivos.

Para entender ese sesgo debemos pensar en lo siguiente: toda innovación evolutiva posible, toda variación que pueda ofrecerse al escrutinio de la selección natural, tiene que poder corporizarse antes en una alteración ontogenética viable (Amundson 2001, p. 314; Schwenk & Wagner 2003, p. 59). 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 anticipado³; y es ahí en donde encuentra su relevancia aquello que Ron Amundson (2005 p. 176) ha llamado *principio de completud causal*: “Para producir una modificación en la forma adulta, la evolución debe modificar el proceso embriológico responsable por esa forma. Por eso, para comprender la evolución es necesario comprender el desarrollo”. La *teoría de la selección natural* nos enseñó a prestarle atención a los factores ecológicos que incidían en la evolución, y ahora la *biología evolucionaria desenvolvimental* nos quiere hacer mirar un poco al *interior* de los procesos ontogenéticos que también la pautan (cf. Arthur 2004, p. 118).

Es que, sea cual sea la índole de la *reprogramación* (Arthur 2000) de la ontogenia producida por la variación, ella tiene que cumplir con dos requisitos fundamentales: en primer lugar, tiene que ser *accesible* para el sistema en desarrollo (Maynard Smith 1985, p. 269; Raff 2000, p. 78), es decir, tiene que tratarse de una alteración pasible de ser producida, con relativa facilidad, en y por ese mismo proceso ontogénético (Arthur 1997, p. 48; Azkonobieta 2005, p. 118) y, en segundo lugar, ella tiene que ser tal que ni aborte ese proceso, ni genere un monstruo totalmente inviable (Amundson 2001, p. 320). Además de física o fisiológicamente posible, un cambio evolutivo tiene que ser ontogenéticamente posible e, incluso, probable (cfr. Amundson 2005, p. 231; Azkonobieta 2005, p. 118).

La ontogénesis puede o no recapitular a la filogénesis, pero con seguridad la limita y la orienta (cfr. Hall 1992, p.11; Wilkins 2002, p. 384). La limita estableciendo cuáles modificaciones son viables y cuáles no, pero al hacer eso también la orienta: un rasgo A puede cambiar a la forma A' o a la forma A'', pero si la viabilidad de A' depende de que simultáneamente a ella se dé otra serie compleja de cambios en otros rasgos y la viabilidad de A'' no depende de esa coincidencia feliz, entonces éste será un cambio más probable que aquél. Para la evolución, para decirlo de algún modo, el estado A'' será más accesible, más *fácil* (cf. Arthur 2004b, p. 283), que el estado A', y esto puede explicar que A'' se dé, y no A', aun cuando nosotros pudiésemos imaginar que éste sería darwinianamente más eficaz que aquél. Una innovación puede ser muy útil, pero si es muy difícil de ser incorporada al proceso de desarrollo, entonces es muy posible que ella nunca ocurra y que en su lugar ocurra otra innovación, tal vez un poco menos eficaz en términos adaptativos, pero que exige una reformulación menor y menos improbable de la ontogénesis.

La selección natural, ya lo sabemos, siempre opera sobre una oferta previa de alternativas viables (si no fuesen viables no podrían entrar en competición y no cabría hablar de *selección natural*) y el estudio de las *constricciones ontogenéticas* puede permitirnos explicar la composición de esa oferta (Amundson 1998, p. 108 y 2001, p. 326). Una *constricción desenvolvimienta*, 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 desenvolvimienta" (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 aquélla insiste en proponer (cfr. West-Eberhard 2003, p. 25; Arthur 2004a, p. 131 y p. 195).

Decir, entonces, que la selección natural es la única fuerza que en ese caso está guiando la evolución sería como creer que cuando optamos entre uno de los dos únicos caminos posibles para llegar a otra ciudad, somos nosotros los que estamos trazando la ruta. O peor: sería como creer que cuando el *voto popular* consagra uno entre dos candidatos a presidentes, son los ciudadanos los que están pautando el destino de la República. No se trata, claro, de decretar que Brian Goodwin tiene razón y que la selección natural no es más que una ilusión semejante a navegar en un barquito de Disneylandia (cfr. Dennett 2000, p. 338), pero se trata de aceptar la posibilidad de que la evolución, a la manera de los barcos del Mississippi de Mark Twain, deba restringirse a ciertos canales fuera de los cuales la propia navegación se hace imposible.

