



Evolución, desarrollo y (auto)organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo

Tesis doctoral presentada por

Tomás García Azkonobieta

Bajo la dirección de

Miren Arantzazu Etxeberria Agiriano

Donostia- San Sebastián 2005

Agradecimientos

Los años de trabajo dedicados a la elaboración de esta tesis doctoral me han dado la oportunidad de sumergirme en el fascinante universo conceptual de la filosofía de la biología. La enorme amplitud y centralidad del objeto de estudio de la tesis, la relación entre evolución, (auto)organización y desarrollo, me ha obligado a aprender mucha biología (evolutiva y del desarrollo), teoría de sistemas dinámicos y a revisar temas centrales de la filosofía de la biología, que giran en torno a la cuestión de qué es la vida, cuáles son sus propiedades constitutivas, y cómo y por qué cambia. La biología evolutiva del desarrollo (evo-devo), de importancia central para este trabajo, es además una disciplina relativamente joven, en plena efervescencia, en la que se suceden constantemente nuevos hallazgos con importantes repercusiones conceptuales de los que no se puede prescindir. La verdad que no ha sido una tarea fácil, pero sí enriquecedora. Ahora bien, está claro que esta aventura no habría podido llegar a buen término sin la colaboración de muchas personas a la que me gustaría agradecer su ayuda.

Quiero, en primer lugar, dar las gracias a Arantza Etxeberria, directora de este trabajo y principal responsable de mucho de lo bueno y nada de lo malo que pueda haber en él, por su paciencia y su apoyo en los malos momentos.

Tengo que dar las gracias especialmente también a Álvaro Moreno, que fue el que me abrió las puertas del mundo de la filosofía de la biología y me animó a realizar la tesis; las conversaciones que hemos mantenido han sido siempre de gran valor para mí. En realidad, todo el grupo de investigación *basik* de la UPV/EHU (www.ehu.es/ias-research) ha hecho posible a que este trabajo llegue a su final. Jon Umerez, Xabier Barandiaran, Jesús Siqueiros, Antonio Casado, Marila Lázaro, todos han leído versiones de la tesis o de partes de la misma y han contribuido a su mejora. Jon en especial revisó un borrador bastante “preliminar” y me prestó su apoyo en algún momento clave. Gracias a tod@s. Gracias también a los compañeros de la sala de becarios del Departamento de Lógica y Filosofía de la Ciencia con los que he compartido espacio de trabajo, interesantes conversaciones y buenos ratos, sobre todo a Leire Urbieto, Kepa Ruiz-Mirazo, y especialmente a Juanba Bengoetxea.

Saliendo ya del mundo académico, hay muchísima gente a la que tengo que dar las gracias ya que han contribuido, de uno u otro modo, a que esto salga bien. A Idoia que siempre está ahí. A Santi al que prometí incluirle tanto en el apartado de agradecimientos como en el de desagradecimientos. Hecho está. A Brian, *thank you my friend!*. A Uxoia *¿porquésevelalunadedía?* por ser como es. A Lorea y sus superabrazos. A Marta-María. A Tamara por aguantar mi desorden. Al Cesar lo que es del Cesar. A

Suber. A mi hermana Esther, que sin saberlo me ha ayudado un montón. A Sara que es un encanto. A Txus más de lo mismo. A la kuadri, que aunque últimamente no les veo mucho, han tenido que aguantar alguna que otra retahíla sobre LA TESIS y su pronta finalización y que siempre formarán parte de mi apoyo emocional, Joxe, Manu, Joxean de Kray, Vir, Kris, Ainara, Oskitar, Inés, Josean Santxez, Bea. Bueno, y gracias también a Kati, Jose, Joserra, Herrera, Ainhoa, y en definitiva, a toda esa gente del Sustrai que me ha dado cariño, y que conforma una especie de sistema autocatalítico al borde del caos en el cual he tenido el placer de sumergirme. Bueno y gracias a todo el mundo que olvido pero que también tendría que estar.

Pero más que a nadie, quiero darles las gracias por todo a mis padres, sin los cuales ni este trabajo, ni nada, hubiera sido posible. A ellos se lo dedico.

En cuanto al soporte económico, este trabajo a sido posible gracias a la Beca de Investigación Predoctoral de la UPV/EHU, a la Beca de Colaboración en Proyectos de Investigación del MCYT (BFF2002-03294), a los proyectos de investigación del Gobierno Vasco EX-1998-146, 142, y a la Subvención General a Grupos de Investigación 00003.230/2001.

Índice

Agradecimientosii

Introducción1

Capítulo I. Vida, evolución y organización

1. Introducción7

2. El problema del orden biológico: dos visiones de la vida.....10

2.1 La visión externalista

2.2 La visión internalista

2.2.1 Estructuralismo

2.2.2 La teoría autopoietica

2.2.3 El concepto de autoorganización

2.3 La tensión entre ambas visiones

3. Mayr y la Síntesis Moderna: problemas para la integración25

3.1 La conferencia de Princetown

3.2 La distinción entre causas próximas y últimas

3.3 Pensamiento tipológico/poblacional

3.4 La autonomía de la biología

4. Hacia la integración de evolución y organización.....36

4.1 Selección natural y autoorganización

4.2 Hacia la complementaridad

4.3. El problema del origen de la evolución abierta

5. Conclusiones.....47

Capítulo II. De Darwin al adaptacionismo: la biología como ingeniería

1. Introducción49

2. El argumento del diseño.....51

3. La selección natural: el relojero ciego53

3.1 La idea de Darwin

3.2 La Síntesis Moderna

3.2.1 El darwinismo después de Darwin

3.2.2 Una caracterización de la Síntesis Moderna	
3.2.3 La revolución molecular	
4. Función como adaptación y función como organización	60
4.1 El enfoque etiológico: mirando hacia atrás	
4.2 El enfoque disposicional: mirando hacia delante	
4.3 El análisis funcional de Cummins	
5. El adaptacionismo.....	67
5.1 El programa adaptacionista ¿paradigma panglosiano?	
5.2 El paradigma leibniziano	
5.3 Tres formas de adaptacionismo	
5.4 Adaptacionismo e ingeniería: el modelo del artefacto	
5.4.1 Ingeniería inversa y pensamiento adaptativo	
6. Repensando el debate	79

Capítulo III. Problemas para relojeros: formas e interacciones

1. Introducción	83
2. El interaccionismo	86
2.1 Introducción: el desarrollo como programa genético	
2.2 Construyendo el organismo	
3. La generación de la forma	92
3.1 Dos tradiciones de investigación: internalismo y externalismo	
3.2 Orden desde la física: Brian Goodwin y los campos morfogénicos	
3.3 El orden matemático: Stuart Kauffman y las redes booleanas	
3.4 La lógica de los monstruos de Pere Alberch	
4. Comparando interaccionismo e internalismo	109
5. Evo-devo: sintetizando evolución y desarrollo.....	112
5.1 De la <i>Entwicklungsmechanik</i> a la evo-devo	
5.2 La evo-devo y la concepción heredada	
5.3 La asimilación del interaccionismo en la evo-devo	
6. Conclusiones.....	121

Capítulo IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa): mecanismos morfogenéticos y evolucionabilidad

1. Introducción.....	122
2. De la diferencia a la similitud	130
2.1 Constricciones de desarrollo: límites vs. potencialidad	
2.1.1 <i>Constricción adaptación-forma</i>	
2.1.2 <i>Constricción histórica-universal</i>	
2.1.3 <i>Constricción generativa-restrictiva</i>	
2.2 Un concepto biológico de homología	
2.3 La evolución de las homologías	
3. De la adaptación a la evolucionabilidad	146
3.1 La “caja de herramientas” del desarrollo	
3.2 El problema de las unidades de selección	
3.3 Evolucionabilidad y estabilidad de los bauplanes	
4. Conclusiones.....	150

Capítulo V. La evolución del concepto de gen: de los factores mendelianos a las redes genéticas de la evo-devo

1. Introducción.....	155
2. La organización interna del genoma.....	158
2.1 La evolución del concepto de gen	
2.2 Genes enredados	
2.3 Explicaciones de equilibrio	
2.4 Redes epigenéticas y campos morfogenéticos	
3. La evolución de las redes genéticas.....	167
3.1 Microevolución, macroevolución y desarrollo	
3.2 Invertiendo el orden de la causalidad genética	
3.3 La evolución de las redes genéticas	
3.4 La inesperada complejidad de los eucariotas	
4. El final del siglo del gen.....	178

5. Conclusiones.....	179
Recapitulación y conclusiones.....	183
Bibliografía	189

Procedencia de las figuras

Incluimos a continuación las fuentes de donde han sido tomadas o adaptadas algunas figuras:

Fig.1. Alberch (1989)

Fig.2. Goodwin (1994)

Fig.3. Alberch (1982)

Fig.4. Alberch (1989)

Fig.5. Gilbert (1998)

Fig.6 Alberch (1989)

Introducción

Las palabras sólo tienen sentido en el flujo de la vida

Ludwig Wittgenstein

El propósito central de este trabajo es examinar la relación existente entre la evolución y la organización biológica. Más concretamente, se trata de hacer explícitos las principales innovaciones conceptuales que supone abordar el problema del cambio evolutivo desde una perspectiva centrada en la organización. Damos por supuesto que este análisis debe partir de los datos que nos proporciona el conocimiento científico, por ello tomaremos como modelo de este tipo de investigación a la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo) y lo compararemos tanto con la biología evolutiva estándar, que adopta una perspectiva externalista del cambio evolutivo, como con posiciones internalistas que consideran la evolución como un factor secundario para entender la vida.

Desde la publicación de *El Origen de las Especies*, la biología se ha desarrollado considerablemente. El éxito de la revolución conceptual que supuso el reemplazo de una explicación teológica de la diversidad específica por una explicación evolutiva, naturalizada, de la misma, hizo que la estrategia explicativa del darwinismo se extendiese a muchas otras disciplinas, convirtiéndose finalmente éste en la teoría de la gran unificación biológica que supondría la Síntesis Moderna.

Sin embargo, aunque la teoría darwiniana naturalizó el proceso evolutivo, explicándolo en términos biológicos, no hizo lo mismo con el modelo de organización sometido al cambio, pues, como la teología natural, continuó haciéndolo análogo al de una máquina cartesiana. Este modelo de organización tiene el problema de que hace depender el diseño funcional de sus partes de una causa externa, por lo que, después de la eliminación del designio divino, toda la responsabilidad causal en la construcción de la forma orgánica, fue a recaer en la selección natural. De este modo, el poder causal de la selección como productora de organización se vió sobredimensionado, en detrimento de las propiedades inherentemente autoorganizativas de la vida, puestas de manifiesto repetidamente a lo largo de la historia de la biología por los investigadores centrados en el desarrollo orgánico.

Como resultado de esta situación, en la teoría evolutiva estándar el aspecto autoorganizativo de la vida no ha sido considerado un factor relevante para entender la evolución, sino al contrario, ha llegado a interpretarse como un impedimento a la misma y ha generado una visión reduccionista tanto de la evolución como del organismo. El

Introducción

objetivo principal de esta tesis es mostrar cómo esas propiedades autoorganizativas de la vida son determinantes para entender el cambio evolutivo, es más, constituyen la condición de posibilidad de ese mismo cambio.

La elaboración de una tesis doctoral, desde el impulso original que lleva a su planteamiento hasta la consecución del resultado final, conlleva también un largo proceso “evolutivo”. A consecuencia de este proceso de cambio, la estructura argumentativa de una tesis, tal y como se presenta al lector, no refleja necesariamente el orden en que las ideas contenidas en ella fueron concebidas. Es más, en ocasiones, esa motivación inicial puede quedar oculta entre su, en mayor o menor medida, elaborada organización interna. Por ello, puede resultar útil, antes de presentar su desarrollo argumental, hacer explícitas las “causas últimas” que condujeron a que esta tesis doctoral adopte su forma actual.

La motivación para escribir esta tesis proviene, por un lado, de un sentimiento de rechazo o malestar, por aquel entonces todavía un tanto visceral, ante el creciente uso de planteamientos *adaptacionistas* y *genocentristas* por parte de ciertos biólogos y filósofos interesados en la evolución — por no hablar de la rápida y acrítica asimilación de ese tipo de ideas por los medios de comunicación y, en definitiva por el conjunto de la sociedad— del cual la hipótesis dawkinsiana del “gen egoísta” representa su máximo exponente. Por otro, la convicción de que las propiedades de los *fenómenos autoorganizativos*, en concreto su sorprendente capacidad de producir patrones organizados mediante la interacción libre de las subunidades del sistema, podían servir de fundamento para la elaboración de una nueva forma de pensar la evolución que, sin menoscabar los presupuestos básicos del darwinismo, la desligase de esa “inercia genetista” que arrastraba.

Un primer acercamiento a la literatura sobre autoorganización y evolución me hizo consciente, sin embargo, de las limitaciones de los enfoques existentes, que se mostraban próximos, en ocasiones, a un reduccionismo, sea éste termodinámico o puramente formal, que no concordaba con mis intuiciones. Es en este momento cuando la influencia del trabajo de Howard Pattee y su idea de la organización biológica como expresión básica del que denomina *cierre semántico* se tornaría relevante. La vida, para Pattee, ya en su mínima expresión, integra la dinámica físico-química (y sus propiedades autoorganizativas) con la estabilidad estructural de las macromoléculas de ácidos nucleicos (que permite tratarlos como un nuevo nivel) y, por lo tanto, no puede entenderse sino como reflejo de una relación ineludible entre ambos niveles. Es decir, esta aproximación es materialista, puesto que permite explicar la vida como un producto elaborado a partir de dos formas de estabilidad, una dinámica (autoorganización-lejos del equilibrio) y otra estructural (macromolécula-en equilibrio), pero no reduccionista, ya que es la relación internivelica de mútua dependencia, complementaria, la que

determina la naturaleza ontológica del fenómeno, por lo que adquiere propiedades no reducibles a las de sus niveles constituyentes.

La teoría evolutiva estándar, sin embargo, ha centrado su atención en el proceso de cambio de las macromoléculas, derivando en una interpretación reduccionista de la evolución que, al no dar la suficiente relevancia a la dinámica autoorganizativa que permite que estas moléculas formen parte de la vida, se muestra insuficiente para dar cuenta de fenómenos de gran relevancia, como el origen de la vida o la aparición de novedades evolutivas.

Fue en este momento cuando la *evo-devo* que comenzaba a gozar de un protagonismo especial en la filosofía de la biología, entraría en la escena de mi panorama conceptual. Los avances en biología y genética del desarrollo durante las últimas décadas han sido espectaculares, y las repercusiones evolutivas de estos hallazgos son de largo alcance. En efecto, la existencia de una *dinámica genética intraorganísmica*, que produce nuevos genes mediante recombinación de módulos de exones, los denominados fenómenos de “edición” de ARN, por ejemplo, o el descubrimiento de mecanismos de regulación genética ampliamente extendidos en el reino animal, han hecho posible crear las bases para una nueva interpretación, tanto del desarrollo como de la evolución, que pone de manifiesto que los mecanismos de desarrollo de un sistema, los procesos dinámicos de construcción de la forma orgánica, son determinantes para entender sus capacidades evolutivas, su *evolucionabilidad*.

La *evo-devo*, por lo tanto, parecía poder ofrecer una visión de la evolución de corte organicista, sin caer en planteamientos reduccionistas, ni genéticos, ni termodinámicos, y por ello la tesis tomó la forma actual de un estudio sobre los principios filosóficos de la disciplina. En este trabajo se hará necesario revisar y replantear varios problemas filosóficos como la naturaleza de la causalidad genética, el origen del orden biológico, el debate sobre la prioridad de la función sobre la forma en la biología moderna, el concepto de homología, o la propia idea de evolución. En efecto, la *evo-devo* supone un cambio en la percepción del proceso evolutivo, ya que proporciona un estudio combinado de la evolución y el desarrollo orgánico, es decir, no sólo estudia cómo evolucionan los sistemas de desarrollo, sino que trata de entender cómo el desarrollo afecta a la dinámica evolutiva. Esta última circunstancia es especialmente relevante, ya que si los mecanismos de la evolución son esenciales para entender el desarrollo, y los mecanismos del desarrollo son esenciales para entender la evolución, parece que la propia evolución ha de reflejar en sí misma ciertas propiedades de lo vivo.

Pensamos que la comprensión de la vida, en toda la amplitud del término, tanto como fenómeno individual o sistémico, como fenómeno colectivo o evolutivo, necesita de una perspectiva complementaria, que en lugar de establecer dos dominios de investigación,

Introducción

uno fundamentalmente histórico y centrado en la adaptación (causas últimas) y otro experimental, centrado en la organización y en los aspectos materiales (causas próximas), trate de combinar ambas aproximaciones para esclarecer *cómo la evolución puede producir organizaciones capaces de evolucionar y, a su vez, de qué forma se constituye la organización biológica para poder dar lugar al proceso evolutivo*.

Kant fue el primero en usar el término “autoorganización” para caracterizar, en contra del mecanicismo cartesiano, la especial organización existente entre las partes de un organismo, en el que unas están para las otras, en una especial relación de dependencia mútua ausente en las máquinas. Sin embargo, Kant pasaría a la historia como el sintetizador de las dos grandes corrientes filosóficas de la época, el empirismo y el racionalismo. La idea de la mente como una “tábula rasa” de los empiristas, se contraponía al idealismo internalista de los racionalistas. Kant supo integrar ambas posiciones para elaborar una *visión* de los fenómenos cognitivos en la que tanto las estructuras mentales, como las impresiones sensoriales conformaban las manifestaciones fenoménicas que componen nuestra realidad. Como veremos, la tensión existente entre dos visiones de la vida con posturas antitéticas sobre el origen de la organización biológica, muestra un cierto paralelismo con esa situación. Mientras que la visión externalista percibe la vida como una materia extremadamente maleable ante las presiones adaptativas del entorno, la visión internalista, en cambio, da una especial relevancia a las propiedades más puramente internas o autoorganizativas de lo vivo. Para aquella, es la evolución la que dota a la vida de sus propiedades esenciales mientras que para ésta, la evolución es simplemente un reflejo de las propiedades constitutivas de lo vivo. Espero que este trabajo, siguiendo el espíritu kantiano, contribuya a crear una visión en la que la evolución sea a la vez producto y causa de la organización biológica.

Presentación por capítulos

En el primer capítulo se analizan las dos visiones de la vida mencionadas, que denomino internalista y externalista, para defender la necesidad de una visión “complementaria”. Ello me obliga a discutir y reelaborar una serie de principios filosóficos e historiográficos, desarrollados fundamentalmente por Ernst Mayr, uno de los mayores artífices de la Síntesis Moderna, como la distinción entre causas próximas y últimas, la autonomía de la biología o el episodio histórico de la ruptura con el pensamiento tipológico. También se ofrece una clasificación de las diferentes formas en que la autoorganización puede relacionarse con la selección natural como agente organizador del cambio evolutivo.

En el segundo capítulo presento una breve historia de la teoría evolutiva moderna, en la cual la selección natural se presenta como la principal “fuerza” productora del orden

biológico, junto a un análisis de su funcionamiento y del desarrollo conceptual que ha llevado a muchos filósofos y biólogos a la adopción de diferentes versiones de adaptacionismo. El modelo del artefacto es una forma de adaptacionismo metodológico, la opción más extendida, que recomienda estudiar los organismos como si fuesen máquinas. Sin embargo, aunque este tipo de adaptacionismo pueda haber sido heurísticamente útil, ha dejado de lado una de las principales características de la vida: su capacidad de construirse a sí misma, de funcionar antes de estar “terminada”, de desarrollarse.

El desarrollo es, por lo tanto, la idea nuclear del tercer capítulo, en el que se analizan diferentes corrientes críticas a la imagen del desarrollo que promueve la *concepción heredada de la evolución* (Sterelny & Griffiths 1999) —es así como denominaremos a la interpretación estandar de la teoría evolutiva derivada de la Síntesis Moderna— que proponen modelos alternativos y nuevas imágenes a la metáfora del programa genético (Keller 1995, 2000 a,b,c). Se analizan comparativamente posiciones internalistas (Goodwin, Kauffman, Alberch) e interaccionistas (DST) del desarrollo extrayendo sus repercusiones evolutivas. Se presenta finalmente a la evo-devo como una teoría que conjuga adecuadamente aspectos internalistas e interaccionistas y que, sin menoscabar los supuestos básicos del darwinismo, ofrece un programa de investigación cualitativamente diferente al de la concepción heredada.

En el cuarto capítulo, mostramos cómo, a través de la particular visión que promueve la evo-devo, en la que las propiedades internas son contempladas desde una perspectiva evolutiva, los conceptos de constricción, homología y evolucionabilidad cobran una nueva luz. Las constricciones del desarrollo, originadas como resultado de propiedades mecánicas de los recursos de construcción orgánica, posibilitan la creación de homologías, estructuras morfológicas que, tras una fase de asimilación genética, acaban convirtiéndose en los “bloques de construcción” de la morfología. La evolucionabilidad de un sistema, un concepto central de la evo-devo, está ligada a la selección por propiedades de “alto nivel”, que vienen a coincidir con las propiedades que fomentan las capacidades de desarrollo del sistema, lo que hace que la tensión entre la visión externalista y la internalista se disuelva.

Para terminar, en el quinto capítulo, se presenta una revisión de la evolución del concepto de gen en términos de un conflicto entre estabilidad replicativa y dinamismo en el desarrollo que culmina con una reconceptualización de la causalidad genética a la luz de la evo-devo que, inserta en un contexto dinámico epigenético conestructura de red, ofrece una nueva base conceptual para entender tanto la evolución como el desarrollo.

Capítulo I

Vida, evolución y organización

Evolution is a change from a no-howish untalkaboutable all-alikeness by continous sticktogetherations and somethingelsifications

William James

1. Introducción

El universo nos ofrece un espectáculo de constante cambio en el que percibimos la insistente sucesión entre la generación, desarrollo y destrucción de diversas formas. Galaxias formadas de cientos de miles de estrellas en diferentes estados de evolución, planetas compuestos de polvo de estrellas muertas y, en algunos de esos planetas, o por lo menos, a ciencia cierta, en uno de ellos, la vida. La vida en la Tierra es una muestra ineludible de esta cambiante diversidad formal. Los seres vivos, a través de un largo proceso evolutivo, están presentes en medios tan diferentes como los océanos y el aire, se han asentado en las cálidas y húmedas franjas tropicales, y también en las frías y áridas zonas polares, desplegando una enorme variedad de complejas formas funcionales.

Sin embargo, antes de contar con la idea de la evolución, el mundo se consideraba fundamentalmente estático. Las fuerzas de la naturaleza, se pensaba, sólo podían mantener las formas originales creadas por Dios, y tanto la diversidad orgánica como la complejidad adaptativa de cada forma se consideraban evidencia directa de un diseño intencional concebible únicamente como producto de la perfección y sabiduría divinas, y prueba, por lo tanto, de su existencia¹.

La teoría de la evolución biológica vino a romper con esta visión estática y prediseñada del mundo. En realidad, esta teoría forma parte de toda una nueva aproximación al estudio del pasado de la tierra. Antes de que Darwin abordara el problema del origen de las especies, los geólogos y cosmólogos habían comenzado ya a desafiar la visión medieval del mundo, postulando que la propia Tierra, e incluso el

¹ El “argumento del diseño”, como veremos en el segundo capítulo, era el principal principio de la corriente filosófica denominada teología natural y tuvo una gran influencia en los naturalistas del XIX.

I. Vida, evolución y organización

universo, habían cambiado significativamente desde su origen. Esta visión de un universo físico en evolución permitió imaginar que los seres vivos también podían estar sometidos al cambio natural. Una de las características del pensamiento científico moderno es que todos los rasgos del mundo natural, cosmológico, geológico y biológico pueden ser explicados como el resultado de fuerzas naturales actuando durante largos periodos de tiempo (Bowler 1984).

La gran aportación de Darwin fue proporcionar un posible “mecanismo” que explicase la evolución: la selección natural. La selección natural permitía dar cuenta de las causas del diseño adaptativo de la vida sin recurrir a una explicación teológica. Sin embargo, durante los años siguientes a la publicación del *Origen de las Especies*, aunque se constató una positiva acogida del principio del origen común de las especies, de la aceptación del hecho de la evolución –la mayoría de los naturalistas se hicieron evolucionistas— no se aceptó igualmente el mecanismo de cambio. Uno de los principales problemas que planteaba la teoría de Darwin a los biólogos del periodo pre-sintético, sobre todo a los morfólogos y experimentalistas, herederos de la morfología trascendental pre-darwiniana², era el carácter fundamentalmente histórico que imprimía a las forma orgánicas (Russell 1916).