Además de permitirnos explicar la oferta de variaciones que pueden darse en una determinada población, el estudio de los procesos de desarrollo también puede posibilitarnos entender la secuencia de las innovaciones evolutivas. La ontogénesis es un proceso necesariamente secuencial: una estructura sólo surge cuando existen otras estructuras previas que le sirven de base y el estudio de esas etapas puede permitirnos determinar cuáles fueron los pasos que siguió la propia evolución. Si en la ontogénesis, un órgano A surge por la diferenciación de las células que componen el tejido de un órgano B ya parcialmente conformado, entonces podemos inferir que A es una innovación evolutiva posterior a B. La filogénesis puede hacer muchas cosas con A y con B, pero si las células de A son una especialización de las células de B, ella necesariamente tuvo que producir a B antes que a A. La ontogénesis, lo vemos otra vez, pauta y ordena los pasos de la filogénesis (Hall 1992, p. 11; Amundson 2005, p. 90).

De modo semejante, si descubrimos que en el desarrollo de los animales segmentados el surgimiento y la separación de estos segmentos son anteriores a su diferenciación morfológica y funcional, podremos concluir que la evolución primero produjo seres modulares, fragmentando o repitiendo una estructura preexistente, y luego comenzó a *trabajar* esos segmentos por separado. Será el propio estudio del desarrollo el que nos permitirá saber si lo que hubo fue la fragmentación o la repetición de una estructura preexistente. La selección natural, claro, habrá de ser siempre el tribunal que juzgará la conveniencia y la oportunidad de cada una de esas innovaciones, pero ella no podrá alterar su secuencia. Este aspecto secuencial es clave para entender la senda efectivamente seguida por la evolución. La paleontología, es cierto, puede mostrarnos cuál fue de hecho esa secuencia, pero su razón última quizá sólo se explique por esa pauta que la ontogenia le impone a la filogenia.

Como sea, lo concreto es que ahora nuestro cuestionario se ha ampliado: ya no se trata de sólo preguntar por qué las frecuencias de ciertas variantes se alteraron o se preservaron. De lo que se trata es de saber por qué, en un determinado momento de la historia de un clado, las variantes eran las que eran y no otras. La selección natural y las otras fuerzas evolutivas previstas por el *neodarwinismo* operan siempre sobre un menú limitado de alternativas y de lo que ahora se trata es de saber cómo se configura y se altera ese menú que, forzosamente, empuja a la evolución en unas direcciones y no en otras. Quien sigue el cuestionario de la *evo-devo* ya no quiere saber cuáles son las fuerzas que pujan por alterar la permanencia de la forma ancestral. Su pregunta típica no es: *¿Por qué el cambio y no más bien la constancia de la forma?*; su cuestión fundamental parece ser esta: *¿Por qué éstas y no más bien otras alternativas de cambio?* El darwinista clásico se sorprende por la variedad de las formas y la *evo-devo* nos llama la atención

sobre aquello que, a cada etapa del proceso evolutivo, parece condicionar esa variedad (cf. Arthur 2006, p. 131).

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). En este sentido preciso y limitado, su programa y sus objetivos guardan cierta analogía con los de la *anatómica comparada* cuvieriana⁴. 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 poder conocer esas leyes de correspondencia entre órganos que, al mismo tiempo, definirán el universo de los seres posibles y nos explicarán por qué es que ciertas combinaciones de órganos no se realizan nunca en la naturaleza.

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). Mientras Cuvier (1805, p. 58) quería explicar esas limitaciones con base en leyes de la correlación de los órganos que definirían el universo de las organizaciones fisiológicas posibles, los teóricos de la *evo-devo* las quieren explicar, sea con base en *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 con base en los *direccionamientos desenvolvimientales* 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 las *constricciones ontogenéticas* le imponen a la filogenia.

De ahí deriva el interés que para ellos revisten las grandes *invenciones o novedades evolutivas*: 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. En cierto sentido, como ya lo dijo Kim Sterelny (2000, S375), "la novedad es simplemente lo inverso de la constricción". Vistas desde un ángulo ligeramente diferente, esas invenciones, esos quiebres de las homologías, también son importantes porque, si se asume que existen *direccionamientos desenvolvimientales* 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 algunas cambios son más probables que otros?*, sino más bien, *¿cómo fue que esto posible?*

Esta segunda pregunta se plantea porque previamente se ha asumido que esas invenciones, no sólo surgen sobre un horizonte de *constricciones* y *limitaciones* que deben ser superadas, 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 variaciones. 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 suponen 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 selección natural.