En efecto, la embriología experimental de la *Entwicklungsmechanik*, desarrollada por Roux y His, centrada en encontrar las causas próximas del desarrollo, reaccionó contra el modo de explicación historicista usado por el darwininismo. Desde la morfología, D’Arthy Thompson (1917), rechazó en los mismos términos la aproximación histórica a la explicación de la forma. Este tipo de trabajos no trataba de explicar la complejidad adaptativa de la vida, sino su organización interna.

De hecho, si hay otro fenómeno que haya despertado una fascinación similar a la que causa la enorme diversidad biológica y sus complejas adaptaciones, ese es el del desarrollo. El hecho de que de una pequeña semilla, o de un óvulo fertilizado, emerja, en un corto lapso temporal, que va desde varios minutos a varios años, un organismo vivo, compuesto de una gran cantidad de células, órganos especializados, y capaz de comportamientos extremadamente complejos, nunca dejó de estimular el interés de los biólogos, y llevó a muchos investigadores a considerar el problema del desarrollo como paradigma del problema de la vida en general (Bertalanffy 1933).

Haeckel comparaba el cambio que introdujo Darwin en biología al que implantó Copérnico en cosmología. Pensaba que uno de sus principales méritos consistía en haber eliminado de la ciencia los últimos restos de la concepción antropocéntrica del

² Cuando apareció la obra de Darwin existía ya una morfología bien definida que trataba de descubrir en detalle la unidad del plan existente bajo la diversidad formal, separando lo accesorio y adaptativo de constante y fundamental.

universo, es decir, de un modo de explicación *teleológica*, según la cual las características orgánicas han sido creadas con vistas a determinados fines. Sin embargo, para los morfológicos experimentales, el darwinismo no acababa completamente con este tipo de explicación puesto que la selección natural no se veía como un principio realmente causal. En el desarrollo, estos investigadores observaban un proceso de diferenciación causado por las interacciones entre diversas sustancias, tejidos y formas emergentes, por lo que conceptos como adaptación, selección, lucha por la existencia, eran completamente ajenos a la práctica habitual de los mismo, y sencillamente, no les servían para explicar adecuadamente el desarrollo. La desconfianza a este modo de explicación se acrecentaba debido a que el darwinismo enfocaba desde el punto de vista de su eficacia para la conservación del organismo, no alguno, sino todos los fenómenos de la vida.

La *Entwicklungsmechanik*, por lo tanto, aunque se mostrase plenamente de acuerdo con el darwinismo en cuanto que también consideraba como misión esencial de la biología la investigación puramente causal de los fenómenos en el organismo, la entendía de una forma diferente, que debía ser distinguida del modo de explicación que éste proporcionaba. Proyectaba sus miradas sobre las formas de vida y sus cambios, sin preguntarse si estos sucedían como producto de una intención consciente o una inmanente finalidad. Antes de abordar el estudio de la filogenia, sostenía, es necesario un estudio previo de los mecanismos causales del desarrollo. En este sentido, la morfología experimental se planteaba problemas “trascendentales” en la terminología kantiana, ya que deseaban saber con arreglo a qué supuestos y principios es posible en general la investigación filogenética. Sólo resolviendo ese problema previo “es posible superar la “simplística filogenética” anterior y elevar la teoría de la evolución al plano de una ciencia consciente de su misión específica y de sus límites metodológicos” (Cassirer 1979, p. 208).

Este conflicto que tuvo lugar en los primeros momentos del darwinismo deja translucir el problema al que nos enfrentaremos a lo largo de este capítulo. A la hora de intentar caracterizar la vida en la biología actual se puede constatar la existencia de dos formas fundamentales de entenderla, una basada en su aspecto evolutivo y otra en su aspecto organizativo (Maynard Smith 1986, Kauffman 1993) que, en principio, no son fácilmente integrables. La visión externalista intenta comprender los sistemas vivos como producto de un proceso histórico adaptativo que puede interpretarse como el cambio de las frecuencias genéticas de las poblaciones en función de las presiones selectivas externas del entorno. La visión internalista, por su lado, considera la comprensión de la organización biológica como una condición previa necesaria e ineludible para poder entender la evolución, y es más, tiende a tratar la evolución como un factor secundario, no esencial de la vida (Varela 1979, Rosen 1991). Desde nuestro

I. Vida, evolución y organización

punto de vista sólo una perspectiva que aborde el estudio de la evolución y la organización biológica de forma conjunta va a ser capaz de ofrecer una visión completa y coherente de la vida.

En el siguiente apartado ofrecemos una caracterización de estas dos visiones. Más adelante examinaremos varias propuestas que han tratado de unificarlas y mostraremos por qué a nuestro parecer no son completamente satisfactorias. Pero previamente analizaremos críticamente una serie de principios filosóficos desarrollados por Ernst Mayr que forman parte de la base conceptual de la Síntesis Moderna—como la dicotomía entre causas próximas y últimas, la ruptura con el “pensamiento tipológico” y el problema de la autonomía de la biología.

2 . El problema del orden biológico: dos visiones de la vida

Puede parecer sorprendente el hecho de que en el denominado “siglo de la biología” todavía no se haya conseguido una definición de “vida” aceptada por toda la comunidad científica. La mayoría de las propuestas de definición se limitan a la enumeración de una serie de propiedades³ (Umerez 1995, Bedau 1996).

Este tipo de definiciones, a pesar de su disparidad, tratan de integrar dos aspectos fundamentales de la vida: organización y evolución. Estos dos aspectos, como diferentes autores han puesto de manifiesto (Maynard-Smith 1986, 2000c, Pattee 1995, Kauffman 1993), generan dos vías de investigación o dos formas de aproximarse al estudio de lo viviente, dos visiones de la vida. Por un lado, tenemos la que denominaremos *visión externalista*, que, al contemplar la vida fundamentalmente como el resultado de un proceso evolutivo, se interesará por ciertas propiedades de la misma ligadas a este aspecto, como su capacidad replicativa, o la apariencia de diseño que se

³ Bedau (1996) nos ofrece una muestra de este tipo de “definiciones”.

i) Self reproduction; information storage of self-representation; metabolization; functional interactions with the environment; interdependence of parts; stability under perturbations; the ability to evolve (Farmer and Belín 1992)

ii) Teleonomic or purposeful behaviour; autonomous morphogenesis; reproductive invariance (Monod 1972)

iii) Self-reproduction, genetics and evolution; metabolization. (Crick 1981).

iv) Metabolism; self-reproduction; mutability (Küpers 1985).

v) Self-reproduction; the capacity for open-ended evolution (Ray 1992).

vi) 1. All levels of living systems have an enormously complex and adaptive organization 2. Living organisms are composed of a chemically unique set or macro-molecules. 3. The important phenomena in living systems are predominantly qualitative, not quantitative. 4. All levels of living systems consist of highly variable groups of unique individuals. 5. All organisms possess historically evolved genetic programs which enable them to engage in “teleonomic” processes and activities. 6. Classes of living organisms are defined by historical connections of common descent. 7. Organisms are the product of natural selection. 8. Biological processes are especially unpredictable. (Mayr 1982)

desprende de la complejidad adaptativa de ciertas características de los organismos. La *visión internalista*, sin embargo, centra su atención esencialmente en la organización de los sistemas biológicos, entendida como la serie de procesos causales que dan lugar a la forma orgánica “aquí y ahora”, y toma como modelo procesos como el desarrollo, el metabolismo o la autoorganización.

Hemos utilizado el término “visión” en su sentido “natural” o intuitivo. Sin embargo, creemos que puede construirse un concepto de visión más específico. Nuestra idea de “visión” se apoya la noción de “perspectiva” (Griesemer 2000, Callebaut & Müller 2002) y la de “background assumptions” (Depew & Weber 1988). Partiendo de una noción de las teorías científicas como las “colecciones de modelos y sus consecuencias” que representan e interpretan fenómenos (Griesemer 2000, p. 350), las perspectivas, o “presupuestos básicos” en la terminología de Depew y Weber, se encargarían de coordinar los modelos y los fenómenos. Esta coordinación es necesaria puesto que los fenómenos son complejos, los intereses científicos en ellos son heterogéneos y el número de maneras posibles de representarlos es enorme. Un ejemplo de una perspectiva de este tipo sería la noción de determinismo genético. Existen multitud de modelos de interacción genética para casos particulares. En ciertos casos, permiten explicar la presencia de un rasgo en función de la presencia o ausencia de un determinado gen en el organismo, en otros, sólo cuando se da una determinada combinación de genes y factores ambientales y existen muchos otros en los que el factor genético es irrelevante. Sin embargo, bajo la perspectiva del determinismo genético, se tiende a tomar como modelo o caso paradigmático el primero, y los demás como casos derivados, particulares o más complejos del mismo.

Pues bien, una visión se genera a partir del conjunto de perspectivas preferidas en la disciplina, e incluye además los elementos metafóricos que forman parte central de su discurso. Las teorías científicas hacen metáforas de un alto nivel de abstracción, con una gran resonancia filosófica, que transmiten una visión de los fenómenos que explican. Estas perspectivas son expresadas en “imágenes” que especifican líneas preferentes de abstracción de los fenómenos de interés y dan prioridad a ciertos principios para la construcción de modelos⁴ (pensemos, por ejemplo, en la imagen del desarrollo como un programa genético de la visión externalista).

⁴ La idea de imagen está directamente relacionada con lo que Kuhn denominó “matriz disciplinaria” (Callebaut & Müller 2002). Estas matrices forman parte implícita de la educación científica, en la cual el aprendizaje de ciertos ejemplos paradigmáticos (*exemplars*)—aplicaciones típicas de generalizaciones simbólicas o teorías a fenómenos—es fundamental. Las comunidades científicas con diferentes imágenes tenderán a ver el mundo de formas diferentes. Las imágenes que muestran un mecanismo, especialmente si éste es visual, son particularmente aptas para proporcionar inteligibilidad, tanto a los investigadores o estudiantes, como al público en general (Machamer et al. 2002). Si se quiere convencer a un genetista de

I. Vida, evolución y organización

Ofrecemos a continuación una caracterización de estas dos visiones enfrentadas de la vida y de la evolución.

2.1 La visión externalista

La visión externalista, nacida como una respuesta científica a la *teología natural*, heredó de ésta los problemas que se consideraban relevantes, y, con ellos, su concepción sobre las características fundamentales de lo vivo. Como veremos en el segundo capítulo, en la *teología natural* los organismos, diseñados por una inteligencia divina, se conceptualizaban a la manera de dispositivos mecánico-funcionales⁵. De ahí se explica la tendencia del darwinismo a concentrarse en las relaciones funcionales externas de los organismos, consideradas en términos de la utilidad de una característica del organismo en relación con un modo de vida particular en un entorno dado (adaptaciones). Así, Maynard Smith (1975) afirma:

We shall regard as alive any population of entities which has the properties of multiplication, heredity and variation. The justification for this definition is as follows: any population with these properties will evolve by natural selection so as to become better adapted to its environment. Given time, *any degree* of adaptive complexity can be generated by natural selection (p. 96, la cursiva es mía).

Este tipo de enfoque tiende a enfatizar la diversidad del dominio biológico, las peculiaridades específicas de los organismos y la forma en que las especies difieren entre ellas en relación a sus entornos particulares y sus modos de vida (Webster & Goodwin 1982, p. 22). Para ello, promueve una concepción atomística de las formas de vida en la que las relaciones funcionales internas entre las partes, aunque no ignoradas, son relegadas a un papel secundario. Así, sugiere que toda forma, es en principio, posible.

La teoría de la selección natural proporcionó un “mecanismo” que permitía explicar la sorprendente funcionalidad adaptativa de la vida sin recurrir a explicaciones teológicas. La *concepción heredada*, representante actual de la visión externalista de la vida, considera la evolución por selección natural como el nexo que une todas las subdisciplinas biológicas, la “teoría del todo” en biología. La confluencia de las recientes aportaciones de la biología molecular y la biología evolutiva con el lenguaje informacional traído de la cibernética y la ciencia de sistemas (Kay 1997, 2000, Sarkar 1996a), ha llevado a subsumir la organización biológica bajo la noción de programa

la plausibilidad de una interpretación epigenética del desarrollo, una reconstrucción visual del fenómeno sería ideal, mientras que el mejor de los argumentos siempre puede fallar.

genético, un programa cuya decodificación mediante el proceso de desarrollo produce al organismo, y cuya codificación o diseño depende fundamentalmente de la selección natural (Mayr 1961, Maynard-Smith 2000a). La evolución, desde esta perspectiva, se entiende como el proceso de modificación de este programa, que puede observarse en el cambio de las frecuencias de genes en las poblaciones (Arms & Camp 1987). Como la variabilidad del sistema genético se considera ilimitada en principio, la evolución puede interpretarse como una exploración aleatoria del espacio de secuencias genéticas, en el que la selección asume el papel de “filtro” funcional externo.

Baste por el momento con esta breve caracterización de la “visión externalista” de lo viviente, ya que dedicaremos el segundo capítulo específicamente a esta cuestión, y pasemos a describir la que denominamos “visión internalista”.

2.2 La visión internalista

La visión internalista proviene de una larga tradición biológica más próxima a disciplinas como la biología del desarrollo, la fisiología y la biología teórica. La evolución, desde este punto de vista, más que como un “mecanismo” generador de orden, se interpreta como un proceso dinámico, orgánico, que emerge de la organización biológica.

Como señalábamos en la introducción, la idea de que la selección natural es un mecanismo ha sido, desde sus orígenes, fuente de controversia para los desarrollistas. A éstos la selección natural no les parecía un mecanismo causal ya que atribuye el desarrollo de la vida a una azarosa combinación de accidentes⁶. La selección sólo puede eliminar las variantes que por azar no se vean favorecidas en la lucha por la existencia, y las variaciones se producían por un efecto que Darwin no podía describir, aunque, en principio, no tenía relación con las necesidades de la especie. ¿Cómo entonces podía decir, se preguntaban, que había explicado la evolución si no podía dar cuenta del origen de las variaciones en las que está basada? Una verdadera causa de la evolución debería dar cuenta de la producción de variación (Bertalanffy 1933).

La selección natural, desde este punto de vista, no tiene propiedades generativas, no es un mecanismo que produzca organización, ya que la selección actúa sobre una variabilidad previamente organizada que demanda de una explicación. Por ello, desde esta perspectiva, la selección se interpreta más como efecto que como una causa de las

⁵ Es decir, los organismos se interpretan como sistemas “descomponibles” en la terminología de Simon (1962), en los que cada parte tiene una función específica que puede ser descrita independientemente de la organización funcional global del sistema.

⁶ Herschell, por ejemplo, denominó a la selección natural como “law of higgeldy-piggeldy” (“ley del sin ton ni son”)

I. Vida, evolución y organización

propiedades organísmicas y, de hecho, la evolución no se considera realmente indispensable para entender la vida⁷.

Es conveniente que nos detengamos en describir diferentes aproximaciones teóricas que pueden enmarcarse dentro de esta visión alternativa de la vida, como son el estructuralismo, la teoría autopoiética y las teorías “autoorganizativas”.

2.2.1 Estructuralismo

El estructuralismo (Webster & Goodwin 1982, Goodwin 1982, 1989, Smith 1992) tendría sus raíces en la *morfología transcendental* del siglo diecinueve. La morfología transcendental, practicada por un importante grupo de biólogos (Oken, Tiedemann, Meckel y von Baer en Alemania, Owen en Inglaterra, y Cuvier y Geoffroy St. Hilaire en Francia, por citar a los principales) influidos por la filosofía idealista alemana de la *Naturphilosophie*, fundamentada a su vez, sobre las ideas de Goethe, Schelling y Kant, consideraba que el mundo animal puede ordenarse en unos pocos tipos básicos o patrones abstractos, consistentes en un arreglo de partes de relaciones topológicamente constantes. Las relaciones de transformación entre estos tipos ideales se consideran como la causa (formal) de las transformaciones en el desarrollo. Estos biólogos compartían un concepto de cambio “evolutivo” en el que los organismos tienden a una mayor perfección, sea mediante el desarrollo, la metamorfosis o la transmutación, aunque siempre preservando un ideal racional. Algunos de ellos —muchos eran explícitamente antievolucionistas, como Cuvier, y otros, como von Baer, sólo podían aceptar un tipo de cambio evolutivo restringido a las constricciones impuestas por los tipos básicos— extendieron este principio de cambio del organismo individual a la filogenia, que, en contraposición al neodarwinismo, consideraban guiada por propiedades generativas internas de la organización biológica (Russell 1916, Richards 1992).

El estructuralismo trata de recuperar de esta perspectiva dos importantes características de la organización biológica que la teoría darwiniana tiende a

⁷ Rosen sostiene que “We cannot answer the question ...”Why is a machine alive?” with the answer “Because its ancestors were alive.” Pedigrees, lineages, genealogies and the like are quite irrelevant to the basic question. Ever more insistently over the past century, and never more so than today, we hear the argument that biology is evolution; that living systems instantiate evolutionary processes rather than life; and ironically, that these processes are devoid of entailment, immune to natural law, and hence outside of science completely. To me, it is ease to conceive of life, and hence biology, without evolution” (Rosen 1991, pp.254-255). Varela, en una línea similar afirma “I maintain that evolutionary thought, through its emphasis on diversity, reproduction, and the species in order to explain the dynamics of change, has obscured the necessity of looking at the autonomous nature of living units for the understanding of biological phenomenology. Also I think that the maintenance of identity and the invariance of defining relations in the living unities are at the base of all possible ontogenic and evolutionary transformation in biological systems (Varela 1979, p.5, en Etxeberria 2002).

infravalorar. En primer lugar, los organismos son “todos estructurales” en los que las partes deben entenderse en función de su relación entre ellas y su lugar en la estructura global. En segundo lugar, las diversas formas adultas constituyen sistemas de transformaciones empíricamente reconocibles (Webster & Goodwin 1982).

El organismo, por lo tanto, se percibe como una unidad estructural autoorganizada y gobernada por leyes. Los genes, elemento ontológico fundamental de la visión externalista, se interpretan, desde esta posición, como una más de las constricciones que actúan sobre el proceso generativo, junto al resto de recursos y los factores ambientales. Un cambio aleatorio en cualquiera de estos factores no resulta en un cambio aleatorio en el fenotipo, sino en un cambio ordenado hacia otra posibilidad, hacia otro estado posible dentro de un sistema de transformaciones. De hecho, tanto las perturbaciones mecánicas del desarrollo como las genéticas, si no son letales, generalmente resultan en nuevas formas que son típicas, estructuralmente armoniosas aunque no adaptativas (en el tercer capítulo mostramos como el estudio de “malformaciones” ha sido una de las claves de la visión internalista). La forma orgánica no puede explicarse únicamente en términos selectivos, es necesario dar cuenta además de cómo son posibles las formas particulares que observamos, lo que demanda un conocimiento de los procesos generativos que construyen estas formas.

La teoría de la selección natural requiere que la variación en una población no esté constreñida con respecto a las relaciones funcionales externas o adaptativas. Sin embargo, esta idea, piensa Goodwin (1982), se ha llevado más allá de su ámbito legítimo de actuación

For the “Darwinists”, organismic form was entirely defined in terms of an atomistic aggregate of “parts” in functional relation to the environment, so that the slide from a concept of a lack of constraint on variation relative to “needs” to a concept of the absolute lack of constraint of production is intelligible, if unforgivable (Webster & Goodwin 1982, p. 26).

Por lo tanto, el hecho de que la forma orgánica no pueda explicarse únicamente en términos selectivos, hace que las demandas adaptativas del entorno no sean las determinantes únicas del proceso de cambio orgánico y que los procesos de constitución de la misma sean igualmente relevantes para determinar el cambio evolutivo.

2.2.2 La teoría autopoietica

La teoría autopoietica comparte con el estructuralismo esta visión sistémica y centrada en la organización. La noción de autopoiesis (“auto-producción”) fue planteada por Maturana y Varela como una caracterización mínima y general de los seres vivos,

I. Vida, evolución y organización

tomando como modelo la unidad biológica básica: la célula (Varela et al. 1974, Varela 1979, Maturana & Varela 1980, Maturana. & Varela 1984). La vida, para estos autores, se funda en un patrón de organización que no se puede atribuir a ningún componente en particular. La unidad autopoietica se constituye como un todo sistémico en el que las partes, los componentes del sistema, no tienen sentido si se aíslan de una red global de procesos constructivos íntimamente relacionados entre sí, que continuamente producen y transforman dichos componentes. Esta red global de relaciones establece una dinámica de auto-mantenimiento en la cual *acción y constitución* significan lo mismo para el sistema: es decir, *su ser es su hacer* (Weber & Varela 2002), su actividad es la continua reconstrucción de todo aquello que lo constituye como unidad operacional⁸. La autopoiesis lleva consigo, pues, que componentes y procesos queden imbricados en una lógica de producción cíclica, recursiva. Una organización autopoietica se define, por lo tanto, como una red de producción de componentes que i) participa recursivamente en la misma red de producción de componentes y ii) realiza la red de producciones como una unidad en el espacio en el que los componentes existen.

Un sistema autopoietico puede sufrir transformaciones a partir de dos tipos de fuentes: el ambiente, visto como una fuente de eventos independientes, en el sentido de que no están determinados por la organización del sistema, y el propio sistema, como fuente de estados que pueden aparecer como una compensación a una perturbación, pero que pueden en sí mismos considerarse perturbaciones que generan cambios compensatorios. En la fenomenología del sistema autopoietico estas dos fuentes de perturbación son indistinguibles, están unidas para formar una única ontogenia. Las continuas interacciones de un sistema plástico con perturbaciones recurrentes producirá una selección continua de la estructura del sistema. Esta estructura determinará, por un lado, el estado del sistema y su dominio de perturbaciones permitidas, y por otro, permitirá al sistema funcionar en un entorno sin desintegración. Este proceso se denomina acoplamiento estructural. Si consideramos también el entorno del sistema como un sistema plástico, entonces el sistema y el entorno tendrán una historia acoplada de transformaciones estructurales (Varela 1979).

Desde este punto de vista, la selección natural se limita a ir eliminando los organismos menos adaptables, no tiene propiedades generativas, sino que es resultado de la reproducción diferencial de unidades autopoieticas, no el mecanismo que las genera. La evolución se entiende como un proceso de “deriva natural” (*natural drift*). La noción de “deriva natural” ofrece una noción de adaptación no histórica. Desde la visión externalista las adaptaciones se consideran rasgos evolucionados por selección natural, desde esta perspectiva, sin embargo, los organismos se consideran ya adaptados

⁸ También Jonas (2000), defiende una posición similar a la de la autopoiesis, en la que el metabolismo

a sus entornos, puesto que constituyen formas viables capaces de interactuar con su entorno. Esta adaptabilidad hace ver a los organismos como agentes activos de su cambio evolutivo (Etxeberria 2004).

2.2.3 El concepto de autoorganización

La visión internalista ha recibido un fuerte apoyo gracias al desarrollo de nuevas teorías sobre la autoorganización en diferentes tipos de sistemas y a diferentes niveles de la organización biológica (Thom 1975, Prigogine & Stengers 1979, Bak 1996, Kauffman 1993). Frente a la visión externalista, que, como veremos en la tercera sección, tiende a ver el estudio de la organización biológica como un dominio autónomo al de las ciencias físicas, este tipo de teorías tratan de integrar la vida en solución de continuidad con la materia inanimada, para elaborar de este modo una perspectiva más naturalizada tanto de la fenomenología viviente como de la evolución. La evolución, desde esta perspectiva, no puede ser entendida como un proceso desacoplado de la dinámica autoconstructiva del organismo.

El concepto de autoorganización, genéricamente descrito como el proceso mediante el cual surgen espontáneamente patrones estructurales de las interacciones de los subcomponentes del mismo, ha sido recientemente usado por toda una serie de investigadores descontentos con la tendencia adaptacionista que está sufriendo el neodarwinismo para proponer una reevaluación de la teoría evolutiva (ver por ejemplo, Oyama 1985, Kauffman 1993, Salthe 1993, Depew & Weber 1995, Müller & Newman 2003). La principal ventaja que tiene este tipo de aproximación es que proporciona una visión de la evolución más cercana al contexto material en el que la vida se inserta, acompañado en ciertas ocasiones además de un marco matemático-formal para el estudio de este tipo de dinámica. El uso de simulaciones, a su vez, permite construir y testar modelos que de otra manera escaparían a nuestra comprensión debido al gran número de componentes e interacciones que caracteriza la aparición de este tipo de orden.

A pesar de que el término “autoorganización” se usa ampliamente en la literatura científica (Yates 1987) no parece haber una definición canónica del mismo (Ver la Tabla 1). Una de las más recientes y generales la define como:

A phenomenon in which system-level patterns spontaneously arise solely from interactions among subunits of the system. (Anderson 2002, p.247)

tiene una importancia fundamental.

I. Vida, evolución y organización

Esta situación no es extraña por la propia pluralidad de fenómenos que parecen estar regidos por principios autoorganizativos. Se habla de autoorganización para explicar fenómenos puramente físicos, como la formación de tornados o láseres, químicos, como estructuras disipativas, biológicos, como reacciones básicas del metabolismo o las sociedades de insectos, y formales, como los que se producen en las redes booleanas y autómatas celulares (Solé & Goodwin 2000).

Ante esta situación sería conveniente en primer lugar distinguir el fenómeno ontológico de la autoorganización de las diferentes aproximaciones teóricas o metodológicas al mismo. Es decir, no hay que confundir la autoorganización con las herramientas teórico-conceptuales desarrolladas para dar cuenta del fenómeno. Por ejemplo, la aproximación a la autoorganización que proviene de la termodinámica de los procesos alejados del equilibrio cuenta con un arsenal conceptual propio de ésta teoría (transición de fase, estructura disipativa) muy diferente al que se maneja desde las ciencias de la complejidad (“orden al borde del caos”, redes booleanas, etc.). Estas herramientas conceptuales dispares no deben distraernos del principio ontológico fundamental que está en la base de las diferentes posiciones teóricas, la aparición espontánea de patrones ordenados, organización, causados por la interacción recurrente y no lineal entre los componentes del sistema.

Esta disparidad conceptual es, en parte al menos, un reflejo del doble origen del concepto de autoorganización. El concepto de autoorganización proviene de dos tradiciones distintas. Una es la denominada “Segunda Cibernética”, cuyos trabajos se remontan a los primeros años sesenta, y que puede considerarse la precursora de las modernas ciencias de la complejidad, y la otra la Escuela de Bruselas, que haría populares sus investigaciones sobre la termodinámica de procesos irreversibles.

Self-organization is considered to be:

1. indicative of a machine that is “determinate and yet able to undergo spontaneous changes of internal organisation” (Ashby, 1947: p. 125)
2. “a set of dynamical mechanisms whereby structures appear at the global level of a system from interactions among its lower level components” (Nicolis and Prigogine, 1977, cited in Bonabeau et al., 1997)
3. “associated with the spontaneous emergence of long-range spatial and/or temporal coherence among the variables of the (organized) system” (Nicolis, 1986: p. 7)
4. “the spontaneous emergence of coherence or structure without externally applied coercion or control” (Ho and Saunders, 1986: p. 233)
5. ‘a system is self-organizing if it acquires a spatial, temporal or functional structure without specific interference from the outside. By “specific” we mean that the structure or functioning is not impressed on the system, but that the system is acted upon from the outside in a nonspecific fashion’ (Haken, 1988: p. 11)
6. “the ability of systems comprising many units and subject to constraints, to organize themselves in various spatial, temporal or spatiotemporal activities. These emerging properties are pertinent to the system as a whole and cannot be seen in units which comprise the system” (Babloyantz, 1991: p. ix)
7. “the creation of macroscopical patterns by the action of forces distributed in a much more homogeneous way than the structures that arise. Hence, this kind of transformation implies a spontaneous breaking of symmetry” (Belousov, 1993)
8. “the spontaneous emergence of nonequilibrium structural organization on a macroscopic level due to collective interactions between a large number of simple, usually microscopic, objects” (Coveney and Highfield, 1995: p. 432)
9. “a process where the organization (constraint, redundancy) of a system spontaneously increases, i.e. without this increase being controlled by the environment or an encompassing or otherwise external system” (Heylighen, 1997)
10. “a process in which pattern at the global level of a system emerges solely from numerous interactions among the lower-level components of the system. Moreover, the rules specifying interactions among the system’s components are executed using only local information, without reference to the global pattern” (Camazine et al., 2001: p. 8)

Tabla 1. Varias definiciones de autoorganización, ordenadas cronológicamente (Anderson 2002).

I. Vida, evolución y organización

2.2.3.1 El concepto termodinámico de autoorganización. La Escuela de Bruselas

En un principio, el desarrollo de la termodinámica en la mitad del siglo diecinueve pareció aportar resultados contrarios a la teoría darwiniana. La segunda ley implicaba que el universo se dirigía hacia una muerte térmica, un proceso irreversible en el que las diferencias energéticas se desvanecen paulatinamente hasta una situación de completa homogeneidad y pérdida de orden o máxima entropía. Esto parecía entrar en contradicción con el desarrollo de la vida en la Tierra, en el que no sólo se aprecia heterogeneidad y estructura, sino incremento en su complejidad.

Schrödinger (1944) mostró que esta interpretación era en realidad un “pseudoproblema”. Un ser vivo no es un sistema cerrado, es un sistema abierto, que intercambia constantemente materia y energía con su entorno. Un sistema abierto puede mantener su estructura interna a costa de aumentar la entropía de su entorno en mayor medida, en efecto, la segunda ley sólo requiere que el universo en su totalidad incremente su entropía. El trabajo de Schrödinger inspiró a muchos investigadores a aplicar consideraciones termodinámicas a sistemas biológicos, que constatarían que la capacidad de mantener la organización interna en detrimento de la de su entorno es propia de sistemas abiertos que se mantienen lejos del equilibrio.

La Escuela de Bruselas (Glansdorf & Prigogine 1971, Prigogine & Stengers 1979, 1984, Nicolis & Prigogine 1977, Prigogine 1980, Nicolis 1989) ha estudiado cómo, en sistemas estabilizados lejos del equilibrio termodinámico, el aumento de entropía y orden van de la mano. Según Prigogine la segunda ley no sólo es consistente con la evolución sino que ayuda a explicarla. Muchos de los sistemas que presentan dinámicas no lineales están fuertemente ligados a sistemas alejados del equilibrio, sistemas abiertos, que mantienen su estructura interna absorbiendo energía y materia y que luego disipan en un estado más degradado a su entorno. Son sistemas abiertos cosas tan dispares como tornados, células, comunidades ecológicas o sistemas económicos. Prigogine llama a este tipo de sistemas estructuras disipativas⁹. Las estructuras disipativas suelen formarse por algún tipo de autoorganización. En un sistema químico,

⁹ “A partir de cierta distancia del equilibrio, de cierta intensidad de los procesos disipativos, el segundo principio ya no sirve para garantizar la estabilidad de ese estado estacionario. En ciertos sistemas existe un umbral, una distancia crítica respecto al equilibrio a partir de la cual el sistema se hace inestable, a partir de la cual una fluctuación puede eventualmente no remitir, sino aumentar. Una de las consecuencias más notables de la termodinámica de los sistemas alejados del equilibrio es que *este umbral existe siempre en sistemas químicos en los que las reacciones están acopladas, y en los que existen circuitos de realimentación*. Cuando una fluctuación aumenta más allá del umbral crítico de estabilidad el sistema experimenta una transformación profunda, adopta un modo de funcionamiento completamente distinto, estructurado en el tiempo y en el espacio, funcionalmente organizado”. Surge entonces “ (...) un proceso de autoorganización, (...) una estructura disipativa. Podemos decir que la estructura disipativa es la fluctuación amplificada, gigante, estabilizada por las interacciones con el medio, que sólo se mantiene por el hecho de que se nutre continuamente con un flujo de energía y de materia, por ser la sede de procesos disipativos permanentes” (Prigogine 1983, pp. 88-89).

por ejemplo, la forma más efectiva de construir estructura y disipar entropía es por medio de la autocatálisis. Una reacción química que produce una sustancia que puede ayudar a la producción de esa misma reacción mostrará una rápida amplificación de la concentración de la sustancia en cuestión. Es lo que se denomina un ciclo autocatalítico. Las estructuras disipativas, en virtud de los procesos autoorganizativos no lineales que las originan, muestran una gran sensibilidad a las condiciones iniciales, dependiendo de éstas pueden generar comportamientos ordenados, caóticos o complejos.

Se han elaborado modelos matemáticos de gran cantidad de reacciones fundamentales que se producen en las células vivas que muestran que pueden considerarse estructuras disipativas temporales (ver Montero y Morán (1992) para una buena compilación en castellano). También pueden explicarse desde esta perspectiva ciertos fenómenos ecológicos, como las relaciones cazador-presa en un ecosistema, o comportamientos sociales en insectos (Solé et al. 1993, Solé & Goodwin 2000). La característica común de todos estos ejemplos es que el sistema está formado por numerosas unidades en interacción, y que los sistemas se hallan abiertos a un flujo de materia y energía. La no linealidad de los mecanismos de interacción, en ciertas condiciones, da lugar a la formación espontánea de estructuras coherentes.

2.2.3.2 La autoorganización desde las ciencias de la complejidad

El tratamiento formal de los fenómenos autoorganizativos que parte de de las ciencias de la complejidad es cualitativamente diferente al termodinámico. Tiene sus raíces históricas en la cibernética y ciencia de sistemas de los años cincuenta que, apoyándose en las similitudes formales entre organismos y máquinas trató de caracterizar los fenómenos vitales en términos regulativos y de control, haciendo abstracción de los procesos físico-materiales que los soportan (Wiener 1948, Ashby 1956, 1962, Bertalanffy 1968). La “Segunda Cibernética” (von Förster 1962), surgida en los años sesenta, planteó la cuestión de la autoorganización desde la perspectiva de qué tipo de sistemas abstractos podían aparecer ante un observador como capaces de generar nuevas formas de organización imprevisibles o, por lo menos, no fácilmente predecibles por el mismo. El éxito de la Escuela de Bruselas hizo que este tipo de trabajos sobre autoorganización quedara relegado a un segundo plano, sin embargo, el reciente auge de las “ciencias de la complejidad”, la Vida Artificial (Langton 1989 a, b, Langton et al. 1992), o el conexionismo, han vuelto a poner de relevancia esa visión abstracta de la autoorganización de la tradición cibernética.

Un ejemplo paradigmático de este enfoque es el trabajo de Kauffman (1993) sobre redes booleanas. Este tipo de análisis (que tratamos más específicamente en el tercer

I. Vida, evolución y organización

capítulo), muy similar al utilizado en física para el estudio de materiales ferromagnéticos, denominado “modelo de Ising”, opta por abandonar la aproximación clásica basada en el cálculo integral. El sistema se representa como una red discreta de nodos, componentes básicos con pocos estados dinámicos, conectados variablemente. El estado de cada nodo está determinado por su propio estado y el de los nodos a los que está conectado. Este procedimiento permite abstraer las particularidades que distinguen a un miembro del conjunto de otro, considerándolos como conjunto de entidades simples que comparten ciertas características y modos de interacción, para centrarse en la interacción resultante entre los elementos y el efecto de su organización en la evolución del sistema que forman. Los resultados del análisis de este tipo de modelos muestran la existencia de un tipo de mecánica estadística que gobierna los sistemas complejos, una serie de leyes o patrones generales de comportamiento que dependen únicamente de propiedades formalmente caracterizables de sus elementos constituyentes.

Desde esta perspectiva, la autoorganización se considera como un fenómeno de formación espontánea de patrones, que se manifiesta en sistemas formados por un gran número de elementos en interacción (Casti 1994). La autoorganización, por lo tanto, no se considera como un fenómeno únicamente físico-material, como en la Escuela de Bruselas, sino que es la expresión de propiedades formales emergentes en este tipo de sistemas. La ventaja de esta aproximación es precisamente ésta, su universalidad¹⁰. Al no depender del sustrato material específico, los modelos autoorganizativos pueden aplicarse a sistemas tan dispares como avalanchas en montañas de arena (Bak 1996), formación de tipos celulares en el desarrollo (Kauffman 1993, Kaneko 2003) o el comportamiento de colonias de hormigas (Solé, Miramontes, & Goodwin 1993) o consistir ellos mismos en un modelo natural a estudiar (Waldrop 1992).

2.2.3.3 Propiedades fundamentales de los fenómenos autoorganizativos

A pesar de la diversidad de aproximaciones teóricas al fenómeno de la autoorganización podemos definir cuatro propiedades básicas que en los diferentes enfoques se toman como centrales.

i) Descentralización: las interacciones entre los componentes del sistema no están determinadas por una unidad de control que especifique el comportamiento del mismo. Las formas generadas mediante este tipo de procesos son más estables que las

¹⁰ Sin embargo, el riesgo que corre este tipo de aproximación universalista del fenómeno es derivar en posiciones excesivamente computacionalistas o descorporeizadas, es decir, independientes de la materialidad orgánica, de la vida.

estructuras centralizadas ya que pueden asimilar errores en alguna de las unidades e integrar más fácilmente fluctuaciones del entorno.

ii) Retroalimentación (*feedback*): normalmente la interacción entre los componentes es recursiva. Al formar parte de una red de interacciones acopladas, los resultados de un comportamiento anterior de un componente se reinsertan de nuevo en el mismo, realimentándolo. La realimentación puede ser positiva, en la que el resultado del comportamiento original se refuerza, o negativa, en la que se reduce. Este tipo de relación entre las unidades del sistema hace que algunas fluctuaciones de su dinámica se amplifiquen mientras que otras tiendan a desaparecer. Muchas de las propiedades no-lineales de estos sistemas, como la sensibilidad a las condiciones iniciales, o la aparición de dinámicas caóticas y atractores, pueden explicarse mediante la interacción entre ciclos de realimentación positivos y negativos.

iii) Transiciones de fase y ruptura de simetría. Una transición de fase de primer orden se caracteriza por que la alteración continua de un determinado parámetro (p.e. temperatura, presión, etc.) lleva a producir cambios drásticos en el estado del sistema. Las ecuaciones dinámicas de una transición de primer orden tienen sólo una solución estable, sin embargo, en las transiciones de fase de segundo orden, propias de los sistemas complejos, el sistema presenta bifurcaciones, es decir, dos conjuntos de soluciones igualmente estables. Cualquier mínima perturbación lleva a la evolución dinámica del mismo hacia una de ellas, produciendo una ruptura de simetría (Solé et al. 1996). De este modo el sistema puede combinar la estabilidad y el cambio en estadios sucesivos.

iv) Emergencia: la interacción entre los componentes del sistema produce propiedades dinámicas emergentes, no deducibles en principio de las propiedades de los componentes. Estas nuevas propiedades, que habitualmente toman la forma de estructuras funcionales, son las que permiten que el sistema se auto-mantenga. En el reduccionismo clásico, el comportamiento del sistema debe ser explicado mediante una referencia explícita a la naturaleza de sus constituyentes. Aunque en cierto sentido el sistema no es más que un conjunto formado por sus componentes y sus interacciones, no podemos deducir que podamos explicar el comportamiento del sistema mediante una teoría de sus conexiones. A veces necesitamos recurrir a conceptos holísticos que describen el comportamiento del sistema como un todo (atractores, rupturas de simetría, bifurcaciones, etc.). Estas propiedades, aunque definibles en términos del estado de los componentes, son eficaces causalmente, es decir, pueden modificar el estado de estos mismos componentes. La autoorganización, por lo tanto, es un fenómeno inherentemente antirreduccionista ya que la propiedades dinámicas cualitativas globales del sistema son esenciales para su constitución.

I. Vida, evolución y organización

2.3 La antítesis internalismo-externalismo

Podemos constatar, después de este análisis, que la visión internalista y la externalista, tienen dos formas, en principio, antitéticas de explicar la organización biológica. La vida, desde la perspectiva internalista, emerge en función de principios materiales, como una propiedad dinámica y sistémica, resultado de la interacción entre unidades simples. Desde la visión externalista, sin embargo, la organización es producto de un proceso histórico-selectivo de adecuación funcional al entorno, en el que el organismo se ve descompuesto en una serie de rasgos que pueden considerarse, en último término, como manifestaciones cuasiepifenómicas de los genes que los constituyen. Desde esta posición el carácter autónomo de los organismos se debilita puesto que se hace derivar de un principio externo generador de orden.

La tensión entre ambas visiones puede manifestarse en una amplia gama de principios explicativos que utilizan y que apuntamos en la Tabla 2. Así, por ejemplo, la visión externalista de la vida tenderá a adoptar una visión analítica o atomicista del organismo, es decir, descomponible en unidades simples, cuyo estudio puede explicar el comportamiento del todo. La visión organizativa, sin embargo, contempla al organismo desde una perspectiva holista, en el que “el todo es más que la suma de las partes”. La perspectiva externalista tenderá a centrarse en la replicación, es decir los procesos que garantizan una transmisión eficaz de ciertas moléculas portadoras de “información”, mientras que la perspectiva internalista prestará mayor interés en los principios constitutivos de la organización, en las relaciones metabólicas que la sustentan.

<i>VISIÓN EXTERNALISTA</i>	<i>VISIÓN INTERNALISTA</i>
<i>Atomismo</i>	<i>Holismo</i>
<i>Selección natural</i>	<i>Autoorganización</i>
<i>Cambio en las frecuencias génicas</i>	<i>Cambio fenotípico</i>
<i>Programa</i>	<i>Estructura disipativa</i>
<i>Replicación</i>	<i>Reproducción</i>
<i>Información</i>	<i>Organización</i>
<i>Mecánica</i>	<i>Dinámica</i>
<i>Estructura</i>	<i>Proceso</i>

Tabla 2. Diferencias conceptuales fundamentales entre la visión externalista y la internalista

La visión internalista, al estar centrada en características como la identidad y la autonomía, tiene problemas para dar cuenta del aspecto evolutivo. Éste, derivado de una

capacidad reproductiva altamente eficaz, se toma como un factor secundario, no realmente relevante para una definición de lo vivo, sino como una consecuencia derivada de la dinámica autoconstructiva del organismo. El problema de la visión externalista es exactamente el opuesto, al centrarse en la variación y el cambio deja de lado los aspectos organizativos constitutivos de lo vivo, lo que, por un lado, le impide dar cuenta del origen de la organización y, por otro, le lleva a otorgar a los genes, protagonistas últimos de la evolución, poderes causales altamente idealizados, como el de autorreplicación, a depender de una relación fundamentalmente lineal entre genotipo y fenotipo, y, en definitiva, a una interpretación “descorporeizada” o “algorítmica” de la evolución, en la que cualquier forma, al considerarse condicionada por una ilimitada combinatoria genética se considera, en principio, posible.

La solución a este dilema ha de encontrarse en algún tipo de compromiso entre ambos principios explicativos, y de hecho, como mostraremos, a pesar de la existencia de posturas que defienden una visión externalista extrema (Dawkins 1976b, 1982, 1986, 1992, Dennet 1999), la situación parece apuntar en esa dirección. Pero, antes, es conveniente analizar a qué tipo de problemas ha de enfrentarse una posible integración de ambas visiones. Pensamos que varios supuestos filosóficos que han sido clave para el desarrollo conceptual de la Síntesis Moderna han podido ser, al mismo tiempo, importantes para la elaboración de esa visión externalista. En concreto, revisaremos algunas de las ideas centrales desarrolladas por Ernst Mayr, como la distinción entre causas próximas y últimas, la distinción entre el pensamiento tipológico al poblacional, y la cuestión de la autonomía de la biología.

3. Mayr y la Síntesis Moderna: problemas para la integración

La conferencia de Princeton (1947), en la que se reunieron los mayores representantes de las principales disciplinas biológicas: paleontólogos, morfólogos, ecólogos, etólogos, sistemáticos y genetistas, puede como considerarse el hito fundacional de la Síntesis Moderna (Mayr 1980). La conferencia se caracterizó por la existencia de un acuerdo esencial entre todos los participantes, antes en discordia, sobre el modo gradual en el que se produce la evolución y sobre la idea de que la selección natural es el mecanismo básico causante de la misma, la única fuerza que produce dirección en la evolución. Este hecho, para Mayr, era una prueba de que se había producido una síntesis, de que durante los años previos se había roto una barrera que impedía la comunicación entre los biólogos de las diferentes áreas. En efecto, Bertalanffy (1933) describe la situación en la investigación biológica en los años previos a las síntesis como un periodo de crisis. A pesar de contar con un creciente número de datos experimentales desde los diversos campos de la biología, se percibía la necesidad de una teoría general que pudiese

I. Vida, evolución y organización

unificarlos¹¹ (aunque Bertalanffy buscaba otro tipo de teoría, en la que el carácter sistémico de la organización biológica jugaba un papel central).

Mayr presenta la Síntesis Moderna como la teoría que permitió unificar el creciente número de estudios biológicos, y que consistió, en último término, en una fusión entre dos tradiciones investigadoras, la de los experimentalistas, que trabajaban principalmente con genes, y la de los naturalistas de poblaciones. La genética de poblaciones no podía explicar los fenómenos de interés para los naturalistas como la multiplicación de las especies, el origen de novedades evolutivas y taxones superiores y la ocupación de nuevos nichos. El problema de fondo, para Mayr, consistía en que se estaban centrando en diferentes aspectos de la causalidad biológica.

3.1 Causas próximas y últimas

El constante debate en biología en los años previos a la Síntesis se debía, piensa Mayr, a que estudiaban dos tipos de causas. Mientras los experimentalistas se centraban en el estudio de las *causas próximas*, los naturalistas hacían especial énfasis en las *causas últimas*. Estos dos tipos de causas establecerían dos diferentes dominios de investigación en biología. La biología funcional estudia la operación e interacción de elementos estructurales. Es decir, estudia el funcionamiento de algo—un órgano, una molécula—mediante un análisis de *cómo* los elementos estructurales contribuyen causalmente a cierta capacidad funcional del organismo. La biología evolutiva, por su lado, se centraría en el aspecto histórico de la vida, y trata de explicar *por qué* las poblaciones han llegado a ser como son (Mayr 1961). La tensión existente en el periodo pre-sintético, piensa Mayr, se debía fundamentalmente a la confusión que genera el hecho de que normalmente todo fenómeno biológico puede investigarse desde ambas perspectivas.

Para la Síntesis Moderna, todo fenómeno biológico tiene alguna causa última, de ahí el tan repetido "motto" de Dobzhansky (1973): "nothing in biology makes sense except in the light of evolution". El reconocimiento de que la vida está conectada a través de

¹¹ "We find in biology a bitter dispute between spheres of investigation, opinions, and principles. In their methods and fundamental concepts the various branches of biology are extraordinarily diverse and disconnected, and occasionally even in direct opposition to one another. The physico-chemical investigation of the vital process has given us (...) an interrupted chain of important discoveries, and yet are good grounds for the belief that they still scarcely touch the essential problems of biology. The physiology of development and of behaviour work with systems of ideas which, at least at present, show only superficial relations to physics and chemistry. In genetics we have the most developed branch of biology, the only region in which we have an insight into the real biological laws, but we are still far from possessing a satisfactory theory of phylogenetic development, the fundamental idea of which is the most comprehensive that has so far appeared in the biological sphere" (Bertalanffy 1933, pp. 2-3).

lazos genealógicos supuso un gran impacto en el modo de explicación científico. De hecho, una de las mayores aportaciones del darwinismo consiste en la introducción de la dimensión histórica en la ciencia, la aceptación de que conceptos históricos y principios causales no son contrapuestos, sino que se complementan mutuamente.

Sin embargo, los biólogos del desarrollo del periodo pre-sintético, compartían la sensación de que este tipo de explicación histórica estaba cobrando un excesivo protagonismo, tratando de resolver problemas que son ajenos a su verdadera naturaleza y que no está capacitado para resolver. La exclusión del desarrollo de la Síntesis Moderna (Hamburger 1980) está asociada al rechazo de los “desarrollistas” a aceptar que el método de investigación filogenética se apropiase de su dominio de investigación.

Wilhelm Roux, expresó por primera vez este problema de forma clara. Mientras que Haeckel afirmaba que Darwin había logrado descubrir las “verdaderas causas activas” de las estructuras infinitamente complejas del mundo orgánico, Roux, sin embargo invierte los términos de esta afirmación y sostiene que “a pesar de todos los progresos alcanzados por la historia de la descendencia, ignoramos todavía en absoluto las causas de los fenómenos de la evolución y que, para llegar a conocerlas, tenemos que apoyar la palanca en un terreno completamente distinto de aquel en que hasta ahora se la venía apoyando. Son cosas totalmente distintas (...) el seguir un proceso a través de su desarrollo en el tiempo y el distinguir y comprender causalmente las distintas fases de ese proceso” (citado en Cassirer 1979 p. 218). Una explicación histórica, es desde este punto de vista, meramente descriptiva, y por lo tanto, no causal. Es precisamente esta tensión entre historia y causalidad la que no acaba de resolverse en la interpretación de Mayr, ya que en la evolución los procesos históricos, contingentes, y los causales, o legales, se hallan íntimamente relacionados¹². Veamos.