La pregunta no sería entonces: *¿Cómo fue ese cambio posible?*, sino que sería: *¿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 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 esas mismas constricciones 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 definen 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, pp. 229-230; Azkonobieta 2005, pp. 130-132, Wagner 2007, p. 147). 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, pp. 75-81; Arthur 1997, pp. 48-50). Esos, dirán los teóricos de la *evo-devo*, son los verdaderos enigmas de la evolución (Azkonobieta 2005, p. 153). Del mismo modo en que esa variedad se torna interesante cuando es proyectada sobre un *ideal de orden natural* que se espera que preserve 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 resultaba ser 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 vimos, presume la permanencia de la forma ancestral como aquello que no precisa explicación, y entonces intenta explicar los desvíos de esa forma que la evolución tiende a producir. La *biología evolucionaria desenvolvimienta*, 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 continúa siendo una *variedad restricta*. El problema está en identificar cuál sería ese horizonte más amplio de posibilidades sobre el que se recorta ese conjunto restringido de alternativas efectivas.

¿DE QUÉ MORFOESPACIO 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, 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). Además, existe otra más fundamental aún: 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 implique 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 mucho muy variado y heterogéneo, jamás podríamos decir que la *selección natural* se aproxima a una *saturación* del universo de formas que ella sería capaz de producir. Hay muchas *herejías morfológicas* que aún no han sido ensayadas, y tal vez nunca lo sean, 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, presentan alguna conveniencia *detectable*, como ya dije, en términos de *éxito reproductivo individual*; 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 las constricciones físicas, fisiológicas 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, como vimos, 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 con 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, y eso también vale para la relación entre lo *evolutivamente posible* y lo *fisiológicamente posible*: por definición, la selección natural sólo puede trabajar a partir de aquello que, fisiológicamente hablando, se sostiene. No es que los organismos incapaces de cumplir con sus funciones fisiológicas más básicas salgan mal en la *lucha por la existencia*: ellos están *a priori* excluidos de dicha lucha. 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 *desenvolvimientalmente posible*. Por ello, si se quiere dar una definición general de ese *morfospacio más denso* que, según dije, sirve como *ideal de orden natural* de la *biología evolucionaria desenvolvimienta*l; 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 *desenvolvimientalmente posible* sería un subconjunto particular, será necesario mirar en otra dirección. 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*. Para que ello nos sirva, bien que será necesario hacer un uso de ese ejemplo ligeramente distinto de aquel propuesto por Raff.

Es que, al igual que Wallace Arthur (2004a, p. 10) en *Biased Embryos and Evolution*, Raff lo usa en el contexto de un contraste entre aquello que podría llegar a ser *darwinianamente ventajoso* y aquello que resulta *desenvolvimientalmente posible*. Raff y Arthur sugieren, en efecto, que un vertebrado con seis patas podría tener muchas ventajas, pero apuntan que, a pesar de ello, la evolución nunca lo produjo, y la explicación de esa imposibilidad estaría en que “ciertas *constricciones desenvolvimientales* 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*; 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* y lo *desenvolvimientalmente posible*.

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, por lo menos, de una mínima viabilidad ecológica aunque sea en medios muy restringidos. Si este ejemplo nos parece demasiado dudoso y conjetural, podemos ilustrar la distinción entre lo *funcional* y lo *desenvolvimientalmente posible* con base en fenómenos más conocidos y habituales.

Los *transplantes heterotópicos* y los *xenotransplantes* 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 desenvolvimiental*, 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, 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 sean producidas modificaciones puntuales—agregados, subtracciones 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. 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 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 resulta más amplio que el de lo *desenvolvimentalmente accesible* ⁵. 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, y por eso, aun cuando algunas de ellas 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 escrutinio.

Puede decirse, en síntesis, que el espacio de las morfologías *funcionalmente posibles* es más denso que el espacio de las morfologías *desenvolvimentalmente generables* o *desenvolvimentalmente aceptables*. Dado cualquier tipo de organismo X, el conjunto de modificaciones que los mismos podrían tolerar en cualquier etapa de su desarrollo es mayor que el conjunto de modificaciones que 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 espacio será objeto y asunto de la *biología del desarrollo* (cfr. Arthur 1997, p. 247), y la reconstrucción del mapa general será el tema de la *biología evolucionaria desenvolvimental*. 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. La *biología evolucionaria desenvolvimental* no sólo será la encargada de reconstruir la serie de *reprogramaciones de la ontogenia* que, partiendo de la morfología de un reptil, *permitieron* llegar hasta la morfología de un mamífero, sino que además podrá asumir el desafío de mostrar cómo, dada una cierta posición límite dentro de la *morfología reptilínea*, era más fácil derivar hacia la morfología del *protomamífero* que permanecer en ese lugar de frontera.

Análogamente a una ontogenia particular que recorre un determinado *paisaje epigenético*, la evolución parece estar condenada y compelida a marchar por ciertos senderos. 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 justamente el asunto de la *biología evolucionaria desenvolvimental* (cfr. Arthur 1997, p. 247). Dada una forma orgánica cualquiera, el mapa construido por la *biología evolucionaria desenvolvimental* 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 desenvolvimental* (cfr. 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. 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 desenvolvimental. 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. Por eso también sería 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.

Lo que en la *biología evolucionaria desenvolvimental* busca explicar no es el hecho de que algunas morfologías 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; a eso 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 particular para 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* desenvolvimentales como las causas o fuerzas de ese *desvío del orden natural*. Esto es algo que la *teoría de la selección natural* nunca podría hacer. Esta última, como lo vimos, sólo puede 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 (cfr. Arthur 2001, p. 274). Si lo que se trata es de explicar no ya la retención de una alternativa, sino la ausencia de ellas, entonces la *teoría de selección natural* no tiene nada para hacer, y ahí es donde empieza la tarea de la *biología evolucionaria desenvolvimienta*l.

CONCLUSIÓN

Asumiendo un *ideal de orden natural* distinto de aquel presupuesto por la *teoría de la selección natural* y planteándose, a partir de ahí, preguntas que esta teoría no permitía formular, la *evo-devo* busca explicar ciertos fenómenos evolutivos *invisibles* para el darwinismo clásico, y lo hace apelando a una fuerza, el *sesgo desenvolvimienta*l, de naturaleza totalmente distinta a las fuerzas previstas en la arquitectura de la *nueva síntesis*. Al introducir esa innovación, lejos de denunciar una insuficiencia interna a la *teoría de la selección natural* —es decir, una incapacidad de la misma para cumplir con sus propios objetivos explicativos— la *biología evolucionaria desenvolvimienta*l viene a completar el arco de la *biología evolucionaria* poniendo a su alcance temas y problemas que antes le eran ajenos. Puede decirse, por eso, que sin implicar una rectificación de la *teoría de la selección natural*, estos nuevos desarrollos teóricos llevan hacia la edificación de una nueva teoría, un *segundo pilar*, cuyas aplicaciones podrán, y deberán, complementarse con los resultados de la *teoría de la selección natural*.

Ésta, lejos de estar en crisis o de ser puesta en cuestión por los trabajos en *evo-devo*, continúa siendo, como dice Wallace Arthur (2004a, p. 71), uno de los pilares fundamentales de la sabiduría biológica: el más antiguo, pero no el menos elaborado o el menos sólido, de los pilares de una *biología evolucionaria* que está en pleno proceso de expansión. Lo que sí está en crisis, en todo caso, es una visión, en su momento inevitable pero ahora manifiestamente limitada, de la *ciencia de la evolución*. En ésta, ahora podemos verlo, hay lugar para más cosas, sobre todo para más preguntas que las previstas por el *neodarwinismo* y por la *filosofía de la biología* que lo erigió en el patrón de lo que la *biología evolucionaria* debía y podía ser. Por eso, como consecuencia y correlato inevitable del ensanchamiento del cuestionario de los estudios evolutivos que está en curso, también debe sobrevenir, como lo está reclamando Ron Amundson (2005), una revisión de esa imagen de la *biología evolucionaria* y de su historia, que la *filosofía de la biología* construyó bajo la hegemonía *neosintética*. Esta tarea, cierto, es más difícil que responder a los *pseudodesafíos* del *diseño inteligente*, pero también será mucho más provechosa.