Mayr identifica las causas próximas con el proceso de decodificación de un programa genético, el contenido del cual es el resultado de causas últimas. Sin embargo, en ocasiones parece fundamentar la particularidad de las causas últimas en su carácter histórico. “Son los acontecimientos del pasado que alteraron el genotipo. No se pueden investigar con los métodos de la física y de la química, sino que hay que reconstruirlos mediante inferencias históricas” (Mayr 1998, p.86). En otras, en cambio, subraya el carácter legal de los procesos evolutivos, haciendo la distinción un tanto oscura. “The functional biologist deals with all aspects of the decoding of the programmed information contained in the DNA code of the fertilized zygote. The evolutionary biologist, on the other hand, is interested in the history of these codes of information

¹² Ariew (2003) piensa también que la distinción es confusa, y la revisa críticamente para concluir que sería más apropiado hablar en realidad de dos modos de explicación, uno estadístico y otro dinámico.

I. Vida, evolución y organización

and in the laws that control the changes of these codes from generation to generation” (Mayr 1961, p. 1502. La cursiva es mía).

Waddington (1968), en su comentario al citado artículo, muestra de qué forma, si reconocemos la existencia de ciertas leyes en la evolución, como la selección natural, la distinción entre causas próximas y últimas puede distenderse en gran manera. Si definimos un proceso teleonómico¹³ como un proceso regido por ciertas reglas que actúan sobre unas determinadas condiciones iniciales, y que ciertos mecanismos de realimentación (*feedback*) permiten la modificación de esas reglas durante el transcurso del proceso, entonces, piensa Waddington, la evolución por selección natural se ajusta igualmente bien a este esquema:

Mayr accepts the theory that ontogenetic development depends on quasi-finalistic mechanisms of this type, the programme and feedback relations both being incorporated in the genotype which has been moulded by natural selection. But there is nothing in the nature of such quasi-finalistic mechanisms which makes it impossible to suppose that the evolutionary process itself is also of this kind. It is obviously characterized by a programme, that involved in the theorem of natural selection. This in itself suffices to determine, to a certain degree, the nature of the end towards which evolution will proceed, (...) and there are, surely, many feedback relations which will serve to determine ends in a more precise fashion. (Waddington 1968, pp. 55-56)

Waddington mencionaba como algunos de los posibles mecanismos de realimentación el efecto Baldwin (1896), involucrado en el hecho de que el comportamiento de un organismo influya en la naturaleza de la presión selectiva que recibe o la selección por la “canalización”, es decir la flexibilidad o plasticidad del desarrollo (Waddington 1957). Este comentario muestra que Waddington manifestaba una cierta incomodidad a la visión de la evolución de la Síntesis Moderna, y trataba de buscar principios causales próximos, que, junto a la selección natural, pudiesen explicar la organización biológica.

De hecho, la influencia de factores causales “próximos” en la evolución es más importante de lo que podría haber parecido y, aunque trataremos más adelante esta cuestión (capítulo cuarto), esbozaremos aquí algunos de los motivos por los que la dinámica evolutiva depende de este tipo de factores. En primer lugar, el proceso de desarrollo de cada organismo hace que ciertas variantes sean más accesibles que otras, definiendo el rango de variación sobre el que la selección puede actuar. El estudio

¹³ El término “teleonomía” fue utilizado por primera vez por Pittendrigh (1958) para designar a los fenómenos biológicos con tendencias a alcanzar estados finales a pesar de perturbaciones externas, para evitar las connotaciones vitalistas, o intencionales del término teleología. Mayr restringe el término a

comparativo de procesos de desarrollo, por lo tanto, aporta indicios de las posibles rutas evolutivas que sistemas similares pueden seguir. Esta cuestión ha dado origen a una extensa literatura en torno a las "constricciones de desarrollo" (Maynard Smith et al. 1985, Alberch 1989, Amundson 1994, Sansom 2003).

En segundo lugar, la evolución morfológica no puede entenderse a nivel genético únicamente. El desarrollo es un proceso causal de complejas interacciones entre genes, recursos extracelulares y condiciones ambientales. Por ejemplo, las novedades morfológicas, como veremos, parecen ser resultado de fenómenos dinámicos autoorganizativos que posteriormente son estabilizados genéticamente.

Por último, la *evolucionabilidad* de un sistema depende de forma fundamental de la adaptabilidad de los procesos de desarrollo (Gerhart & Kirschner 1997). La concepción heredada establece una rotunda separación entre la generación de variación y la selección. Como consecuencia, el estudio de los procesos selectivos y sus resultados, las particulares y complejas adaptaciones orgánicas, ha sido el principal objeto de investigación, y la generación de variación, al ser considerada como fundamentalmente aleatoria e independiente del contexto, no ha recibido un interés similar. En lugar de simplemente constatar el hecho de que la variación está constreñida (aspecto cuantitativo), se trata ahora de estudiar de qué modo se produce esa variación (aspecto cualitativo) para producir sistemas capaces de evolucionar. Con otras palabras, se trata de dar cuenta, no ya de qué formas concretas pueden llegar a producirse estudiando las constricciones a las que está sometida la variación genética, sino de la propia capacidad de producir variación viable. La pregunta central que se plantea es ¿de donde proviene la capacidad de los sistemas vivientes para facilitar la generación de variación fenotípica seleccionable no-letal a partir de mutaciones aleatorias?

La distinción de Mayr, por lo tanto, refuerza la impresión de que la biología funcional y la evolutiva son dominios independientes de investigación. En sus esfuerzos por establecer un particular "nicho" de investigación para la biología evolutiva, un último reducto autónomo ante los afanes reduccionistas de la biología molecular, Mayr asevera que la evolución es una ciencia que trata únicamente con causas últimas, pero "Does not evolution also have its proximate causes? If adaptation is the why of evolution, must not variation and natural selection provide the hows? This has, after all, been the Darwinian theme from the beginning"(Wicken 1988, p. 151)

Por ello, pensamos, y este será uno de los temas centrales en la evo-devo, para entender el cambio evolutivo en organismos complejos hay que poder entender el cambio en los sistemas de desarrollo. Para saber *por qué* existe cierta característica es

sistemas regidos por un programa (esta noción de teleología se remonta a los trabajos de la cibernética, Rosenblueth et al. 1943)

I. Vida, evolución y organización

necesario estudiar, además de su historia selectiva, no sólo *cómo* se construye, sino también *cómo* evolucionan los propios procesos de construcción. Comparando procesos de desarrollo de especies relacionadas evolutivamente se pueden encontrar indicios de qué posibles rutas evolutivas están disponibles. Estudiando las propiedades físicas de los diferentes componentes que intervienen en el desarrollo, como la adhesividad celular (Newman & Comper 1990) podemos establecer hipótesis acerca del origen evolutivo de su morfología.

3.2 La “ruptura” con el pensamiento tipológico

Desde que Mayr ofreció la interpretación de que uno de los grandes avances de la visión externalista moderna consistió en la ruptura con el que denomina “pensamiento tipológico” y su sustitución por el “pensamiento poblacional” (Mayr 1982), ésta se ha convertido en la historia estándar de la concepción heredada. Una historia en la que se presenta a Darwin como el héroe que supo vencer los prejuicios filosóficos esencialistas¹⁴ de sus contemporáneos, que se asociaban a la interpretación creacionista de las especies (Mayr 1982, Hull 1965, 1970, Ruse 1979, Dennet 1999). El pensamiento tipológico, cuenta la historia, está enraizado en la filosofía idealista de Platón y fue dominante hasta la época de Darwin. Durante este período se tendía a la idealización o reificación de las características comunes que comparten los miembros de una especie a costa de ignorar la variación entre los individuos, e impedía ver cómo las especies podían haber evolucionado unas de otras. La gran contribución de Darwin consistió en realizar un cambio paradigmático: para entender el origen de las especies desde un punto de vista evolucionista era necesario centrarse en las diferencias individuales, no en sus similitudes. La selección natural actúa sobre la variación entre individuos, alterando la constitución de la población, y por lo tanto, produciendo un cambio en la constitución de la misma que podría llevar a la generación de una nueva especie.

El pensamiento poblacional enfatiza la unicidad de todo fenómeno biológico. No hay dos organismos iguales, por ello, una especie sólo puede ser descrita estadísticamente, no tiene una existencia real, ya que sólo los individuos de los que está compuesta tienen una realidad. “For the typologist, the type (*eidos*) is real and the variation an illusion,

¹⁴ El término “esencialismo”, acuñado por Popper (1944), se refiere a la noción de que las especies biológicas deben poseer ciertas esencias que las definen en términos de propiedades intrínsecas ahistóricas, necesarias y suficientes. La lógica escolástica afirmaba que las cosas reconocibles como pertenecientes a un tipo natural deben tener propiedades esenciales, características presentes en cada caso particular. El método aristotélico consistía en dar una definición correcta dando una lista de esas propiedades. El ejemplo clásico era el del bipedismo. “Ser bípedo” no entra en la definición de humano, ya que los pájaros también tienen dos piernas, sin embargo, “ser racional” sí que es una característica esencial de nuestra especie (Winsor 2003).

while for the populationist the type (average) is an abstraction and only the variation is real. No two ways of looking at nature could be more different” (Mayr 1959, p. 2).

Esta historia ha servido para poner en cuestión, rechazándolos como anclados en antiguos prejuicios metafísicos, los trabajos de un amplio grupo de biólogos de la morfología transcendental, que ofrecían modelos alternativos para explicar la organización biológica. Sin embargo, la historia de esta ruptura ha sido sometida a una reciente revisión historiográfica que permite deslizar el trabajo de estos investigadores de características más propias de los defensores de posturas creacionistas (Amundson 1998, Winsor 2003)

En primer lugar, a pesar de la interpretación estándar, al parecer los métodos taxonómicos pre-darwinianos no eran esencialistas (Winsor 2003). El método esencialista desarrollado por seguidores de Platón y Aristóteles, requería definiciones para establecer propiedades necesarias del tipo. Los naturalistas de la época, en cambio, ya no se ajustaban a este esquema propio de la antigua escolástica, y trabajaban según el que Winsor denomina “método de los ejemplares”, que consiste en realizar una descripción de un ejemplar característico del grupo en cuestión, y después realizar un análisis comparativo con el resto de los ejemplares. Esta metodología, sostiene, no implicaba la necesidad de establecer una serie de características como esenciales, y se apoyaba más en la gran capacidad humana de reconocimiento de patrones. “A competent botanist was expected to hold in his memory all the Linnaean genera, which did not mean he had to remember all the species for each genus, that upon seeing an unfamiliar plant, he would recognize which genus it probably belong to. He could make this judgment because his memory was a storehouse of what cognitive scientist call prototypes” (Winsor 2003, p. 393).

Sin embargo, la influencia de Popper, Mayr y también Hull (1965), llevó a asociar la noción de esencialismo con el idealismo y la tipología biológica, y, de este modo, los conceptos de esencialismo, idealismo y tipología se convirtieron en el núcleo metafísico de la visión anti-evolucionista. Estas nociones, señala Amundson (1998) eran las que caracterizaban a los verdaderos oponentes de Darwin, que eran fundamentalmente creacionistas defensores de la teología racional de Paley (p.e., Cuvier), sin embargo parecían “preadaptadas”¹⁵ para los morfólogos transcendentales.

Con la celebración del centenario de la publicación del *Origen de la especie*, la discusión filosófica sobre la biología giró fundamentalmente en torno a la idea de la revolución darwiniana, cuyo eje conceptual era el debate evolución/creación

¹⁵ El idealismo platónico fue, de hecho, aceptado por algunos de los trascendentalistas. El principio de la Unidad del Tipo, la alternativa al principio funcionalista de las Condiciones de Existencia, parece un caso paradigmático del pensamiento tipológico. De este modo, la morfología transcendental pudo interpretarse como una variante del creacionismo de la teología natural (Amundson 1998).

I. Vida, evolución y organización

(Amundson 1998). El debate evolución/creación, señala Amundson, se presenta ya en el propio *Origen de la especie*, puesto que Darwin planteó el problema del origen como una opción entre únicamente dos alternativas, creación divina o transformación gradual, aunque posteriormente reconocería que muchos de sus contemporáneos no podían considerarse ni evolucionistas ni creacionistas, ya que creían, por ejemplo, en ciertas causas naturales, aunque no selectivas, del origen de las especies. Esta dicotomía, de hecho, ha seguido dando forma a muchos de las interpretaciones históricas de los debates biológicos

Desde la perspectiva del debate evolución/creación, señala Amundson, no resultó difícil incluir a la morfología transcendental como una subclase de la teología natural y presentar a Darwin como el héroe que “mató dos pájaros de un tiro”. Sin embargo, como venimos señalando, la teología natural y la morfología son dos tradiciones completamente diferentes.

As a matter of the history of religious thought, the attempts to classify transcendentalism as a species of Natural Theology may be relatively harmless (...). But as a matter of the history of science, such subtyping of Natural Theology is unhelpful. It belies the intellectual origins of transcendentalism, which was not at all product of Natural Theological thinking. The tendency to see it as such may arise from an attachment to the E/C (evolution/creation) Schema, assuming that if transcendental anatomy was not an evolutionary movement it must have been a creationist one (Amundson 1998, p.165).

De hecho, la dicotomía conceptual que refleja más adecuadamente el estado del debate biológico en el siglo diecinueve es el debate entre funcionalistas y estructuralistas¹⁶, que constituye la manifestación de la tensión entre la visión externalista y la internalista en la época. Una tensión que seguía sin resolverse cuando se escribió la historia sobre el esencialismo y la tipología pre-darwiniana, y que se usó, de manera no inocente según Amundson, para quitar prestigio a las posibles alternativas a la visión de Síntesis Moderna. “The writings on essentialism and typology served not only to explain preDarwinian creationist error, but also to associate that error with contemporary competitors to Modern Synthesis biology” (Amundson 1998, p. 174).

La noción de pensamiento poblacional despojada de toda la interpretación histórica que la acompaña puede servir, de todos modos para distinguir, entre dos tipos de evolución, la transformacional y la variacional (Mayr 1988). En la evolución transformacional o de desarrollo, cualquier cambio en un objeto o sistema es resultado de su potencial intrínseco (p.e., las diferentes fases en la historia de transformaciones de

¹⁶ El debate entre funcionalismo y estructuralismo aparece bajo diferentes denominaciones, internalismo-externalismo (Alberch 1989), o teleología-morfología transcendental (Russell 1916).

una estrella, desde su origen a su conversión en una gigante roja y su final como enana blanca, marrón o supernova dependiendo de su masa inicial). Este cambio es causado por procesos físicos o teleomáticos, como el proceso de desarrollo. Por el contrario, la evolución variacional se produce en poblaciones y consta de dos etapas, la selección, o mejor, la eliminación, de ciertas entidades de poblaciones variables, compuestas de individuos únicos, y la producción de nueva variación en cada generación.

Ahora bien, la selección natural puede en efecto alterar la distribución de los fenotipos en una población, pero ¿de donde surge esa variación? La constatación de la gran variabilidad existente entre los miembros de una población que llevó al pensamiento poblacional, está sirviendo ahora para dar más importancia a los mecanismos que dan lugar a esa variabilidad (Gerhart & Kirschner 1997). Como veremos en el cuarto capítulo, la variabilidad en una especie, no es “isotrópica” (Gould 2002), no se genera por igual en todas las direcciones, sino que está constreñida. Es posible, por lo tanto, que una especie pueda definirse no como por el conjunto de rasgos morfológicos que comparte, sino el tipo de variabilidad que genera. El énfasis en la unicidad de cada individuo no debe cegarnos ante las similitudes que observamos entre los mismos. La similitud entre diferentes fenómenos es, de hecho, uno de los motores de la actividad científica. La idea de que la evolución actúe sobre poblaciones no es incompatible, como veremos, con la existencia de procesos “legales”, de principios generales de organización que, en sus diferentes combinaciones, dan lugar a la identidad específica, una identidad provisional, sometida a los posibles cambios en los mecanismos de desarrollo que la constituyen.

Creemos que la distinción entre causas próximas y últimas como la del pensamiento tipológico y poblacional se entienden mejor si tenemos en cuenta que Mayr elaboró su distinción en un periodo en que la “nueva biología”, molecular, reduccionista e inspirada en las ciencias físicas, estaba invadiendo el terreno explicativo de la biología evolutiva (Chung 2003), por lo que se hacía necesario clarificar los conceptos y métodos de las ciencias naturales históricas de modo que, a la vez, sirviesen para defender la autonomía de la biología.

3.3 La autonomía de la biología

Tanto el énfasis en la unicidad de cada organismo, como la distinción entre causas próximas y últimas, muestran que Mayr tiene una especial preocupación en establecer un criterio de demarcación de la biología frente a la física. De hecho, durante el último siglo se ha producido un intenso debate acerca del estatus de la biología como ciencia (Mayr, 1982, 1985, 1988, Hull 1974 Ruse 1977, Rosenberg 1985). En un principio la discusión se situó en si la biología cumplía todos los requisitos requeridos para poder

I. Vida, evolución y organización

ser considerada realmente como ciencia. Después de los grandes logros de la biología molecular, este debate parece ahora fuera de cuestión. Sin embargo todavía queda pendiente la cuestión de su autonomía. Ruse (1977) por ejemplo, sostiene que la biología es una ramificación de la física, una ciencia provincial, ya que, según su análisis, la genética de poblaciones, se adecua al modelo hipotético deductivo de Nagel (1961) Mayr (1982), por su parte, defiende abiertamente la autonomía de la biología.

Su defensa de la autonomía de la biología proviene, por un lado, de un análisis crítico de la filosofía de la ciencia. La filosofía de la ciencia ha tomado a la física como ciencia modelo, por lo que las importantes diferencias entre la biología y la física han tendido a ser ignoradas. ¿Hasta que punto la metodología y el marco conceptual de las ciencias físicas son modelos apropiados para la biología?

A unification of science is indeed possible if we are willing to expand the concept of science to include the basic principles and concepts of not only the physical but also the biological sciences. Such a new philosophy of science will need to adopt a greatly enlarged vocabulary- one that includes such words as biopopulation, teleonomy, and program. It will have to abandon its loyalty to a rigid essentialism and determinism in favor of a broader recognition of stochastic processes, a pluralism of causes and effects, the hierarchical organization of much of nature, the emergence of unanticipated properties at higher hierarchical levels, the internal cohesion of complex systems, and many other concepts absent from- or at least neglected by- the classical philosophy of science. (Mayr 1982, p.)

Estas consideraciones nos parecen muy acertadas, es más, muchos de los problemas achacados a la teoría evolutiva, como el de su infalsabilidad o el de su carácter tautológico, provienen de contemplarla bajo la encorsetada interpretación de las teorías científicas de la concepción heredada que tomaba a las ciencias físicas como modelo (Cadevall i Soler 1988). Sin embargo Mayr, en otras ocasiones, manifiesta una cierta incomodidad ante el acercamiento de la física a la problemática biológica, quizá como reacción a una biología molecular en creciente expansión ¹⁷. Por un lado, sugiere que las

¹⁷ Los físicos que se han acercado a la biología, por su parte, han manifestado también este tipo de preocupación sobre la disparidad metodológica y ontológica entre ambas ciencias. Delbruck, en una charla en la Academia de Artes de Connecticut afirmaba: "A mature physicist, acquainting himself for the first time with the problems of biology, is puzzled by the circumstance that there are no 'absolute phenomena' (...). The animal or plant or micro-organism he is working with is but a link in an evolutionary chain of changing forms, none of which has any permanent validity. Even the molecular species and the chemical reactions which he encounters are the fashions of today to be replaced by others as evolution goes on. The organism he is working with is not a particular expression of an ideal organism, but one thread in the infinite web of all living forms, all interrelated and all interdependent. The physicist has been reared in a different atmosphere. The materials and phenomena he works with are the same here and now as they were at all times and as they are on the most distant star. (...) Biology is a very interesting field (...) [because of] the vastness of its structure and the extraordinary variety of strange facts, but to the physicist it is also a depressing subject, because (...) the analysis seems to have stalled

posiciones fisicalistas y las de la biología no están, en principio, en conflicto, gracias a tres desarrollos en particular: la refutación del vitalismo, el reconocimiento de que todos los procesos biológicos son consistentes con las leyes de la física y la química, y la toma de conciencia de que las diferencias que existen entre la materia inerte y la vida “are due to the organization of matter in living organism” (Mayr 1985, p. 53). En cambio, piensa que el estudio de esa organización constituye un dominio autónomo, en el que los métodos explicativos que pueden aportar las ciencias físicas para dar cuenta de ciertas particularidades de la misma (como por ejemplo las provenientes de la termodinámica), son inapropiados. “Most of what is most characteristic of living organism cannot be expressed in mathematical terms or in terms of the simplistic laws of physics. All this led to the inevitable conclusion that physicalism is in every respect as unsuitable as a basis for a philosophy of biology as vitalism” (Mayr 1985, p. 54).

Uno de los motivos por lo que, piensa, las “simplistas” leyes de la física no son adecuadas para el estudio de la organización biológica es su alta complejidad e integración.

The predominant role played by organized, highly integrated systems in biological research is a further difference between the physical and the biological sciences. When one asks where the greatest gaps in our understanding of organism are, three sets of problems are usually mentioned; (1) the control of differentiation during ontogeny; (2) the workings of the central nervous system; and (3) the interaction of controlling factors in ecosystems (Mayr 1985, p. 57).

Sin embargo, y aunque este tipo de problemas no puedan considerarse paradigmáticos de “la física”, es aquí donde los modelos matemáticos autoorganizativos, traídos de la física y las ciencias de la computación, están aportando más resultados. Sistemas que antes nos parecían intratables, debido al gran número de componentes, las múltiples interacciones regulatorias y procesos de retroalimentación, comienzan ahora a mostrarse accesibles a la investigación gracias al uso de herramientas computacionales con gran capacidad de cálculo y modelos traídos de las ciencias de la complejidad (Mainzer 1994), que ponen de manifiesto las propiedades autoorganizativas de los mismos. Compartimos por lo tanto la opinión de Wicken de que, desde un punto de vista metodológico, una defensa de una estricta autonomía de la biología puede resultar perjudicial para la comprensión de la vida.

around in a semi-descriptive manner without noticeably progressing towards a radical physical explanation (...) we are not yet at the point where we are presented with clear paradoxes and this will not happen until the analysis of the behaviour of living cells has been carried into far greater detail" (Delbruck 1959, citado en Varmus 1999)

I. Vida, evolución y organización

From a methodological point of view, in which integrating life with rest of nature is a desirable goal, Mayr's triumphant remark that "the last 25 years have seen the final liberation of biology from the physical sciences" is very much a step in the wrong direction. We evidently need a richer explanatory structure, where hows and whys can coexist in a complementary, rather than in a mutually muddling adversarial, relationship (Wicken 1988, p. 152).

En resumen, tanto la tesis de la autonomía de la biología como la de la "ruptura" con el pensamiento tipológico, y la de la distinción entre causas próximas y últimas, que aparecen como obstáculos para una integración entre la visión externalista y la internalista, presentan problemas. La presunta ruptura con el pensamiento tipológico, no es tan directa ni tan brusca como se narra desde la *concepción heredada*, según la historiografía más reciente, y parece más un intento de desprestigiar a los programas rivales a la Síntesis Moderna. La distinción entre causas próximas y últimas, aunque puede servirnos para distinguir distintas áreas de investigación en biología, puede llevar fácilmente a interpretar esta diferencia como un alegato para la independencia entre ambas.

(..) identifying different explanatory projects only partially resolves the relations between different domains of biology. *For while these projects are distinct, they are not independent.* Or views on development, for example, affect our views on evolution, and vice versa. What is developmentally possible influences what is possible in evolution through its effect on the range of variation available to selection. At the same time, developmental mechanisms have themselves evolved. But while no one denies that there are connections between developmental and evolutionary questions, there is a good deal of controversy about the nature of those connections. (Sterelny & Griffiths 1999, p. 50)

La tesis de la autonomía de la biología, fundamentada también, en ocasiones, en esta distinción, puede resultar metodológicamente "inapropiada" para el avance en el estudio de estas conexiones entre las cuestiones evolutivas y las del desarrollo. De hecho, en la siguiente sección mostraremos de qué modo la autoorganización, un principio generador de orden proveniente de las ciencias físicas y las ciencias de la complejidad puede relacionarse con la selección natural como principio explicativo en la evolución y qué tipo de programas de investigación se generan.

4. Hacia la integración de evolución y organización

Como venimos repitiendo, creemos que la comprensión de la fenomenología viviente necesita de una nueva visión de la evolución que, en lugar de establecer dos dominios de investigación, uno fundamentalmente histórico y centrado en la adaptación y otro

experimental centrado en la organización y en los aspectos materiales, trate de combinar ambas aproximaciones para generar un estudio combinado de cómo la evolución puede producir organizaciones capaces de evolucionar, y, a su vez, de qué forma se constituye la organización biológica para poder dar lugar a un proceso evolutivo.

Una de las formas en que se puede promover la integración de la visión externalista y la internalista parte del concepto de autoorganización. Decíamos que la universalidad de este concepto lo hace aplicable a una gran cantidad de fenómenos biológicos y ha llegado a ofrecerse como alternativa a la selección natural como principal generadora de orden en la evolución. En efecto, proponer un principio capaz de generar orden o dar una cierta dirección a la evolución traerá consigo la cuestión de cómo este principio se va a relacionar con la selección natural. Examinaremos en primer lugar de qué manera pueden relacionarse la autoorganización y la selección en la evolución, para después revisar críticamente algunas de las propuestas que promueven la complementariedad.

4.1. Autoorganización y selección natural

Como decíamos anteriormente, con la aparición de los estudios sobre la dinámica autoorganizativa y la termodinámica de los procesos alejados del equilibrio, varias comunidades de investigadores, descontentas con el paradigma darwiniano, han usado las herramientas conceptuales y matemáticas de estas disciplinas para promover un concepto de evolución capaz de integrar en su corpus teórico la dinámica autoorganizativa propia de muchos fenómenos biológicos (Brooks y Wiley 1986, Salthe 1993, Kauffman 1993, Swenson 1989, Depew y Weber 1995). Depew y Weber (1995, 1996) han elaborado una taxonomía de las diferentes ideas que aparecen en la literatura que establece siete diferentes modos en los que la selección natural y la autoorganización pueden relacionarse para explicar la evolución¹⁸. Estas posturas pueden clasificarse en tres grandes tipos: las que defienden que la selección natural es la principal fuerza evolutiva, las que, al contrario, piensan que la autoorganización es la causante de la evolución y, finalmente, las que defienden que ambas son igualmente relevantes.

¹⁸ 1. Natural selection and self-organization are not related at all.

2. Self-organization is auxiliary to natural selection

3. Self-organization constrains natural selection, which drives evolution.

4. Natural selection constrains natural selection, which drives evolution

5. Natural selection instantiates self-organization

6. Natural selection generates self-organization

7. Natural selection and self-organization are aspects of a single process.

(Depew & Weber 1995, p. 480, también en Weber & Depew 1996, pp. 44-45)

I. Vida, evolución y organización

4.1.1 La selección natural es la principal fuerza evolutiva

Una posición claramente delimitable es aquella que considera que la principal fuerza evolutiva es la selección natural y que su poder causal en la generación de orden no es comparable a nla autoorganización no tendría una especial relevancia para entender la evolución ya que la selección natural se considera la principal fuerza evolutiva. La dinámica selectiva, actuando sobre poblaciones durante largos periodos de tiempo, es capaz de dar cuenta, no sólo de los fenómenos micro-evolutivos paradigmáticos, sino de la evolución de nuevos rasgos o nuevos tipos. No nos detendremos aquí demasiado en describir esta postura, puesto que la desarrollamos ampliamente en el siguiente capítulo, baste con mencionar que, desde la constitución de la Síntesis Moderna, esta posición ha tendido hacia un “endurecimiento” (Gould 1983), que ha derivado en la defensa de un “adaptacionismo explicativo” (Godfrey-Smith 2001), que, aunque reconoce la existencia de otras “fuerzas” o procesos que pueden limitar o constreñir el poder causal de la selección —sean estos fenómenos autoorganizativos, constricciones de desarrollo, deriva genética, etc.—, mantiene que la selección natural es la única fuerza evolutiva capaz de producir adaptaciones complejas. Esta interpretación hace que la ubicuidad de fenómenos que limitan el poder de la selección no se considere problemática, ya que se apoya en el presupuesto de que la explicación de la complejidad adaptativa del diseño orgánico es el problema fundamental en biología evolutiva, y ésta sólo puede explicarse mediante selección natural.

Existe otra forma de adaptacionismo, sin embargo, más sofisticada, que simplemente recomienda el estudio de los organismos “como si” hubiesen sido diseñados. Es decir, se trata de un adaptacionismo heurístico que interpreta la biología como un especie de “ingeniería inversa” encargada de descubrir las presiones selectivas y los problemas de diseño que resuelven los artefactos orgánicos. (Dennet 1999, Lewens 2002). Las constricciones se entienden como impedimentos de diferentes tipos para lograr una solución óptima—equivalentes a aquellos a los que se enfrenta un ingeniero, por ejemplo, tratando de optimizar la resistencia de un motor y su peso, no como posibles generadoras de organización (Amundson 1994).

Esta posición desplaza todo el poder causal en la generación de orden biológico a la selección natural, y deriva en una interpretación del organismo como un producto moldeable a las expensas de las demandas de un entorno cambiante, otorgando a la organización biológica un poder causal nulo o limitador en la dinámica evolutiva.

4.1.2 La autoorganización es la principal fuerza evolutiva

La idea de que la autoorganización se considere como la principal fuerza rectora de la evolución, relegando a la selección natural a un papel secundario o derivado de requerimientos termodinámicos más universales tiene como uno de sus precursores a Herbert Spencer (1862). Este autor ofrecía ya una perspectiva mecanicista de la evolución biológica derivada de principios “termodinámicos”, y basándose en analogías del estudio de los diferentes estados de la materia, concluía que la integración de la materia era consecuencia de la disipación de movimiento. Un incremento en el movimiento de las partes componentes, sugería, resulta en la desintegración, como la transición de sólido a líquido, o de líquido a gas. La integración, por lo tanto, involucra la disipación de movimiento. De ahí proviene su definición de evolución “Evolution is definable as a change from an incoherent homogeneity to a coherent heterogeneity, accompanying the dissipation of motion and the integration of matter” (Spencer 1862 en Blitz 1992, p. 26). La fuerza fundamental de la evolución, por lo tanto, deriva, para Spencer, de este principio organizador básico de la materia, la transformación de lo homogéneo en lo heterogéneo. La selección natural sería un factor secundario, que entra en funcionamiento únicamente cuando la vida ya ha aparecido, y que selecciona al más eficaz en la lucha por la existencia.

El desarrollo pleno de la termodinámica tendría que esperar hasta el siglo siguiente. Ludwig Boltzmann rebautizó al siglo diecinueve como el “siglo de Darwin”, un siglo que, gracias, en parte, a la gran aportación del propio Boltzmann, podría denominarse también como el de la termodinámica. Sin embargo, a pesar de la afinidad conceptual entre la termodinámica y la evolución¹⁹, se generó un profundo debate sobre las relaciones entre ambas. Una dificultad evidente, que mencionábamos anteriormente, proviene del error inicial de considerar que la evolución y la termodinámica seguían diferentes tendencias, la primera hacia la generación de orden y la segunda hacia su desintegración. Schrödinger (1944) fue el que dio los primeros pasos hacia la subsanación del error, unos pasos que dieron lugar a todo un programa de investigación como el de la Escuela de Bruselas, que liga la disipación de energía en sistemas alejados del equilibrio a la autoorganización, al aumento de la complejidad.

La perspectiva termodinámica de la evolución tiene la ventaja de la coherencia, es decir, de que conecta la organización viviente de una forma fundamental con la dinámica natural. Darwin, sin embargo, para elaborar su teoría, tuvo que partir de una organización previa que se asumía como dada, una organización que, una vez

¹⁹ Tanto la evolución como la segunda ley introducen la dimensión temporal como un hecho ontológico, es más, de la misma manera que la selección natural requiere de poblaciones de organismos, la segunda ley de la termodinámica requiere poblaciones de partículas en las que la energía puede parcelarse de formas alternativas.

I. Vida, evolución y organización

establecida, era capaz de variar y ser seleccionada en función de su adecuación al medio. La cuestión del origen de esa organización quedó fuera de su argumentación, lo que le permitió, de este modo, establecer la evolución como una ciencia, dejando el problema de la creación de lado, pero, a la vez, cerrando el discurso evolutivo a las aportaciones de las ciencias físicas y contribuyendo a una estricta autonomía de la biología.

La termodinámica, sin embargo, puede aportar mucho a pesar de su exclusión (Weber & Depew 1988), pero la integración no es, en principio, fácil. El problema que se presenta a la hora de usar el concepto termodinámico de autoorganización para la explicación del fenómeno evolutivo es que presenta problemas para dar cuenta de una de las características principales de los sistemas vivos, su capacidad replicativa (Collier 1986, 1988). No se ve cómo el orden químico de las estructuras disipativas se relaciona con la evolución de codificaciones genéticas en los seres vivos. Gran parte del orden en los organismos proviene de la información almacenada en sus genes. Si queremos aplicar la termodinámica de forma no trivial para explicar el orden biológico sería necesario definir un concepto de información para la organización funcional con una interpretación física directa. Esto es lo que hacen Brooks y Wiley (Wiley & Brooks 1982, Brooks 1998). Usan el concepto físico de entropía y el concepto formal de información, derivado de la teoría de la comunicación de Shannon y Weaver, unificados en una teoría de información física (infodinámica) para predecir la producción espontánea de orden biológico por la incorporación de variación genética en organización biológica a nivel de especie. Usando esta teoría muestran cómo la variación genética que es capturada y propagada mediante la reproducción dentro de una especie incrementa una entropía definible formalmente. Proponen que este aumento de entropía guía la evolución y a la vez explica su irreversibilidad. La entropía que usan es definible en términos puramente físicos y es un componente de la entropía química del sistema vivo y su ambiente. La irreversibilidad de la evolución sería un caso especial de la segunda ley de la termodinámica, y el orden biológico sería una consecuencia de esa ley²⁰.

²⁰ Aunque no entraremos en el tratamiento formal que desarrollan, el argumento fundamental de su hipótesis puede formularse como sigue. Hay dos clases de procesos que generan entropía: la tendencia al equilibrio de temperaturas entre el sistema y su entorno y la expansión del espacio de fase en el que el sistema reside. La organización de un sistema puede aumentar si la tendencia al equilibrio es más lenta que la expansión del espacio de fase, permitiendo una diferencia entre la entropía del sistema y la máxima entropía que el sistema puede poseer (función directa del tamaño del espacio de fase). Este fenómeno es el responsable de la aparición de estructuras como galaxias o estrellas en el universo, en el que las fuerzas fundamentales que unen los cuerpos ralentizan la expansión de la materia en el universo (Frautschi 1988). En los sistemas biológicos las mutaciones expanden el espacio genético de la vida, mientras que los lazos genéticos y genealógicos que unen a todos los seres vivos, así como los ambientes en los que existen, juegan roles análogos a las fuerzas fundamentales que unen a los cuerpos materiales, construyendo el incremento entrópico (diversidad) del sistema de información biológico.

Estos autores proponen una teoría unificada de la evolución que contaría con los siguientes principios fundamentales: a) el orden y organización en los sistemas biológicos resulta de la interacción de contingencias históricas, tendencias cohesivas entre las subunidades de los sistemas biológicos, e integración funcional entre esas subunidades, junto con la acción de la selección natural y sexual; b) la teoría evolutiva actual carece de explicaciones generales que den cuenta de la existencia y efectos de estos elementos; c) encontrar estas explicaciones requiere extender algunos principios de las leyes físico-químicas a los sistemas biológicos.

Aunque este enfoque proporciona una buena base para el acercamiento de la biología a las ciencias físicas, y ello sin negar el carácter peculiar de la biología, ya que incorpora los conceptos de reproducción y herencia que no se encuentran dentro del dominio de la física, cabe preguntarse hasta que punto es adecuada la interpretación termodinámica del concepto de información que utilizan (Wicken 1987, 1988), y si es posible interpretar físicamente una información principalmente funcional o semántica (Pattee, 1969, 1979, Moreno et al. 1994, Emmeche 1992,1999, Hoffmeyer 1997).

Swenson (1989, 1997, 1998, 2000) por su parte, sugiere que la selección natural es meramente una instanciación de la segunda ley de la termodinámica. La selección natural se interpreta como una consecuencia derivada de la autoorganización, que empuja a los sistemas a un estado de producción máxima de entropía. La selección natural sería un caso especial de esta ley termodinámica, en la que los componentes se replican. Sin embargo, cómo señalábamos anteriormente, el concepto de replicación es ajeno a la teoría termodinámica, por lo que considerar la selección natural como simplemente un “caso especial” de la segunda ley en la que los componentes se replican, sin contar con una interpretación física adecuada del concepto de replicación es otorgar a la segunda ley un poder explicativo que no posee.

4.1.3 Selección natural y autoorganización actúan conjuntamente en la evolución

Esta posición opta por la integración de ambos principios explicativos, y pone de manifiesto que la selección natural no opera sobre una materia altamente maleable, sino sobre poblaciones de individuos construidos por sistemas con una dinámica robusta frente a las perturbaciones tanto externas (cambios en el entorno) como internas (cambios genéticos). Los fenómenos autoorganizativos son una clave para entender esta especial dinámica. La selección natural, por tanto, opera sobre un material previamente organizado, por lo que las demandas adaptativas de las presiones selectivas se verán constreñidas por las demandas integrativas de los organismos, pero a su vez, la organización biológica ha de mostrarse “abierta” al oportunismo del proceso evolutivo.

I. Vida, evolución y organización

Siguiendo este tipo de argumentación, Depew y Weber (Depew & Weber 1995, 1998 Weber & Depew 1996), subrayan la dependencia genealógica del proceso de selección natural de procesos autoorganizativos más básicos. La selección natural puede ser un buen mecanismo para explicar la evolución, afirman, pero no hay que olvidar que la vida se origina en un mundo en el cual el fenómeno de la selección natural, como tal, no existe. Para que la selección natural se ponga en marcha son necesarias las características reproductivas y variacionales que sólo los organismos vivos poseen. Pero el pensamiento darwinista ha tendido a apreciar insuficientemente el contexto autoorganizativo en el que la vida apareció.

Depew y Weber sugieren que el proceso que dio origen a la vida es también un proceso selectivo, pero mucho más básico. Las unidades más básicas de selección serían ciclos de utilización y disipación de energía. Los sistemas que, en la lucha por recursos, creasen ciclos más efectivos que sus competidores, acabarían predominando. Sistemas que acoplasen sus propios productos en el siguiente ciclo energético, como sistemas autocatalíticos, serían especialmente favorecidos. Así podríamos hablar de una selección de lo estructuralmente estable (selección física), y de una selección de lo químicamente eficiente (selección química) previas a la selección de lo reproductivamente eficaz (selección biológica). La selección química es inseparable de la amplificación de eventos estocásticos por las tendencias autoorganizativas de sistemas abiertos y estructuras disipativas. Estos autores consideran la selección natural como un proceso emergente de sistemas disipativos complejos que han adquirido la habilidad de variar y retener información. Las organizaciones naturales se considerarían como sistemas alejados del equilibrio que funcionan, y se producen a sí mismos, degradando recursos energéticos. De este modo, el concepto de selección natural se reformularía en términos de la competencia por convertir autocatalíticamente recursos en organización.

La cuestión importante es si esta relación entre la dinámica selectiva, la autoorganizativa y el azar que jugó un papel relevante en el origen de la vida sigue teniendo un papel similar en la actualidad. La respuesta es, afirman, positiva. Aunque en la actualidad los organismos son sistemas autocatalíticos informados, evolucionan como parte de sistemas ecológicos (Ulanowicz 1997) que disipan energía. “Ecological systems are prior to the species that, through complex webs of both competition and cooperation, evolve as their parts; and natural selection among such information-storing, information-varying, and energy-dissipating systems will itself be an emergent property of chemically-selecting, autocatalytic, entropy-dissipating systems” (Weber & Depew 1996, p.53). Los procesos autoorganizativos, además, como veremos en el cuarto capítulo, juegan un papel fundamental en el origen de novedades evolutivas.

Los modelos NK de Kauffman (1993) aplicados a la coevolución (ver capítulo III) apuntan a una interpretación similar²¹. Los cambios que se producen en un ecosistema de este tipo siguen el patrón de una ley escalar (*power law*), lo que apunta a que estos sistemas se sitúan “al borde del caos”. Si el número de interacciones entre especies supera un umbral crítico pueden producirse “catástrofes” ante pequeños cambios en el ecosistema. Esta sensibilidad a las condiciones iniciales es lo que se puede esperar de un sistema dinámico con las características que Weber y Depew postulan.

¿Cómo explicar esta tendencia a los sistemas naturales a situarse “al borde del caos”? Kauffman sugiere que la selección natural es la encargada de llevar a estos sistemas a esa posición. Depew y Weber secundan la idea, y la consideran darwiniana, ya que da a la selección natural un papel importante en la evolución. La autoorganización constriñe el espacio de posibilidades de modo que da una gran oportunidad a un sistema para que pueda evolucionar por selección. La selección natural actuaría recursivamente sobre los sistemas biológicos para que éstos puedan evolucionar mediante mecanismos selectivos.

Kauffman, sugieren Burian y Richardson (1996), nos propone una “hipótesis nula” para medir el efecto de la selección natural. Sus modelos nos proporcionan una reconstrucción teórica de cómo se comportan los sistemas en ausencia de selección. Las desviaciones con respecto a este patrón pueden ser usadas para detectar los efectos perturbadores de la selección y otros agentes del cambio evolutivo.

Esta tercera posición nos parece la más adecuada, ya que, sin negar la relevancia de la dinámica selectiva, es más, quizá dándole incluso un nuevo protagonismo, los procesos autoorganizativos aparecen como el sustrato sobre el cual se construye. Sin embargo, la tradición darwiniana debe estar preparada para admitir que en muchos casos la selección natural no hace todo el trabajo en la evolución, sino que opera sobre entidades previamente autoorganizadas en virtud de sus propiedades intrínsecas.

4.2 Hacia la complementariedad.

La integración entre la selección natural y la autoorganización como causas del proceso evolutivo es una forma de promover la síntesis entre la visión externalista y la internalista. Una integración en principio nada fácil, ya que pasa por una previa

²¹ “The task of enlarging evolutionary theory would be far from complete even if we could show that fundamental aspects of evolution and ontogeny had origins in some measure reflecting self-organizing properties of the underlying systems. The present paradigm is correct in its emphasis on the richness of historical accident, the fact of drift, the many roles of selection, and the uses of design principles in attempts to characterize the possible goals of selection. Rather, the task must be to include self-organizing properties in a broadened framework, asking what the effects of selection and drift will be when operating on systems which have their own rich and robust self-ordered properties. For in such cases, it seems preeminently likely that what we observe reflects the interactions of selection processes and the underlying properties of the systems acted upon” (Kauffman 1993, p. 23).

I. Vida, evolución y organización

reevaluación de los referentes ontológicos de ambos tipos de explicación, en último término genes y sistemas dinámicos, que puede interpretarse como la forma más básica de la distinción entre genotipo y fenotipo.

Howard Pattee (1969, 1972, 1973, 1977, 1979 a, b, 1982, 1987, 1995, 1997) ha desarrollado todo un planteamiento teórico basado en la relación de complementariedad existente en la organización biológica entre las macromoléculas de ADN y el sistema dinámico en el que están insertas. La vida, piensa Pattee, se caracteriza por el establecimiento de un *cierre semántico*, entre los genes y el sistema dinámico que permite su “interpretación”. Los genes sólo pueden ser interpretados dinámicamente, pero, a su vez, esos procesos dinámicos están controlados por proteínas producidas por esos mismos genes. La vida, por lo tanto, no puede reducirse a un proceso dinámico, pero tampoco puede interpretarse como un fenómeno puramente macromolecular, estructural, sino que aparece como producto de la relación de codependencia entre estos dos modos de orden. La estabilidad y capacidad combinatoria de los genes, por otro lado, incrementa la capacidad evolutiva de este tipo de sistemas.

La vida, por lo tanto, ya en su mínima expresión, presenta una organización que la hace especialmente apta para evolucionar. Ruiz Mirazo et al. (2004) presentan una potente definición de vida que da perfectamente cuenta de esta circunstancia.

“A living being” is any autonomous system with open-ended evolutionary capacities, where (i) by autonomous we understand a far-from-equilibrium system that constitutes and maintains itself establishing an organizational identity of its own, a functionally integrated (homeostatic and active) unit based on a set of endergonic-exergonic couplings between internal self-constructing processes, as well as with other processes of interaction with its environment, and (ii) by open-ended evolutionary capacity we understand the potential of a system to re-produce its basic functional-constitutive dynamics, bringing about an unlimited variety of equivalent systems or ways of expressing that dynamics which are not subject to any pre-determined upper bound of organizational complexity (even if they are indeed, to the energetic-material restrictions imposed by a finite environment and by the universal physico-chemical laws) (Ruiz Mirazo et al. 2004)

El aspecto (auto)organizativo de la vida viene dado por su carácter autónomo. Es decir, es un sistema lejos del equilibrio que se constituye y mantiene a sí mismo estableciendo una identidad organizacional propia. Su aspecto evolutivo viene representado por su capacidad de evolución abierta. Un sistema ha de contar con ambos “ingredientes” para estar “vivo”. Como los genes poseen, en principio, una estabilidad superior a la de los fenómenos dinámicos y, es más su estructura modular los hace idóneos para participar en una dinámica evolutiva, debido a la enorme capacidad combinatoria que poseen, es natural pensar que van a ser relevantes para explicar la

evolución. La evolución biológica está ligada a la posesión de un sistema de componentes registro (genes) que instruyen la construcción de componentes funcionales y que además adoptan una estructura desacoplada de la dinámica del sistema que permite la construcción de nuevos sistemas individuales de creciente complejidad (Etxeberria & Moreno 2001).

Aunque compartimos en gran parte esta interpretación, ya que muestra cómo los genes sólo tienen prioridad causal dentro de una dinámica autónoma²², pensamos que no da el suficiente énfasis a la relevancia de la organización en la dinámica evolutiva, que parece hacerse depender casi²³ exclusivamente en términos de propiedades de las moléculas de ADN. El sistema genético aporta toda una nueva serie de posibilidades evolutivas a los sistemas autónomos, pero la cuestión que se nos plantea es la siguiente, ¿es esta complementariedad entre ADN y proteínas, elaborada para dar cuenta de la mínima expresión de lo viviente—la célula—suficiente para dar cuenta de la evolución en toda su complejidad?

En el siguiente apartado pasaremos a mostrar cómo se origina esta distinción entre dos tipos de principios causales en la materia viva, cómo se explica, desde una perspectiva genealógica, la evolución de un sistema capaz de evolucionar de una manera abierta. Ya en el origen de esta dicotomía podemos encontrar pistas a favor de la relevancia del factor organizativo en la evolución.

4.3 El problema del origen de la evolución abierta

La idea de evolución abierta (*open-ended evolution*) fue desarrollada por von Neumann (1951) en el contexto de su discusión sobre los requerimientos lógicos para que un sistema pudiera evolucionar aumentando su complejidad indefinidamente—el umbral mínimo de complejidad para la evolución abierta, estableció, requiere que éste contenga su propia descripción. Decíamos que se centró en los requerimientos lógicos, dejando conscientemente de lado el problema de cómo esta característica podía haber aparecido en la evolución (Pattee 1995, Umerez 2001).

La aparición del sistema genético puede explicarse por dos motivos fundamentales (Ruiz-Mirazo et al 2004). En primer lugar, por la imposibilidad de compatibilizar en un mismo tipo de estructura molecular dos propiedades fundamentales para el potencial

²² Frente a otras interpretaciones más “descorporeizadas” (por ejemplo Maynard-Smith 2000), la información, desde esta perspectiva, no se entiende sino como un elemento causal, implicado en el mantenimiento y evolución de sistemas autónomos complejos, en la que los genes forman parte de una red autoconstructiva de componentes, y es esta red la que interpreta y usa esa información (Pattee 1982).

²³ Decimos casi por que en la última frase de la definición se menciona que la capacidad de evolución abierta está constreñida por las leyes físico-químicas. El concepto de constricción, como veremos, jugará un papel relevante en nuestra propuesta, aunque dotado de una connotación más “positiva”.

I. Vida, evolución y organización

evolutivo de un sistema, como son la plasticidad, especificidad y eficiencia en la catálisis por un lado y por otro el almacenamiento, replicación y transmisión de información. En segundo lugar, por la imposibilidad de generar un incremento progresivo de complejidad molecular sin mecanismos de copia fiable acoplados a los de autocatálisis regulada y que llevaría a la aparición de componentes con actividad de molde (*template*) subsumidos en la dinámica del sistema. Esta situación, provoca un “cuello de botella” evolutivo que conduce a una redistribución de funciones entre componentes dinámicos, metabólico-operativos (fenotipo-proteínas) y componentes informacionales²⁴ (genotipo-genes).