NOTAS

- 1 En esta sección retomo el análisis del *ideal darwiniano de orden natural* propuesto en Caponi 2004. Allí, comparé ese ideal con aquel de la historia natural cuvieriana.
- 2 Aquí retomo y corrijo el análisis propuesto en Caponi 2005a.
- 3 Estas serían las variantes de lo que Wallace Arthur (2000) llamó *reprogramación desevolvmienta*. Éste enumera, en efecto, cuatro tipos posibles de *reprogramación ontogenética*: *heterocronía* (postergación o anticipación de una fase de la ontogénesis), *heterometría* (atrofia o hipertrofia de una estructura), *heterotopía* (alteración de la localización de una restrutura) y *heterotipia* ["heterotypy": la producción de una genuina novedad] (Arthur 2002, p. 760; 2004b, p. 216). Las *heterotipias* son, por lo general, las *reprogramaciones ontogenéticas* más difíciles de explicar y suelen ser las de mayores consecuencias evolutivas.
- 4 Sé que cuando propongo esta analogía estoy yendo en la contramano de lo que usualmente se hace. Lo común es aproximar el punto de vista de la *evo-devo* con las tesis de Etienne Geoffroy Saint-Hilaire y considerar a Cuvier como una suerte de adaptacionista predarwiniano (por ejemplo, Amundson 2001, pp. 307-308). Creo, sin embargo, que se trata de un error: las visiones de Geoffroy pueden tener algo que ver con la moderna *evo-devo*, pero Cuvier no tenía nada de adaptacionista. Lo que a él le interesaban eran las leyes que presidían la organización de los seres vivos; sólo que pensaba esa organización a la manera de un fisiólogo: la consideraba como *modo de funcionamiento* y no como *modo de constitución*. Ese fue el origen de su desavenencia con Geoffroy: éste pensaba a la organización como un embriólogo y por eso se preocupaba por los procesos involucrados en la constitución de las formas vivas. Pese a no pensar como un embriólogo, Cuvier también estaba interesado en elucidar las leyes que nos permitirían discriminar entre modos posibles e imposibles de organización. He analizado las desavenencias entre Geoffroy y Cuvier en Caponi 2006 y discutí las diferencias del punto de vista de Cuvier con el del adaptacionismo darwiniano en Caponi 2005b.
- 5 Esto es algo cuya comprensión, claro, quedaba fuera del alcance del programa de Cuvier: basado exclusivamente en la arquitectura del organismo adulto, su *anatomía comparada* nunca habría podido descubrir las leyes que verdaderamente delimitan y circunscriben el repertorio de los seres que tienen *condición de existencia*.

BIBLIOGRAFÍA

- Agustí J. (2003), *Fósiles, genes y teorías*, Barcelona: Tusquets.
- Amundson, R. (1998), "Two concepts of *constraint*: adaptationism and the challenge from developmental biology", in Hull, D. & Ruse, M. (eds.) *The Philosophy of Biology*, Oxford: Oxford University Press, pages. 93-116.
- Amundson, R. (2001), "Adaptation and development: On the lack of a common ground", in Orzack, S. & Sober, E. (eds.) *Adaptationism and Optimality*, Cambridge: Cambridge University Press, pages. 303-334.
- Amundson, R. (2005), *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Arthur, W. (1997), *The Origin of Animal Body Plans*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Arthur, W. (2000), "The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms", *Evolution & Development* 2 (1): 49-57.
- Arthur, W. (2001), "Developmental drive: An important determinant of the direction of phenotypic evolution", *Evolution & Development* 3 (4): 271-278.
- Arthur, W. (2002), "The emerging conceptual framework of Evolutionary Developmental Biology", *Nature* 415: 757-764.
- Arthur, W. (2004a), *Biased Embryos and Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Arthur, W. (2004b), "The effect of development on the direction of evolution: toward a twenty-century consensus", *Evolution & Development* 6 (4): 282-288.
- Arthur, W. (2006), *Creatures of Accident*, New York: Hill & Wang.
- Azkonbieta, T. (2005), *Evolución, desarrollo y (auto)organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la Evo-Devo*, San Sebastián: Universidad del País Vasco [tesis doctoral].
- Caponi, G. (2004) "La navaja de Darwin", *Ludus Vitalis* 12 (22): 9-38.
- Caponi, G. (2005a), "O Princípio de Hardy-Weinberg como ideal de ordem natural da Biologia Evolutiva", in A. Regner & L. Rohden (eds.) *A filosofia e a ciência redesenham horizontes*, São Leopoldo: UNISINOS, pages. 225-235.
- Caponi, G. (2005b), "Funcionalismo cuvieriano vs. adaptacionismo darwiniano", *Episteme* 22: 79-100.
- Caponi, G. (2006), "El concepto de organización en la polémica de los análogos", *Revista da Sociedade Brasileira de História da Ciência* 4 (1): 34-54.
- Cuvier, G. (1805), *Leçons d'anatomie comparée*, Tome Premier, Paris: Badouin.
- Darwin, C. (1859), *On the Origin of Species*, London: Murray.
- Dawkins, R. (1996), *Climbing Mount Improbable*, London: Penguin.
- David, P & Samadi, S. (2000), *La théorie de l'évolution: une logique pour la biologie*, Paris: Flammarion.
- Dennett, D. (1995), *Darwin's Dangerous Idea*, London: Penguin.
- Dennett, D. (2000), "With a little help from my friends", in D. Ross // A. Brook // D. Thompson (eds.) *Dennett's Philosophy*, Cambridge: MIT Press, pages. 327-388.
- Dobzhansky, T. // Ayala F. // Stebbins, G. // Valentine, J. (1980), *Evolución*, Barcelona: Omega.
- Dodson, E. (1963), *Evolución: proceso y resultado*, Barcelona: Omega.
- Eldredge, N. & Gould, S. (1972), "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism", in Schopf, J. (ed.), *Models in Paleontology*, San Francisco: Freeman, pages. 82-115.