De este modo, la maquinaria genética permite una replicación altamente eficaz de las macromoléculas, proteínas y enzimas, que constituyen los organismos que conocemos. Es más, su naturaleza secuencial y desacoplada de la dinámica le da unas posibilidades evolutivas novedosas ya que estos sistemas son capaces de evolución abierta. Un sistema autónomo puede reproducirse variacionalmente, pero no hacerlo de modo ilimitado. Es un requisito de la evolución abierta que puedan ser capaces de crear *indefinidamente* nuevas versiones de sí mismos, sin ningún techo de complejidad organizativa predeterminado²⁵.

Así pues, desde esta interpretación, la evolución podría dividirse en dos etapas. Una primera etapa de evolución no abierta, que estaría en funcionamiento hasta el origen del código genético, seguida de una fase posterior de evolución abierta, en la que es posible un incremento de complejidad indefinido, derivada de la, en principio, ilimitada variabilidad de las moléculas de ADN (ver capítulo 4). La evolución prebiótica, no abierta, al no contar con esta capacidad, se considera como un proceso de segundo orden, no paradigmático de lo “evolutivo”.

Esta interpretación sugiere una serie de cuestiones interesantes. La evolución prebiótica es un proceso realmente importante y potente que ha permitido un crecimiento en complejidad produciendo formas cada vez más estables, hasta la generación de organismos con una sofisticada maquinaria genética. ¿Qué tipo de propiedades permitieron a estos sistemas evolucionar? ¿No seguirán teniendo este tipo de propiedades un papel relevante en la evolución después de la aparición del código? O, de forma más general, ¿qué determina la capacidad evolutiva de un sistema? Como veremos en el capítulo cuarto, existe un creciente número de investigadores que

²⁴ Es importante recalcar que estos autores defienden la necesidad de ambos tipos de componentes, es decir, genes y proteínas. Un sistema de macromoléculas “autocatalíticas” en evolución no produce resultados interesantes, al contrario, se produce una situación en la que se producen secuencias cada vez más simples, hasta llegar a la mínima capaz de replicarse (Spiegelman 1967).

²⁵ Excepto el determinado por las constricciones físico-químicas, de desarrollo, etc. del sistema.

muestran como la evolucionabilidad de un sistema depende de la plasticidad del mismo y de su adaptabilidad que de las propiedades de sus constituyentes moleculares.

Otro hecho hace remarcar la relevancia de la evolución pregenética, y es su eficacia. Los primeros seres vivos aparecieron muy pronto, hace casi 4.000 millones de años, muy cerca del origen de la propia Tierra, y permanecieron sin grandes cambios durante casi 2.000 millones de años a pesar de ser capaces de evolución abierta. La evolución prebiótica fue rápida y eficaz, ¿por qué?

La importancia de la autoorganización en la evolución es especialmente clara y reconocida por la mayoría de los biólogos en el problema del origen de la vida, ya que permite anclar la organización biológica en procesos más básicos de organización material. Sin embargo, este reconocimiento no se extiende de forma tan general cuando se pretende usar este tipo de aproximaciones para explicar la evolución de los seres vivos modernos. Es decir, la visión externalista asume que la autoorganización pierde su relevancia original una vez que aparecen sistemas con reproducción genética, puesto que desplazarían a estos sistemas “primitivos,” y que, por lo tanto, una vez constituidos los primeros seres propiamente vivos, el estudio de la dinámica genética ha de situarse en el centro de la investigación en biología evolutiva. Esta interpretación soslaya el hecho de que estos nuevos sistemas genéticos están insertos en una dinámica autoorganizativa, cuyas propiedades, como veremos, se hacen especialmente importantes, por ejemplo, a la hora de explicar el origen de nuevos rasgos o innovaciones evolutivas.

En breve, pensamos que desde la visión externalista la evolucionabilidad tiende a hacerse depender casi exclusivamente de la capacidad de evolución abierta derivada de las propiedades combinatorias de los genes en la historia evolutiva, mientras que las propiedades derivadas de la organización biológica no se consideran igualmente relevantes para entenderla.

5. Conclusiones

La vida se caracteriza por dos rasgos distintivos: su organización y su capacidad para evolucionar. A lo largo de la historia de la biología, o de la filosofía de la vida, se puede observar un constante movimiento en el acento que se pone en alguno de estos aspectos. La Síntesis Moderna supuso un desplazamiento del centro de gravedad de la explicación biológica hacia el lado evolutivo, ya que considera que la evolución (con la selección natural como la principal “fuerza”) es el principio unificador de la biología, y que todo fenómeno biológico descansa en una causa evolutiva o última. Este sesgo hacia el lado evolutivo en la concepción moderna de la vida se reflejó en la exclusión de la biología del desarrollo del proyecto sintético, cuyo reflejo conceptual se manifiesta en una serie

I. Vida, evolución y organización

de presupuestos histórico-filosóficos que consideramos problemáticos, como la tesis de la ruptura con el pensamiento tipológico, y la defensa de una autonomía de la biología entendida de una forma que ponía obstáculos a aproximaciones que intentaban explicar la evolución dentro del contexto más general del mundo físico-químico. El concepto de autoorganización, como hemos visto, puede servir de puente para volver a poner de relevancia la importancia de la organización en la evolución, de manera que el papel de la selección natural como “filtro” funcional sobre la construcción de nuevas combinaciones de genes, se vea complementado por procesos organizativos que permiten la generación de variabilidad no-letal y que hacen que la evolucionabilidad del sistema no dependa únicamente de la naturaleza molecular del mismo.

Esto no implica que sea posible sustituir un tipo de explicación por otra, puesto que la evolución es un proceso tremendamente oportunista, pero creemos que estudio de los principios fundamentales de la organización biológica va a servir para acotar el enorme rango de historias posibles que permite generar la perspectiva histórico-selectiva. Se trata ahora de unificar ambos aspectos, en un estudio combinado de causas próximas y últimas, de procesos de desarrollo y de acontecimientos históricos, para elaborar una visión de la evolución y de la vida más sistémica, una evolución a la vez producto y causa de la organización biológica.

Capítulo II

De Darwin al adaptacionismo: la biología como ingeniería

Echad una mirada al mundo a nuestro alrededor: contempladlo en conjunto y en cada una de sus partes. Encontrareis que no es más que una gran máquina, subdividida en un infinito número de máquinas más pequeñas, que a su vez, admiten subdivisiones hasta un grado que supera lo que los sentidos y facultades humanas pueden escudriñar y explicar. Todas estas diversas máquinas, y hasta sus más diminutas partes, están ajustadas unas a otras con una precisión que provoca la admiración de todos los hombres que alguna vez las han contemplado. La precisa adaptación de los medios a los fines a través de toda la naturaleza se asemeja exactamente, aunque superándolos con mucho, a las producciones de los artífices humanos, de los proyectos, pensamiento, sabiduría e inteligencia humanos.

David Hume

1. Introducción

Una de las características más sorprendentes y misteriosas de la vida es su capacidad para desarrollar características no sólo estructuralmente complejas, sino además exquisitamente adaptadas a las necesidades del organismo. Tanto es así que, antes de Darwin, el denominado argumento del diseño, que usaba la existencia de esta complejidad adaptativa para inferir la existencia de un diseñador, y de ahí, la existencia divina, contaba con una gran credibilidad en la época. Charles Darwin formuló una teoría que podía explicar este fenómeno aparentemente milagroso: la evolución por selección natural. Aunque ya en los siglos XVII y XVIII varios pensadores europeos defendían visiones evolutivas de la vida, fue Darwin el que propuso una explicación que exponía, de manera clara, de qué modo el proceso de cambio evolutivo podía dar lugar a esa “perfección” orgánica observable, sin necesidad de recurrir a explicaciones teológicas.

La selección natural, frecuentemente conocida mediante la máxima de Spencer de “la supervivencia del más apto” (*survival of the fittest*) requiere de tres condiciones; i) que los organismos de una población varíen en relación a cierta característica, ii) que estas diferencias sean heredables y que iii) las diferentes versiones de esa característica

II. De Darwin al adaptacionismo

influyan en la capacidad de esos organismos para dejar descendientes (Lewontin 1970). Dado ese punto de partida, el cambio evolutivo será inevitable, ya que, debido a la fuerte competencia, las características menos beneficiosas tenderán a ser eliminadas y las características más útiles acabaran fijándose en la población, hasta que aparezcan variantes más aptas o hasta que se produzca un cambio en el entorno. Una adaptación es una característica que se ha fijado en una población porque fue directamente seleccionada siguiendo estas pautas.

Pero ¿es la selección natural, por sí sola, lo suficientemente potente para explicar la evolución orgánica? Como señalábamos anteriormente, el darwinismo heredó el interés en el mismo tipo de problemas en los que se centraba la tradición de la *teología natural*, prototípicamente inglesa, aportando un nuevo tipo de soluciones. Esta visión, centrada en el aspecto adaptativo de la vida, ha sufrido una paulatina tendencia hacia un “adaptacionismo panglossiano”, es decir, a considerar que cada uno de los rasgos de un organismo ha sido moldeado por selección natural, otorgando a ésta un papel sobredimensionado en la evolución. Esta forma de adaptacionismo ha recibido fuertes críticas tanto metodológicas como programáticas (Gould y Lewontin 1979) y en su defensa se han elaborado versiones sofisticadas del mismo, que, sin embargo, siguen dando a la selección natural todo, o casi todo, el poder causal en la producción del orden biológico.

El denominado “adaptacionismo explicativo” (Godfrey-Smith 2001), una de las versiones en que se presenta esta “tendencia de pensamiento” (Sober 1993), sostiene que la selección natural es la fuerza más importante de la evolución por ser la única fuerza capaz de producir adaptaciones complejas, diseños naturales. El resto de “fuerzas” o mecanismos evolutivos cumplen un papel de menor importancia, porque sólo la selección natural puede producir adaptación. El “modelo del artefacto”, por otro lado, es una forma de adaptacionismo metodológico que recomienda estudiar los organismos como si fueran máquinas²⁶, comparando la labor de la selección natural con

²⁶ Esta comparación de los organismos con máquinas se remonta a Descartes, y deriva de su concepción mecanicista del universo, en la que la totalidad del mundo material puede tratarse como un sistema mecánico, y no hay necesidad alguna de introducir o considerar otra clase de causas que las eficientes. La causalidad final es una concepción teleológica y, considera, no es adecuada para la física, lo que le lleva a rechazar la existencia de almas o principios vitales ocultos en los seres vivos, y de formas substanciales en los seres inertes. Los principios puramente cuantitativos, materiales y mecánicos que utilizamos para explicar los seres no vivos nos sirven también para explicar los seres vivos sin mente. Los animales no tienen mente y pueden ser explicados en términos de materia en movimiento (mecánicamente). Los ingenieros de su época habían construido artefactos (“robots”) en las que las partes físicas estaban dispuestas de tal forma que parecían darles conducta final. En estos casos dicha conducta no descansa en una mente (en la propia máquina) sino que es responsabilidad de sus componentes físicos. Del mismo modo, razonaba, los animales no tienen mente, aunque parezcan tenerla. En el caso de los autómatas el responsable de su conducta aparentemente mentalista y final es el hombre, que los ha fabricado; en el caso de los animales, el responsable es en último término Dios, que es la causa última del mundo.

la de un diseñador humano (Lewens 2002), y que convierte a la biología en una especie de ingeniería (Dennet 1999). Esta perspectiva, como señalábamos en el capítulo anterior, se centra en el componente externo de la evolución como generador de orden, mientras que el componente interno, la organización biológica, queda o bien sin analizar, o bien se interpreta como un factor limitante en la generación de características orgánicas óptimas. Como bien señalaba Hume, la inteligencia humana, productora de diseño, es sólo una de las fuentes de orden en el universo, y extender este principio de orden a la organización biológica es, cuando menos, arriesgado.

2. El argumento del diseño

Con el nacimiento de la ciencia moderna muchos pensadores religiosos se propusieron el reto de tratar de fundamentar sus creencias científicamente. Uno de los argumentos más sonados de la nueva empresa, la religión natural, como se vino a denominar esta tarea, es el argumento del diseño²⁷. William Paley elaboró una de las versiones más conocidas del mismo:

Supongamos que, al cruzar un zarzal, mi pie tropieza con una piedra, y se me pregunta cómo esa piedra ha llegado hasta allí; probablemente podría contestar que, por lo que yo sabía, había estado allí desde siempre: quizás tampoco sería fácil demostrar lo absurdo de esta respuesta. Pero supongamos que hubiese encontrado un reloj en el suelo, y se me preguntase qué había sucedido para que el reloj estuviese en aquel sitio; yo no podría dar la misma respuesta que antes, de que, por lo que yo sabía, el reloj podía haber estado allí desde siempre. [Su precisión y la complejidad de su diseño nos forzaría a concluir] que el reloj debió de tener un fabricante: que debió de existir en algún momento, y en algún lugar, un artífice o artífices, que lo construyeran con una finalidad cuya respuesta encontramos en la actualidad; que concibió su construcción, y diseñó su utilización. [Nadie podría contrariar razonablemente esta conclusión, ya que] cada indicación de una idea, cada manifestación de diseño que existe en el reloj, existe en las obras de la naturaleza; con la diferencia, por parte de éstas, de ser tan excelsas o más, y en un grado que supera todo cálculo (Paley 1802, en Dennett 1999).

Los seres vivos y sus órganos, continúa Paley, son muy parecidos a un reloj, ya que parecen haber sido diseñados para cumplir un cierto propósito. Un ojo, por ejemplo, se nos muestra como un mecanismo extremadamente sutil y sofisticado, diseñado para que

²⁷ Ya en el año 44 a.C., el escritor, orador y estadista romano Cicerón (106-43 a.C.), usó este concepto en su libro *De Natura Deorum* para atacar las tesis evolucionistas de los filósofos de sus días, como por ejemplo Epicuro. Cicerón refutaba estas ideas con argumentos basados en el diseño, con el propósito de mostrar que el universo está gobernado por un diseñador inteligente. Argumentó que se necesitaba un propósito conciso para expresar arte (por ejemplo para hacer una escultura o una pintura) y por lo tanto, dado que la naturaleza era más perfecta que el arte, la naturaleza también mostraba propósito.

II. De Darwin al adaptacionismo

su poseedor sea capaz de ver. Parece inevitable hablar de diseño cuando nos encontramos ante órganos y organismos complejos, ya que el azar no puede generarlos y ¿qué ley física podría hacerlo? Así pues, ¿qué otro diseñador sino Dios ha podido ser el artífice de tales obras?

David Hume, en los *Diálogos sobre la religión natural*, había abordado previamente este mismo problema en forma de una discusión entre Cleantes, defensor del argumento del diseño, y Philo, el escéptico. Cleantes parece ser el primero en utilizar el ejemplo del ojo de los vertebrados como paradigma del diseño animal:

La anatomía de un animal ofrece una prueba mucho más fuerte de un designio que la lectura de *Livio* de Tácito (...) Considera el ojo, disécalo, contempla su estructura y su organización, y dime de acuerdo a tus propios sentimientos, si no surge inmediatamente ante ti, con una fuerza semejante a la de la sensación, la idea de un autor de esa organización (Hume 1786, p.125).

Philo da una serie de argumentos contrarios a la hipótesis de Cleantes. El argumento del diseño está basado en una inferencia inductiva, una analogía –donde hay diseño hay una mente—, pero esta inferencia es dudosa, ya que la inteligencia humana es sólo una de las fuentes de orden en el universo. Un edificio tiene como causa última la inteligencia de su constructor, pero existen otro tipo de formas que no están causadas intencionalmente. La tela de una araña, sostiene, es el resultado de su comportamiento instintivo y las formas que encontramos en la arena de una playa son el resultado del choque azaroso de las olas contra la orilla. Entonces “¿qué especial privilegio tiene esa pequeña agitación de nuestro cerebro que llamamos pensamiento para que tengamos que constituirlo en modelo de todo el universo?” (ibid, p.118).

El argumento del diseño es sólo una analogía, y una analogía puede ser una guía adecuada para formular una hipótesis, pero no es un criterio válido de prueba o verificación. Utilizando el mismo tipo de analogía y, a falta de más datos, podríamos llegar a casi cualquier conclusión, diferente del teísmo clásico, sobre el origen del universo. Philo da rienda suelta a su imaginación y propone hipótesis alternativas, en las que compara el universo con un animal, ya que parece actuar con un principio semejante de vida y movimiento.

Sin embargo, y a pesar de ser consciente de los problemas que plantea este modo de argumentación analógico, Hume, o Philo, finalmente, parece ceder al argumento del diseño²⁸:

²⁸ El propio Kant, que no mostraba demasiado respeto a argumentos ontológicos y cosmológicos fue mucho más condescendiente con el argumento del diseño, llegando a una conclusión similar. Lo rechazó basándose en que lo más que puede probar es que hay un diseñador o arquitecto del universo y que de ahí al Dios todopoderoso de las religiones teístas hay un largo camino.

Un propósito, una intención, un designio se imponen por todas partes al más negligente, al más estúpido pensador y nadie puede estar tan obstinado en absurdos sistemas como para negarse continuamente a admitirlo. *Que la naturaleza no hace nada en vano* es una máxima establecida en todas las escuelas a partir de la mera contemplación de las obras de la naturaleza, sin ningún propósito religioso; y como consecuencia de una firme convicción en la verdad de esta máxima, un anatomista que hubiera observado un nuevo órgano o un nuevo conducto, no quedaría nunca satisfecho hasta no haber descubierto también su uso y su finalidad (ibid. pp. 182-183).

A pesar de que Hume sabía que el argumento del diseño no era una base sólida para fundamentar la existencia de un artífice inteligente del universo, se vio obligado a aceptar sus conclusiones. “La conclusión legítima es que (...) si no nos satisface llamar Dios o *Deidad* a la primera y suprema causa y deseamos cambiar su nombre, ¿qué tal llamarle *Mente* o *Pensamiento*, con la cual es justo suponer que tiene una considerable semejanza? “ (ibid. p. 185). Pero sin embargo, entre algunas de sus hipótesis sobre el origen del diseño especulaba:

¿Qué sorpresa nos invadiría si lo que encontramos es un estúpido mecánico que imita a los otros y copia un arte, el cual, a través de una larga sucesión de edades, después de múltiples ensayos, errores, correcciones, deliberaciones y controversias, ha sido gradualmente mejorado? Muchos mundos pueden haber sido construidos chapuceraamente, a través de una eternidad antes de que su sistema fuera destruido: mucho trabajo perdido, muchos ensayos infructuosos realizados, una lenta pero continuada mejoría conseguida durante infinitas edades de construcción del mundo (ibid., p.136).

Hume estuvo muy cerca de dar con la idea de cambio acumulativo que subyace a la selección natural.

3. La selección natural: el relojero ciego

En tiempos de Darwin, los naturalistas habían recopilado gran cantidad de información sobre el mundo natural y la habían sistematizado. Los taxonomistas habían conseguido clasificar los organismos en una jerarquía de dos reinos (animales y plantas) divididos en *phyla*, que a su vez se subdividían en clases, ordenes, familias, géneros y especies.

Darwin en *El Origen de las Especies*, se enfrentó al reto de tratar de convencer a sus contemporáneos de que las especies no habían sido creadas con sus formas actuales, sino que habían evolucionado en el tiempo (Mayr 1982). La idea de la evolución no era nueva, enciclopedistas como Diderot o el científico francés Maupertuis ya trabajaron con ella, pero ninguno de ellos dio con una respuesta satisfactoria que explicase por qué

II. De Darwin al adaptacionismo

las especies cambian. La primera teoría coherente de la evolución la propuso el naturalista y filósofo francés Jean Baptiste de Lamarck. Lamarck quería explicar lo que le parecía una progresión de la naturaleza desde los organismos más pequeños hasta los animales y plantas más complejos y “casi perfectos”. Para explicar esta evolución postuló varios principios; la existencia en los organismos de un impulso interno hacia la perfección, la capacidad de los organismos para adaptarse a su entorno, la generación espontánea y la famosa teoría de la herencia de los caracteres adquiridos²⁹.

Lamarck estaba profundamente interesado en la dimensión “vertical” de la evolución, es decir, la evolución en su dimensión temporal. Darwin, sin embargo, inicialmente centró su interés en el problema de la diversidad, en el origen de las especies a través de su la diversificación geográfica, la evolución “horizontal”. Ese interés se despertó por su tan narrado viaje alrededor del mundo en el *Beagle*. Darwin sabía que para convencer a los creacionistas no bastaba con probar que las especies modernas eran descendientes modificados de especies más tempranas, sino que tenía que demostrar cómo había ocurrido este proceso y por qué estaban adaptadas a sus entornos locales.

3.1 La idea de Darwin

La teoría completa de Darwin se publicó el 24 de noviembre de 1859 en *On the Origin of Species*. Su argumentación constaba de varias subteorías o postulados, de las que podemos destacar las cuatro fundamentales (Mayr 1982).

- i) *Evolucionismo*. El mundo no es estático, evoluciona. Las especies cambian continuamente, se originan unas y se extinguen otras. El registro fósil muestra que los organismos, cuanto más antiguos son, más diferentes son a los actuales.
- ii) *Gradualismo*. El proceso evolutivo es gradual y continuo. No consiste en cambios súbitos y saltos discontinuos. En este caso las discontinuidades en el registro fósil se interpretan como una imperfección del mismo.
- iii) *Origen común*. Darwin fue el primero en postular que todos los organismos descienden de ancestros comunes por un continuo proceso de ramificación. Mientras que Lamarck consideraba que cada organismo o grupo de organismos representa una línea evolutiva independiente originada por generación espontánea que evolucionaba debido un impulso interno hacia la perfección, Darwin defendía que los organismos

²⁹ Como señalan Fontdevilla y Moya (2003), el reconocimiento del efecto del ambiente en la adaptación y el cambio orgánico representa una de las aportaciones más importantes a la comprensión de la evolución. Aunque el principio de la herencia de los caracteres adquiridos sería rechazado como un mecanismo causal evolutivo, Lamarck fue el primero en indicar que la adaptación es la respuesta del organismo a los cambios ambientales, oponiéndose a las ideas fijistas según las cuales las especies eran creadas adaptadas ya a su ambiente.

semejantes estaban emparentados y descendían de un ancestro común. Esto implicaba que los organismos vivientes podían remontarse hasta un origen único de la vida.

iv) *Selección natural*. La selección natural constituía la clave para interpretar su propio esquema. Es un proceso que consta de dos fases. En primer lugar está la producción de variabilidad. Darwin no conocía el origen de esa variación, pero tenía un conocimiento empírico de la enorme reserva de diferencias intraespecíficas. La segunda fase es la selección a través de la supervivencia en la lucha por la existencia.

La argumentación de Darwin era sorprendentemente sencilla. Los organismos tienden a tener muchos descendientes. Como estos descendientes, a su vez, dejarán muchos descendientes, la población crecerá rápidamente, hasta llegar a un punto en el que los recursos disponibles no sean suficientes para mantenerla. Muchos organismos morirán antes de tener descendencia³⁰. La siguiente pregunta que se hizo Darwin fue, ¿qué organismos serán los que conseguirán reproducirse más probablemente? Aunque muchos organismos morirán accidentalmente, por causas no relacionadas con sus características, en otros casos parece probable que, cuando se produce la quiebra en el crecimiento de la población, habrá variaciones significativas entre los miembros de la población en competencia por los mismos recursos. Es decir, cualquier ventaja, entendida como una mayor eficacia en las relaciones entre el organismo y su entorno, que muestre alguno de sus miembros sobre los otros le dará más probabilidades de sobrevivir y reproducirse. Si además estas diferencias son heredables de alguna forma, es decir, si los descendientes tienden a parecerse más a sus progenitores que a los demás miembros de la población, estas diferencias podrán acumularse, haciendo que los miembros de la población vayan adaptándose más y más a su entorno.

Este es el ciego mecanismo que Darwin denominó selección natural, en contraposición a la selección artificial, guiada, de los criadores. Esta idea explicaba el diseño natural sin necesidad de un artífice divino³¹, proporcionando una explicación materialista³² de la evolución. En realidad el diseño natural no es tal, ya que no hay diseño sin diseñador, sino que el mundo está poblado de *diseñoides* (Dawkins 1998), seres que parecen diseñados, pero que son sólo el producto de un proceso de selección de diferencias automático, algorítmico, un proceso no guiado que conduce a esa

³⁰ Hasta aquí el argumento es una aplicación al mundo biológico de las ideas de Malthus.

³¹ By explaining “design” in nature as the result of a purely nonteleological materialistic process, the theory of natural selection eliminated the need for any global teleology (...) By providing a purely materialistic explanation for all phenomena of living nature, it was said it “dethroned God” (Mayr 1982, pp. 509- 510).

³² Como veremos en el capítulo V, el materialismo tiene dos vertientes, una más puramente fisicalista, y otra “maquinista”. Es esta segunda vía la que fue explotada por el darwinismo, dejando de lado la primera.

II. De Darwin al adaptacionismo

maravillosa “adaptación de los medios a los fines” que siempre fascinó a los naturalistas.

3.2 Hacia la Síntesis Moderna

En tiempos de Darwin el modelo estándar de mecanismo de herencia era el denominado “herencia por mezcla”. Se pensaba que los materiales hereditarios paternos y maternos, contenidos en los fluidos reproductivos, se mezclaban, dando lugar a un nuevo individuo con características propias, resultado de esta mezcla. La teoría de la herencia que desarrolló Darwin la *pangénesis*, estaba basada fundamentalmente en este modelo. Ocho años después de la aparición de *El Origen de las Especies*, Fleming Jenkin, un físico e ingeniero de la Universidad de Glasgow, señaló la seria incompatibilidad que existe entre el mecanismo de la selección natural y la pangénesis (Depew & Weber 1995).

Jenkin, razonando desde la matemática estadística, mostró la alta improbabilidad de que la variación, selección y la transmisión de nuevas características pudiesen superar el efecto conservador de la herencia por mezcla. Con una herencia de este tipo es más probable que la descendencia se aproxime a la distribución media de la característica en la población que se asemeje a sus padres, y más aún en grandes poblaciones y durante largos periodos de tiempo. La herencia por mezcla de rasgos, postulada para asegurar la integridad poblacional y de la especie, es demasiado fuerte, haría que los nuevos rasgos se perdiesen entre la distribución media de la población. De hecho, con una herencia de este tipo, la variación se reduciría a la mitad en cada generación.

3.2.1 El darwinismo después de Darwin

La solución al problema que planteaba la “herencia por mezcla” se encontraba en la literatura de la época. Gregor Mendel, un monje agustino, con una sólida formación como físico, publicó en 1866 un artículo titulado *Versuche über Pflanzen-Hybriden* (*Experimentos sobre la hibridación de plantas*), que supondría un hito en la historia de la biología³³. En él, describía los resultados de los experimentos que había realizado con guisantes de jardín durante unos 8 años, resultados que mostraban que ciertos rasgos característicos de la especie eran transmitidos por cada progenitor a la generación siguiente mediante unidades discretas, denominadas “factores” (que ahora

³³ “George Mendel’s short treatise “Experiments on Plants Hybrids” is one of the triumphs of the human mind. It does not simply announce the discovery of important facts by new methods of observation and experiment. Rather, in a act of highest creativity, it presents these facts in a conceptual scheme which gives them general meaning. Mendel’s paper is not solely a historical document. It remains alive as a supreme example of scientific experimentation and profound penetration of data (Stern & Sherwood, citado en Sapp 1990, p. 137)

denominaríamos genes), unidades que se conservan sin cambios, es decir, no “mezclables”, que se recombinan de nuevo en cada generación según unas proporciones determinadas³⁴. El artículo pasó desapercibido por aquel entonces, hasta que, de 1900 a 1902, tres biólogos europeos –Hugo de Vries, Carl Correns y Erick von Tschermak– afirmaron haber redescubierto las leyes de Mendel independientemente.

Estos primeros continuadores del trabajo de Mendel no aceptaban la teoría de la selección natural³⁵. Eran esencialistas y saltacionistas, a los que la herencia mendeliana les proveía de un mecanismo de especiación más plausible, según sus criterios, que la selección gradual darwiniana. La evolución podría ser fácilmente explicada únicamente en términos de herencia genética y mutación. Darwin hablaba de un cambio gradual a lo largo de grandes periodos de tiempo, pero las evidencias de que dispusieron los primeros genetistas parecían mostrar que la presencia de diferentes genes producía efectos muy significativos, por ejemplo flores de color blanco o púrpura, sin una variación continua entre ellas.

Así pues, durante los primeros años del siglo veinte, los científicos tenían ideas diferentes sobre las causas del cambio evolutivo. La mayor parte de naturalistas y paleontólogos pensaban que la evolución era el resultado de la selección natural actuando sobre pequeñas diferencias intraespecíficas, mientras que los primeros genetistas enfatizaban el papel de la (macro)mutación. Esta tensión se manifestaría de manera más clara en el debate entre la escuela de la biométrica, fundada por Pearson y Weldon, defensora una visión gradualista de la evolución y Bateson, figura central del mutacionismo mendelista (Provine 1971). El debate se extendía también a los principios metodológicos dispares de ambas escuelas, estadísticos los primeros y experimentales los segundos. Bateson pensaba que la experimentación era el camino único para entender la dinámica evolutiva y trató de excluir los métodos únicamente estadísticos de la biométrica del campo (Saap 1990, Provine 1971).

³⁴ Esto no quiere decir que optaba por una interpretación materialista de estas unidades. La idea de que los factores alternativos eran partículas físicas no llegaría hasta principios del siglo XX. Parece más probable que Mendel interpretó los factores de herencia en términos de la filosofía católica neo-Aristotélica en la que había sido educado. Consideraban la forma como el principio organizador de la materia. Las características recesivas serían potencialidades y las dominantes actualizaciones (Depew&Weber 1995).

³⁵ Existe un gran debate sobre la figura de Mendel, las intenciones últimas de sus experimentos, su posible “cocinado” de los resultados y sobre si podría considerarse un darwinista o un mutacionista (Sapp 1990). Con respecto a esta última cuestión, Fisher, por ejemplo, basándose principalmente en el hecho de que en sus experimentos Mendel usó en su mayor parte variedades en lugar de especies, lo considera un darwinista, preocupado por los vehículos de transmisión de rasgos interespecíficos necesarios para dar cuenta de la dinámica selectiva. Bateson, al contrario, sostiene que la “gran omisión” del trabajo de Mendel hasta su redescubrimiento se debe a que sus resultados no apoyaban la visión gradualista de la evolución. Según este autor, el motivo último para realizar sus experimentos era tratar de ver si la recombinación de factores podría ser un mecanismo de producción de nuevas especies por hibridación.

II. De Darwin al adaptacionismo

Bateson realizó grandes aportaciones a la terminología biológica actual. El término *genética* fue de su invención, como también lo fue la denominación de los factores mendelianos como *alelomorfos*, y los conceptos de *homocigoto* y *heterocigoto*. Pero fue William Johansen, un botánico holandés, el que acuñó el término *gen* y quién, elaborando la distinción entre *genotipo* y *fenotipo*, formuló la distinción crucial de la que la autonomía de la genética como una ciencia vino a depender. Más adelante Morgan mostraría que los cromosomas dentro del núcleo de las células sexuales se dividían de tal forma que cada padre contribuye con uno de los dos pares de cromosomas homólogos a su descendencia (meiosis). Morgan hipotetizó que la transmisión de las características podía correlacionarse con la transmisión de ciertos patrones observables por el microscopio en las largas bandas que componían los cromosomas, lo que sugería que los *loci* en el cromosoma eran los portadores materiales de la información genética. Sus hipótesis se vieron confirmadas.

Todos estos descubrimientos contribuyeron a reforzar el núcleo de ideas darwinianas. Durante la década de los veinte se consiguió probar que la mayoría de las mutaciones tienen efectos pequeños, y que las grandes mutaciones que defendían los primeros genetistas eran improbables. Fisher trató de solventar el error de Bateson, ofreciendo una reinterpretación de Mendel como un buen darwiniano (Sapp 1990) y mostrando como la acumulación de pequeñas mutaciones en diferentes combinaciones y filtradas por la selección natural bastaba para producir una variación fenotípica continua. La *genética de poblaciones*, que tuvo como pioneros a J.B.S. Haldane, R.A. Fisher y Sewall Wright, investigó con herramientas estadístico-matemáticas la dinámica de las frecuencias genéticas en las poblaciones, tratando de solventar problemas sobre temas como qué tipos de cambios evolutivos son posibles, sobre qué condiciones es posible este cambio o su velocidad. Examinaron la efectividad relativa de la mutación y la selección en la evolución y desarrollaron modelos sobre una amplia variedad de condiciones y presupuestos, modelos que suponían una síntesis entre los, previamente en disputa, métodos estadísticos y los experimentales.

Toda esta serie de nuevos desarrollos en la teoría evolutiva desde Darwin llevaría a una síntesis, que se expresó y comentó ampliamente a lo largo de los años 30 y 40 fundamentalmente³⁶ a través de las obras de Theodosius Dobzhansky, Julian Huxley, Ernst Mayr, Simpson y Ledyard Stebbins, y que, como vimos en el capítulo anterior, serviría para llegar a un acuerdo en la comunidad biológica con respecto a los principios fundamentales de la evolución. La Síntesis Moderna ampliaba la teoría de Darwin a la luz de la teoría cromosómica de la herencia, la genética de poblaciones y el concepto biológico de especie y se caracterizó por un rechazo total de la herencia de los

³⁶ Reif, Junker & Hoßfeld (2000) resaltan la importancia de la contribución germana a la teoría sintética.

caracteres adquiridos, un énfasis en la condición gradual de la evolución y el reconocimiento de la importancia decisiva de la selección natural.

3.2.2 Una caracterización de la Síntesis Moderna

A pesar de los diversos problemas teóricos y filosóficos³⁷ que se presentan a una caracterización de la teoría, ofreceremos aquí una similar a la expuesta en Reif, Junker & Hoßfeld (2000). Esta caracterización está basada en los conceptos de los autores que trabajaron hacia la síntesis, sus resultados, y los programas de investigación de los autores que trabajaron con éxito siguiendo las bases de la teoría.

La Síntesis Moderna tendría cinco presupuestos esenciales:

- (i) La selección natural es la principal fuerza directora de la evolución (restringida fundamentalmente al nivel individual).
- (ii) Las mutaciones son aleatorias con respecto a las necesidades adaptativas del organismo.
- (iii) Recombinación en poblaciones con reproducción sexual.
- (iv) Aislamiento: prevención del flujo genético debido a un aislamiento geográfico o ecológico, y mecanismos de aislamiento genéticos.
- (v) Deriva: pérdida aleatoria de genes del acervo genético en poblaciones pequeñas o en poblaciones cuyo tamaño o distribución geográfica cambia rápidamente.

De estos cinco componentes pueden derivarse varios otros:

- (i) La especiación es predominantemente alopátrica o peripátrica. La especiación simpátrica requiere mecanismos ecológicos especiales o eventos azarosos.
- (ii) La evolución es gradual, pero puede tener un amplio espectro de velocidades.
- (iii) Las constricciones (de desarrollo, históricas y construccionales) limitan el oportunismo de la evolución hasta cierto punto, pero no causan una evolución no-adaptativa.
- (iv) La macroevolución, es decir, el origen de taxones superiores, radiaciones adaptativas, cambios adaptativos de taxones superiores, etc. es gradual y no requiere mecanismos especiales.

Es especialmente interesante incluir, según los mismos criterios, qué aspectos la teoría Sintética rechaza:

³⁷ Entre otros problemas podemos mencionar las siguientes cuestiones todavía no resueltas. ¿En qué consiste una síntesis de teorías?, ¿qué tipo de dinámica de cambio de teorías le dió origen, se produjo un cambio revolucionario? ¿ha cambiado desde que fue formulada?

II. De Darwin al adaptacionismo

- (i) Macromutaciones o mutaciones sistémicas
- (ii) Herencia Lamarkiana y mecanismos geoffroyianos.
- (iii) Evolución progresiva como una tendencia inherente.
- (iv) Despliegue y evolución autónoma de taxones superiores.
- (v) Ortogénesis: evolución dirigida internamente.
- (vi) Autogénesis: evolución autónoma de taxones sin interacción con el entorno.
- (vii) Bauplanes o tipos como actores en la evolución.
- (viii) Saltaciones: saltos de un taxón ancestral a un taxón descendiente.
- (ix) Evolución cíclica: evolución de taxones superiores en analogía al ciclo vital de un individuo (nacimiento, juventud, madurez, senectud)

El consenso alcanzado en la Síntesis Moderna, sobre los mecanismos y modos de actuación de la selección natural, empezaría pronto a desgajarse. La polémica sobre las surgida con las ideas de selección de grupo de Wynne-Edward y la respuesta de Williams llevó a un debate no resuelto sobre las unidades de selección. Después de la elucidación de los mecanismos de especificación gen-proteína se descubrió una gran cantidad de polimorfismo protéico en las poblaciones, lo que llevaría a proponer a Kimura (1983) su teoría del neutralismo. El gradualismo sería también puesto en cuestión por la teoría de los equilibrios intermitentes de Gould. Sin embargo, parece existir resistencia a debilitar el papel causal de la selección natural en la evolución. Es más, la Síntesis Moderna, piensa Gould (1983) ha dado muestras de un progresivo endurecimiento hacia posiciones “adaptacionistas”. El adaptacionismo (Gould & Lewontin 1979), como veremos, se define por su tendencia a interpretar a un organismo como un conjunto de rasgos o partes funcionales, partes cuyo carácter funcional vendría dado por el hecho de ser resultado de un proceso selectivo. Creemos conveniente, por lo tanto, ofrecer un breve análisis del concepto de función que servirá para hacer más claro los términos en los que se plantea el debate sobre el adaptacionismo en la teoría evolutiva moderna.

4. Función como adaptación y función como organización

Decíamos que la Síntesis Moderna ha tendido a un progresivo adaptacionismo, es decir, a considerar que la mayoría de las características de los organismos deben ser consideradas adaptaciones, es decir, surgidas como respuesta a una presión selectiva, a un determinado problema planteado por el entorno. Desde este punto de vista, una

adaptación se entiende como un producto modificado durante su historia evolutiva de forma que, siendo más eficaz en el desempeño de su función, ha contribuido a aumentar la *fitness* del organismo (Burian 1983).

En la visión externalista, por lo tanto, el concepto de función va ligado al de adaptación. Es decir, una función se entiende como el resultado de un proceso histórico de selección sobre un rasgo. Existe, sin embargo, otro concepto de función en biología, un concepto no-histórico de función, más habitual en anatomía y fisiología, que se usa para explicar las actividades que un organismo realiza “aquí y ahora” (comer, digerir, etc.) (Amundson & Lauder 1994, West-Eberhard 1998a). Este concepto es característico de la visión internalista, que deriva el carácter funcional de la vida de las propiedades sistémicas de la misma, de la mutua dependencia co-constructiva entre las partes que componen el organismo.

En su historia moderna, el concepto de función puede considerarse como uno de los legados de la metáfora de la máquina, que nos remontaría a Descartes. Una máquina está hecha de partes, partes que juegan un papel definido en el funcionamiento de la máquina como totalidad, es decir, con funciones específicas en virtud de su inclusión en el mecanismo. La metáfora de la máquina sugiere que las partes de un organismo son análogas a las partes de una máquina, “están ahí” en virtud de las funciones que ejecutan con respecto al organismo como totalidad.

Sin embargo, el término “función” lleva consigo connotaciones de finalidad, propósito, o intencionalidad, que son justamente las ideas de las que la metáfora pretendía deshacerse. La interpretación adaptativa o evolutiva del concepto vino a solucionar este problema, puesto que la emergencia de un comportamiento funcional podía interpretarse como resultado de un proceso adaptativo guiado por la selección natural. El concepto de función y el de adaptación quedaron de esta manera unidos, convirtiendo a la evolución en el mecanismo que permite la construcción de máquinas orgánicas, en las que sus partes tienen funciones, máquinas no fabricadas, sino moldeadas por la selección natural y soslayando el aspecto organizativo del concepto. De este modo, la explicación de una función se apoya en el proceso evolutivo mismo que le da origen y no en la especial relación parte-todo que el proceso ha generado, que es el aspecto que desde la visión internalista se considera fundamental.

Existen dos tipos principales de análisis filosóficos³⁸ del concepto de función, internalistas y externalistas. Los análisis internalistas, a su vez, puede clasificarse en dos tipos: desde el enfoque etiológico se explica la presencia de un rasgo funcional en un organismo actual porque ha sido seleccionado naturalmente en virtud de sus efectos (esta aproximación recibe también el nombre de teoría de los efectos seleccionados

³⁸ Ver Allen et al. (1998) para una buena colección de artículos dedicados específicamente a la cuestión.

II. De Darwin al adaptacionismo

(Neander (1991)), mientras que el enfoque disposicional, por su parte, identifica la función de una característica con las propiedades causales que tienen relevancia para la supervivencia y reproducción del organismo, lo que le hace seguir una estrategia explicativa dirigida hacia el futuro (Bigelow & Pargetter 1987). Un análisis organizativo, como la propuesta de Cummins (1975), sin embargo, no hace uso de la teoría evolutiva, ni de argumentaciones históricas, sino que se centra en tratar de dar cuenta de una capacidad de un sistema apelando a las capacidades de las partes componentes del mismo. Veamos.

4.1 El enfoque etiológico: mirando hacia atrás

Desde esta perspectiva, derivada en parte de los trabajos de Wright (1973) y elaborada más tarde por Millikan (1989), Neander (1991) o Godfrey-Smith (1994), entre otros, se identifica la función de una parte de un organismo con las consecuencias en el pasado que fueron responsables de la presencia actual de la característica en cuestión. La propuesta de Wright se basaba en siguiente esquema:

La función de X es Z si:

- 1) Z es una consecuencia de que X este ahí.*
- 2) X está ahí porque hace Z*

Wright perseguía una definición de función que fuese válida tanto para el caso de máquinas diseñadas por el hombre como para la biología. En el caso biológico debemos restringir el origen causal de X a la actuación de la selección natural. De este modo, cuando afirmamos que la función del corazón es bombear sangre estamos diciendo que es el hecho de que los corazones bombearon sangre en los antecesores de los organismos actuales lo que hace que existan ahora organismos con corazón. El enfoque etiológico mantiene que explicar por qué algo ocurre es describir la historia causal que condujo al evento; es decir, dar su etiología. En el caso biológico la historia causal vendría determinada por los efectos de la selección natural sobre los organismos. La característica explicada por el análisis funcional etiológico debe haber sido seleccionada por la consecuencia funcional y debe haber sido producida o reproducida como un resultado directo de ese proceso de selección. Millikan enfatiza que tanto la selección de la consecuencia funcional sobre otras alternativas como la replicación de la estructura con esa consecuencia como un resultado directo de la selección se requieren para garantizar una adscripción funcional etiológica.

Uno de los problemas que se le presentan a los análisis etiológicos del concepto de función es el de su incapacidad de resolver las paradojas derivadas de contraejemplos basados en “dobles”. El problema de los dobles ofrece dos objetos con propiedades idénticas pero con historias diferentes. Supongamos un mundo completamente idéntico al nuestro molécula a molécula, pero que en lugar de tener una larga historia evolutiva a sus espaldas, se ha formado espontáneamente (Bigelow & Pargetter 1987). Desde el enfoque etiológico, en este mundo gemelo, a pesar de ser indistinguible al nuestro, no habría funciones. Los pájaros de ese mundo volarían, pero sus alas no tendrían la función de hacerles volar, ya que no podemos elaborar ningún tipo de historia evolutiva que las origine.

Millikan cree que su propuesta es inmune a este tipo de contraejemplos ya que ella trata de realizar una definición teórica del concepto de función, por eso cree que intuiciones de este tipo, sin ninguna base empírica, no son adecuadas. Sostiene que no existe nada con la suficiente complejidad para poder sobrevivir y reproducirse que no posea una historia que dé cuenta de las funciones de sus partes. Sin embargo, no es necesario recurrir a un experimento mental “sin ninguna base empírica” para encontrar situaciones en las que la historia causal que da origen a una entidad funcional no esté basada en la selección natural, ya que este problema se presenta claramente en el origen de la vida.

El problema del origen de la vida ha sido una de esas lagunas que la teoría de la selección natural todavía no ha conseguido llenar. Para que la selección natural se ponga en marcha necesitamos ya de organismos capaces de reproducirse variacionalmente. Aunque el tema es demasiado amplio como para tratarlo ahora, podemos ver en este caso cómo los primeros organismos, o primeras entidades con capacidades de replicación, no poseen una historia evolutiva previa, pero sí funciones. Esto no quiere decir que no haya habido una historia previa de acontecimientos que lleven al desarrollo de elementos funcionales, pero esta historia no es una historia selectiva en el sentido habitual.

Como vemos, el enfoque etiológico no puede garantizar funcionalidad a estructuras que no han sido seleccionadas, pero tampoco a estructuras que han sido seleccionadas por otra característica y que ahora sirven para otro tipo de necesidad. Este tipo de situaciones son muy comunes en biología y ha llevado a autores como Gould y Vrba (1982) a proponer el término “exaptación” para designar a este tipo de caracteres. El origen de los huesos en los vertebrados es uno de los ejemplos que utilizan. Al parecer, los fosfatos cálcicos de que están compuestos los huesos se acumularon en ciertos organismos inicialmente para suplir las necesidades de la actividad metabólica, sin tener nada que ver con su función actual de dar soporte al cuerpo. En este caso la función por

II. De Darwin al adaptacionismo

la que la característica fue seleccionada en el pasado difiere de la actual, y el enfoque etiológico no nos sirve³⁹.

Problemas de este tipo llevaron a Bigelow y Pargetter (1987) a desarrollar una teoría de las funciones disposicional. En lugar de mirar hacia atrás (*backward-looking*) para buscar el origen funcional de la característica, utilizan una estrategia de mirar hacia delante (*forward-looking*).

4.2 Funciones como disposiciones: mirando hacia delante

Bigelow y Pargetter (1987) proponen caracterizar las funciones basándose no en su historia causal sino en sus efectos futuros, es decir, como disposiciones. Establecen una analogía entre el concepto de fitness y el de función. El concepto de fitness carecía de estatus como explicación cuando se identificaba con el éxito reproductivo real, debido a los problemas de circularidad que presentaba y lo recobró cuando el concepto se reconstruyó como una disposición a tener cierto grado de éxito reproductivo (Mills & Beatty 1984). Bigelow y Pargetter proponen un tratamiento similar para el concepto de función. Una característica tiene una función si y sólo si esa característica confiere propensiones que contribuyen positivamente a la supervivencia y capacidad reproductiva del organismo en su habitat natural.

Este tratamiento de las funciones permite que la característica que contribuye positivamente a la fitness del organismo adquiera su función *tan pronto como* aparece en el organismo, mientras que en el enfoque etiológico esto únicamente sucede *después* de que ha contribuido a la supervivencia del mismo. Por lo tanto, la primera aparición de un carácter que posee propensiones para la supervivencia del organismo tendría ya una función según la concepción disposicional, mientras que desde el enfoque etiológico no tendría todavía ninguna función, la adquiriría en la siguiente generación, si es que el organismo ha conseguido sobrevivir y reproducirse. El tipo de dificultades a las que da lugar esta propuesta son de dos tipos. Por un lado, no puede dar cuenta de estructuras que han podido ayudar en la selección, pero que el beneficio probado es fortuito; por otro, presenta dificultades ante situaciones donde se dan grandes cambios ambientales⁴⁰.

³⁹ Godfrey-Smith (1994) ofrece una versión de la teoría etiológica basada en la historia selectiva reciente, que podría resolver este problema.

⁴⁰ Durante una glaciación, por ejemplo, en la que desapareciesen las praderas, los dientes de los rumiantes seguirían teniendo la función de masticar, aunque no contribuyan positivamente a la fitness del organismo.

4.3 El análisis funcional de Cummins

El análisis de Cummins (1975) es el único de los que trataremos aquí que no hace referencia a la teoría evolutiva. Cummins se centra en lo que denomina análisis funcional, que considera como un tipo de estrategia explicativa científica. En un análisis funcional el científico trata de explicar una capacidad de un sistema apelando a las capacidades de las partes componentes del sistema. Las funciones asignadas a cada componente son relativas tanto a la capacidad global escogida para el análisis, como a la explicación funcional elegida por el científico. Cummins no ofrece un criterio extrínseco al sistema para delimitar la lista de las propiedades causales relevantes para el análisis, es decir, no hay finalidad o propósito alguno al que las partes analizadas hayan de contribuir, ni la supervivencia, ni el mantenimiento de ningún estado. Por este motivo necesita ofrecer un criterio interno para contrastar la validez del análisis. Un análisis funcional no trivial, afirma, es uno que ayuda en gran manera a la comprensión de característica en cuestión. Concretamente, un análisis funcional es interesante cuando i) las capacidades de las partes son más simples que la de la capacidad a explicar y ii) cuando revela un alto grado de complejidad organizacional del sistema. “As the role of organization becomes less and less significant, the analytical strategy becomes less and less appropriate, and talk of functions makes less and less sense” (ibid. p.764).