- Fernandez, F. // Galliez, M. // Leite, M. (2007), "O gambá que inventou o submarino", *Ciência Hoje* 39: 70-72.
- Goodwin, B. (1998), *Las manchas del leopardo*, Tusquets: Barcelona.
- Gould, S. (1977), *Ontogeny and Phylogeny*, Cambridge: Harvard University Press.
- Gould, S. (1991), "The disparity of the Burgess Shale arthropod fauna and the limits to cladistic analysis: Why we must strive to quantify morphospace", *Paleobiology* 17: 411-423.
- Gould, S. (2002), *The Structure of Evolutionary Theory*, Cambridge: Harvard University Press.
- Haldane, J. (1947), *Mundos posibles*, Barcelona: J. Janés Editor.
- Hall, B. (1992), *Evolutionary Developmental Biology*. London: Chapman & Hall.
- Koyré, A. (1977), "Galileo y la revolución científica del siglo XVII", en Koyré, A. *Estudios de Historia del Pensamiento Científico*, Madrid: Siglo XXI, pags. 180-195.
- Lakatos, I. (1983), *La metodología de los programas de investigación científica*. Madrid: Alianza.
- Maynard Smith, J. // Burian, R. // Kauffman, S. // Alberch, P. // Campbell, B. // Goodwin, B. // Lande, R. // Raup, D. // Wolpert, L. (1985), "Developmental constraints and evolution", *The Quarterly Review of Biology* 60 (3): 265-287.
- Raff, R. (1996), *The Shape of Life: Genes, Development and the Evolution of Animal Form*, Chicago: The University of Chicago Press.
- Ruse, M. (1979), *La filosofía de la biología*, Madrid: Alianza.
- Ruse, M. (1989), *Sociobiología*, Madrid, Cátedra.
- Ruse, M. (2006), *Darwinism and its Discontents*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Schwienk, K. & Wagner, G. (2003), "Constraint", in Hall, B. & Olson, W. (eds.) *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*, Cambridge: Harvard University Press, pags. 52-60.
- Sober, E. (1984), *The Nature of Selection*, Chicago: The Chicago University Press.
- Sterelny, K. (2000), "Development, evolution, and adaptation", *Philosophy of Science* 67 (Proceedings, Part II): S369-S387.
- Sterelny, K. & Griffiths, P. (1999), *Sex and Death*, Chicago: The Chicago University Press.
- Toulmin, S. (1961), *Foresight and Understanding*, Indianapolis: Indiana University Press.
- Wagner, G. (2007), "How wide and how deep is the divide between population genetics and developmental evolution?", *Biology & Philosophy* 22: 145-153.
- Wallace, A. R. (1891), "Creation by law", in Wallace, A. *Natural Selection and Tropical Nature*, London: Macmillan, pags. 141-166.
- Webster, G. (1996), "The problem of form", in Webster, G. & Goodwin, B. (1996) *Form and Transformation*, Cambridge: Cambridge University Press, pags. 3-125.
- West-Eberhard, M. (2003), *Developmental Plasticity and Evolution*, Oxford: Oxford University Press.
- Wilkins, A. (2002), *The Evolution of Developmental Pathway*, Sunderland: Sinauer.