En resumen, los análisis que hemos denominado evolutivos, se basan en un modelo de explicación externalista, en el que es la selección natural la que da sentido al concepto de función. El análisis de Cummins, a pesar de ser más una propuesta epistemológica que ontológica, al no buscar referentes externos para dar cuenta del carácter especial de la explicación funcional necesita ya hacer uso del concepto de organización, aunque lo más que puede decirnos es que un análisis funcional es interesante cuando la entidad a estudiar posee una cierta complejidad organizacional.

La visión internalista ha tenido especialmente en cuenta el concepto de función en el sentido de Cummins. Robert Rosen (1991, 1999), por ejemplo, ha desarrollado todo un nuevo marco conceptual y un tipo especial de modelos (que denomina relacionales) para dar cuenta de la especial relación parte-todo que está en el origen de la atribución de funciones a los organismos. Máquinas y organismos admiten ambos una descripción relacional, es decir pueden ser representados como un conjunto de partes o componentes y un conjunto de relaciones entre los mismos, a la manera del análisis funcional de Cummins. Sin embargo, Rosen muestra cómo los modelos relacionales de máquinas y organismos son fundamentalmente diferentes, lo que refleja el carácter no fraccionable de los componentes de un organismo. *Los componentes funcionales son totalmente dependientes del contexto de todo el sistema y no tienen significado fuera del mismo, por eso reducir el sistema a sus partes materiales conlleva una necesaria pérdida de información.*

II. De Darwin al adaptacionismo

Desde otra perspectiva, Pattee (1982) ha tratado de analizar este tipo especial de relaciones como el establecimiento autónomo de constricciones en el sistema que establecen un cierre funcional autónomo. Como vimos, en el fondo de la organización biológica encontramos lo que denomina *cierre semántico*, que deriva fundamentalmente de sus reflexiones acerca de las características fundamentales del sistema genético. En la célula más simple encontramos una interdependencia básica y fundamental entre los elementos materiales, funcionales y simbólicos. Los genes únicamente se convierten en representaciones simbólicas si los símbolos físicos son directamente reconocidos por las moléculas de traducción (tRNA y sintetasas) que ejecutan acciones altamente específicas pero arbitrarias (síntesis de proteínas). El cierre semántico aparece de la necesidad de éstas moléculas de traducción sean a su vez construidas por los genes. Esto tiene una serie de consecuencias paradójicas para el problema de la función biológica: por un lado la función surge del entramado de relaciones que hacen posible el cierre, porque los componentes adquieren sus papeles en la dinámica que genera tal cierre. Por otro lado, el hecho de que el sistema sea cerrado hace que la identificación de algo como funcional sea sólo provisional y supeditada a las condiciones propias de la autonomía.

Podemos ver cómo el definir los componentes de un organismo requiere hacer una referencia directa al papel que juegan como entidades funcionales dentro del sistema, y a su vez, un organismo no puede ser entendido si no es en términos de sus constituyentes y los procesos que llevan a cabo (Ruiz Mirazo et al. 2000). Esta profunda interrelación entre estructura y función que apreciamos en los organismos biológicos, parece distenderse cuando recurrimos a la selección natural, ya que nos proporciona una manera de explicar la presencia de una estructura actual, recurriendo a la función que realizó en el pasado. Sin embargo, el dilema vuelve a aparecer cuando nos enfrentamos al problema del origen de la vida, ya que este cierre se da ya en los organismos más simples que conocemos. El problema del origen de la vida es en realidad el de cómo pudo darse por primera vez esta profunda imbricación forma-función.

Desde la biología teórica, de tradición organicista (Haraway 1976, Khalil 1997), se nos recuerda cómo los componentes funcionales son totalmente dependientes del contexto de todo el sistema y, a su vez, el propio sistema se define como la relación dinámica de esos propios componentes. Olvidar este tipo especial de interdependencia en los análisis de función, aunque a primera vista pueda resultar clarificador, a nuestro parecer, no hace más que soslayar uno de los mayores problemas en biología, y por eso mismo, uno de los más interesantes. Una de las consecuencias más graves de este “olvido” del aspecto organizativo del concepto de función en la Síntesis Moderna puede observarse, decíamos, en su creciente tendencia hacia un “adaptacionismo” (Gould & Lewontin 1979), que contempla a la mayoría de los rasgos de los organismos como

productos de un proceso de diseño guiado por las presiones adaptativas del entorno y que trataremos en detalle a continuación.

5. El adaptacionismo

Los biólogos evolucionistas dan ahora a la selección natural un papel más central que en tiempos de Darwin. Tienden a rechazar la idea de que la evolución dependa parcialmente de otros mecanismos. Los “adaptacionistas”, término acuñado por Gould y Lewontin (1979), centran sus esfuerzos en mostrar el poder de la selección natural como fuerza evolutiva, sea en cuanto a su capacidad de generar adaptaciones complejas, adaptacionistas explicativos, en cuanto a su utilidad como herramienta cognoscitiva, adaptacionistas metodológicos, o en cuanto a su ubicuidad, adaptacionistas empíricos (Godfrey-Smith 2001). En esta sección, después de mostrar las críticas originales al programa adaptacionista planteadas por Gould y Lewontin (1979) y las respuestas ofrecidas por sus defensores (Sober 1993, 1998, Dawkins 1976b, Dennet 1999), analizaremos críticamente una versión sofisticada de adaptacionismo metodológico, el modelo del artefacto (Lewens 2002), que parece haber sido asumido implícitamente por muchos investigadores.

5.1 El programa adaptacionista: el paradigma panglossiano

El programa adaptacionista, como vinieron a denominarlo Steven J. Gould y Richard C. Lewontin (1979), tendría sus raíces en una noción popularizada por A. R. Wallace y A. Weismann, hacia el final del siglo XIX, es decir, la idea de que la selección natural tiene un poder casi ilimitado para producir diseño orgánico. En su forma más extrema, el adaptacionismo defiende que toda forma, función y comportamiento de los seres vivientes viene determinada por la producción directa de adaptaciones mediante selección natural.

El paradigma panglossiano⁴¹, como caricaturizan los autores al programa adaptacionista, padece de dos problemas fundamentales. En cuanto a su metodología sostienen que, en primer lugar, es infalsable, en el sentido de que el rechazo de una historia adaptativa lleva normalmente a su sustitución por otra del mismo estilo. Nunca parece tenerse en cuenta que quizá se necesite otro tipo de explicación. Como el rango

⁴¹ Gould y Lewontin aluden aquí a las ideas expresadas por el Dr. Pangloss en el *Cándido* de Voltaire. En esta obra, Voltaire satiriza las doctrinas de Leibniz, que mantenía que éste es el mejor de los mundos posibles. Según Pangloss en este mundo todo existe por un propósito. “Las cosas no pueden ser de otra forma ... Todo está hecho para el mejor propósito. Nuestras narices fueron hechas para llevar lentes, por eso tenemos lentes.”

II. De Darwin al adaptacionismo

de las historias adaptativas es enorme, siempre se pueden postular nuevas historias. En segundo lugar, creen que el programa carece de rigor, es decir, que el criterio para aceptar una explicación adaptativa es tan amplio que muchas de ellas se dan por válidas sin una confirmación apropiada. A menudo, los evolucionistas usan únicamente el criterio de consistencia con la selección natural como el único criterio de verificación. El problema es que, sostienen Gould y Lewontin, siempre se pueden construir historias adaptativas plausibles, siempre se puede elaborar una explicación adaptativa *ad-hoc* para dar cuenta de una característica, al modo de los cuentos “precisamente así” de Kipling⁴². La clave de la investigación histórica, afirman, reside en obtener criterios para identificar las explicaciones correctas entre todo el conjunto de historias posibles que han podido llevar al resultado actual.

Pero la crítica es mucho más de fondo, ya que, afirman, el paradigma panglossiano está equivocado de raíz. El adaptacionismo tiende a dividir el organismo en ciertos “rasgos”, que se entienden como estructuras óptimamente diseñadas por la selección natural para realizar sus funciones. Los organismos son “unidades integradas, no colecciones de objetos discretos”, como parece desprenderse de las propuestas adaptacionistas. Gould y Lewontin creen que muchos evolucionistas están promoviendo un no justificado ultrarreduccionismo. Sus acusaciones van acompañadas de referencias a una serie de casos problemáticos para el programa adaptacionista. Entre estos, subrayan la importancia de la *deriva génica* –mediante la cual el aumento de la frecuencia de ciertos genes en la población (sobre todo si es pequeña) puede explicarse sin ninguna referencia adaptativa, y la del crecimiento diferencial (*alometría*), que puede hacer que la selección natural operando sobre un rasgo cause que otro rasgo cambie sin ninguna razón adaptativa. El incremento en tamaño cerebral, por ejemplo, parece estar correlacionado con el incremento en el tamaño del cuerpo en la mayoría de los grupos vertebrados. El hecho de que un organismo tienda a tener un cerebro grande puede ser resultado de la selección natural actuando sobre el tamaño del cuerpo, lo que haría innecesaria una explicación adaptativa para el aumento del tamaño cerebral, ya que éste sería simplemente una consecuencia del aumento de tamaño global.

Hacen especial énfasis en la no necesidad de una correspondencia entre adaptación y selección. Es decir, existen numerosos casos en los que se dan adaptaciones sin la existencia de un proceso selectivo darwiniano. Las diferentes formas que toman las esponjas y corales, por ejemplo, dependen de la interacción de su sistema de desarrollo con los flujos de agua existentes en los entornos en que viven, no en diferencias genéticas. La situación inversa es también habitual, organismos relacionados, o

⁴² Se refieren a la novela de Kipling “Just so stories” en la que se narran cuentos fantásticos acerca de cómo diferentes animales adquirieron sus rasgos distintivos, por ejemplo, cómo el leopardo llegó a tener manchas o el elefante trompa.

subpoblaciones de la misma especie, se adaptan de diferentes formas a las mismas condiciones ambientales. Es decir, las mismas presiones selectivas pueden llevar a soluciones adaptativas diferentes.

Frente a esta serie de problemas que presenta el programa, Gould y Lewontin no ven otra solución que la de retornar a un pluralismo que descargue de buena parte del peso explicativo a la selección natural, un pluralismo explicativo que siempre estuvo presente en la obra de Darwin⁴³.

5.2 El paradigma leibniziano

Han sido varios los autores que han respondido a las críticas de Gould y Lewontin (Sober 1993, 1998, Dawkins 1982, Dennet 1999). En este apartado, examinaremos las respuestas a las principales acusaciones de Gould y Lewontin hacia el “programa adaptacionista” para ofrecer una caracterización de lo que denominaremos adaptacionismo leibniziano o “debil”, más acorde con la práctica biológica real.

En la práctica, casi ningún adaptacionista cree que todas las características de un organismo han sido resultado de un proceso selectivo. Defienden una interpretación más moderada en la que la selección natural se considera la única “causa importante” de la mayoría de las características fenotípicas de la mayoría de las especies (Sober 1998). Si, afirma Dawkins (1982), examinamos el ojo de los vertebrados y queremos explicar su complejidad, su organización, cómo sus partes interactúan para permitir la visión en el organismo, sólo podemos pensar en la selección como “única causa natural”.

Sin embargo, aunque existe un acuerdo sobre esta cuestión, es decir, sobre que la selección natural esté involucrada en la producción de complejidad adaptativa, el conflicto aparece cuando se discute la relevancia causal de procesos no selectivos en la evolución, procesos que han venido a denominarse “constricciones”⁴⁴. Los adaptacionistas acentúan el poder de la selección minimizando la importancia de las constricciones, que se tratan como impedimentos al trabajo de diseño que realiza la selección y, aunque reconocen que los resultados de la selección están limitados por el rango de variación disponible, a menudo esperan que dicho rango sea muy rico.

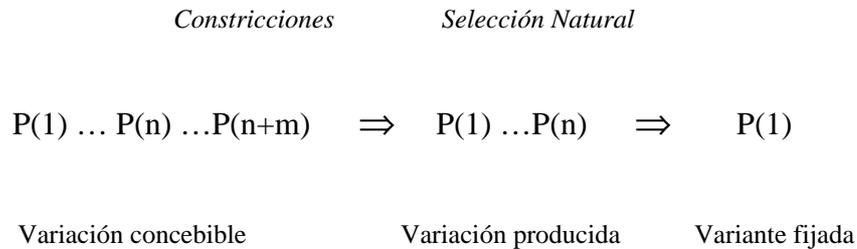
Un adaptacionismo “debil” o leibniziano no tendría que tener problemas, en principio, para reconocer la existencia e importancia de las constricciones ya que éstas serían sólo una forma de describir la variación de la que la selección natural dispone para su actuación. Sober piensa que si el adaptacionismo se limita a una proclama sobre

⁴³ De hecho, Gould (1997) no niega que la selección natural sea la responsable de la complejidad adaptativa, “I know of no scientific mechanism other than natural selection with the proven power to build structures of such eminently workable design”, lo que le convierte en un adaptacionista explicativo.

⁴⁴ Discutimos ampliamente este tema en el capítulo IV

II. De Darwin al adaptacionismo

el poder de la selección natural que asegura que el fenotipo más eficaz llegará a evolucionar, entonces la existencia de este tipo de constricciones sería irrelevante⁴⁵. Consideremos el siguiente esquema (Sober 1998):



La selección es el mecanismo responsable de lo que sucede en la segunda etapa de este proceso. Las constricciones sobre la variación determinan cuáles de las variantes concebibles estarán representadas en la población (Reeve & Sherman 1993). A primera vista podría parecer que el poder de las constricciones como filtro a la variación es superior al de la selección natural, ya que con un poco de imaginación podemos hacer enormemente grande. Sin embargo hacer una comparación sobre las magnitudes de estas reducciones (de m a n y de n a 1) para dirimir la cuestión sobre la importancia relativa de estos dos procesos es problemático pues ¿qué criterios emplearíamos para determinar la variación concebible? Por otro lado, algunos adaptacionistas dan por supuesto que el rango de variación disponible para la acción de la selección natural es enorme (Dawkins 1982).

⁴⁵ Existe otro tipo especial de constricciones que puede presentar problemas al programa adaptacionista. La forma en que los genotipos codifican los fenotipos puede evitar que el fenotipo se fije en la población. El ejemplo más simple es el fenómeno genético conocido como la superioridad del heterocigoto (Sober 1993). Supongamos que tenemos tres fenotipos, cada uno codificado por el genotipo diploide en un único locus (AA, aa, Aa), entonces si el fenotipo más eficaz está codificado por el genotipo heterocigótico (Aa) no se establecerá definitivamente en la población. Siempre encontraremos representantes de las formas homocigóticas, a pesar de la selección natural. La población evoluciona hacia un polimorfismo estable en la que los dos alelos y los tres genotipos se mantienen. La razón por la que el genotipo más eficaz no puede alcanzar la fijación es que los heterocigóticos no realizan una “reproducción genuina”. Si el fenotipo óptimo está codificado por un heterocigoto, no puede alcanzar la fijación. Otro tipo de combinaciones más complejas (más alelos, etc) pueden llevar a los mismos resultados. El adaptacionismo, como programa de investigación se vería seriamente dañado si se demuestra que fenómenos de este tipo son comunes en la naturaleza. Sin embargo, los genéticos de poblaciones piensan, en general, que hay suficientes pruebas empíricas par concluir que la superioridad del heterocigoto es una organización genética poco común.

¿En qué situación queda por tanto el debate sobre la relevancia causal de procesos no selectivos en la evolución? Sober, por su parte, cree que esta es una cuestión delicada, y que, de hecho, no hay un acuerdo entre los adaptacionistas sobre la misma.

El adaptacionismo es una ‘tendencia’ de pensamiento. En la práctica, sus seguidores mantienen con frecuencia que la variación es menos constrictora de lo que los críticos del adaptacionismo están dispuestos a mantener. Un adaptacionista extremo sostendrá que cada rasgo evoluciona independientemente de todos los demás. Un antiadaptacionista extremo sostendrá que cada rasgo está inmerso en una red de correlaciones que hace que sea imposible cambiar una parte sin cambiar sistemáticamente la totalidad. Los biólogos de carne y hueso raramente ocupan ninguno de los dos extremos. Esto no significa que el contraste entre el adaptacionismo y su antítesis no sea real, sino sólo que no hay un punto preciso en el continuo donde el adaptacionismo se separe de su opuesto (Sober 1993, p.201).

Parece que un adaptacionismo “leibniziano”, por tanto, no estaría reñido en principio con el reconocimiento de la existencia de ciertas constricciones sobre la dinámica selectivo-adaptativa.

En cuanto a la acusación de infalsabilidad, parece una acusación injusta, piensa Sober, ya que, de hecho, existen muchos modelos que sí que pueden ser probados o sometidos a contrastación empírica. Tomemos como ejemplo el análisis de Fischer sobre la proporción de machos y hembras en una población (Sober 1998). La pregunta que se hace es, ¿qué proporción de hijos e hijas debe producir un padre, si el objetivo es maximizar el número de nietos? Fischer mostró que, aceptando ciertas premisas sobre la población, la estrategia que evolucionaría sería una en la que los padres invierten igualmente en hijos e hijas. Dado que los machos humanos tienen una tasa de mortalidad ligeramente más alta que las hembras, el modelo de Fischer predice que nacerán más hijos que hijas y que la proporción de hijos e hijas se igualará a la edad en la que los padres dejan de cuidar de ellos. Esta explicación del *sex ratio* en los seres humanos es perfectamente falsable, basta con comprobar si las predicciones cuantitativas sobre el *sex ratio* son correctas.

Gould & Lewontin (1979) sostienen que las explicaciones adaptacionistas son demasiado fáciles de inventar. Pero, ¿qué otra explicación podemos elaborar para el ligero sesgo hacia la producción de más varones humanos? Sin embargo, parece que esta crítica anti-adaptacionista va dirigida en realidad al problema que plantea el que, ante la refutación de una explicación adaptativa, se opte mayoritariamente por, en lugar de elaborar una nueva estrategia explicativa, construir una nueva explicación del mismo tipo. En este sentido, la crítica se situaría a otro nivel más abstracto. La proclama de que *existe* una explicación adaptativa de una característica específica es difícil de falsar ya que los enunciados de existencia son mucho más difíciles de refutar que proposiciones

II. De Darwin al adaptacionismo

concretas. Es más, Popper considera que este tipo de enunciados son imposibles de refutar y que por lo tanto no son enunciados científicos. Sin embargo, existe una forma de probar (o de falsar), aunque no en el sentido popperiano estricto, enunciados de este tipo que consiste en recurrir a enunciados sobre casos particulares (Sober 1993). Si un modelo adaptacionista sobre una característica específica se confirma, entonces el enunciado de existencia anti-adaptacionista sobre ese rasgo se refuta, y viceversa.

Otro de los problemas que plantea la crítica anti-adaptacionista es la existencia de las anteriormente mencionadas *exaptaciones*, es decir, características que evolucionaron inicialmente por una razón adaptativa pero que posteriormente evolucionaron para asumir una función adaptativa nueva. Sin embargo, replican sus defensores, aunque algunos adaptacionistas hayan podido cometer el error de asumir que la utilidad actual de una característica es la razón por la que evolucionó inicialmente, esta no es una tesis intrínseca al adaptacionismo. De hecho, la historia natural está plagada de ejemplos de este tipo. En realidad las exaptaciones, en un sentido, refuerzan el papel de la selección, que sería la responsable no sólo la evolución inicial de un rasgo, sino también de su retención y posible modificación para un uso posterior.

En resumen, es posible construir una versión “débil” de adaptacionismo inmune a las críticas más graves de Gould y Lewontin. De hecho, ya en 1966, George Williams, consciente de los problemas que podría generar una interpretación “fuerte” de las tesis adaptacionistas, propuso una serie de reglas para elaborar hipótesis adaptativas: i) No invoquemos a la adaptación mientras existan otras explicaciones, de un nivel inferior a nuestra disposición (como las explicaciones físicas). ii) No invoquemos a la adaptación cuando una característica sea el resultado de alguna necesidad general (o restricción) del desarrollo (no necesitamos una explicación adaptativa para explicar el hecho de que las cabezas estén unidas a los cuerpos, o que las piernas estén dispuestas en pares). iii) No invoquemos a la adaptación cuando una característica es un producto colateral (exaptación) de otra adaptación (no necesitamos dar una explicación adaptacionista de la capacidad de los picos de los pájaros para asear su plumaje, ya que las características de los picos de los pájaros responden a razones “más importantes”). La cuestión es ¿hasta qué punto estas recomendaciones han sido tenidas en cuenta?

En el siguiente apartado veremos que en realidad el adaptacionismo no es una “tendencia de pensamiento” homogénea. Por ejemplo, ciertos autores dan una especial importancia a la selección frente al resto de causas que contribuyen a la formación de todo rasgo fenotípico, ya que, como venimos repitiendo, se considera como la verdadera responsable de la producción de complejidad adaptativa. Este tipo de adaptacionismo, adaptacionismo explicativo (Godfrey-Smith 2002), retoma de algún modo el mismo tipo de razonamiento del argumento del diseño, fundamentando la complejidad adaptativa en un tipo de explicación cualitativamente diferente a la del resto de fenómenos naturales,

aunque sin por ello negar el carácter puramente natural del proceso selectivo. Desde esta versión se considera que el papel de la selección natural no sólo es importante, sino que es el único factor importante en la evolución, y que los procesos no selectivos pueden entenderse como impedimentos o constricciones a la tarea de diseño de la misma.

4.3 Tres tipos de adaptacionismo

El debate que ha producido la crítica al adaptacionismo ha generado una gran cantidad de literatura sobre el tema. La disparidad de las posiciones que se adoptan ha llevado a algunos autores (Resnik 1997, Godfrey-Smith 2002), a afirmar que en realidad el adaptacionismo no refleja una posición única. Godfrey-Smith (2002) distingue tres tipos de adaptacionismo, que denomina adaptacionismo empírico, adaptacionismo explicativo y adaptacionismo metodológico.

Desde el adaptacionismo empírico, la selección natural se considera una fuerza ubicua y potente, se piensa que existen pocas constricciones a la variación, y que es posible predecir y explicar el resultado de los procesos evolutivos atendiendo sólo al papel que juega la selección. Es fundamentalmente una propuesta empírica sobre el mundo biológico que sostiene que para determinar si la selección tiene las capacidades causales que se le atribuyen es necesario realizar investigaciones empíricas.

Los adaptacionistas explicativos, por su parte, piensan que el diseño aparente de los organismos y las relaciones adaptativas entre organismos y entornos son las grandes cuestiones en biología. Explicar estos fenómenos es la misión fundamental de la teoría evolutiva y la selección natural es la clave para resolver estos problemas; es la gran respuesta a las cuestiones centrales. Como responde las grandes cuestiones, la selección tiene una importancia explicativa única entre los demás factores. Ésta postura sería la responsable de la mayoría de los problemas conceptuales en los debates sobre adaptacionismo. El motivo, piensa Godfrey-Smith, es que el adaptacionismo explicativo combina una idea científica, la idea de que la selección explica la adaptación, con una idea que es una mezcla controvertida de ciencia y filosofía, la afirmación de que *el diseño aparente tiene un estatus especial como fenómeno biológico*. La selección tendría una importancia central aunque fuese un fenómeno poco común, estuviese constreñida en gran medida, o compitiese con otro tipo de fuerzas evolutivas. Mientras la selección fuera capaz de resolver el problema del diseño aparente seguiría siendo el factor evolutivo más importante⁴⁶.

⁴⁶ Richard Dawkins (1976b, 1982) y Daniel Dennet (1999) pueden considerarse ejemplos claros de este tipo de adaptacionismo. Ambos subrayan el papel de la selección natural como productora de la complejidad adaptativa. Dawkins (1976b) defiende una perspectiva de la evolución “desde el punto de vista del gen” en la que la selección natural podría entenderse mejor si la viésemos actuando sobre “genes

II. De Darwin al adaptacionismo

Mientras que tanto el adaptacionismo explicativo como el empírico son posiciones ontológicas sobre el mundo natural, el adaptacionismo metodológico es una posición epistemológica o heurística. Afirma que la mejor forma de estudiar los sistemas biológicos es buscar en ellos adaptaciones, señales de diseño. Desde este punto de vista el concepto de adaptación es un buen “concepto organizador” de la investigación evolutiva. Este tipo de adaptacionismo no es una propuesta sobre el papel real de la selección en el mundo sino más bien una recomendación para los biólogos, una sugerencia de cómo deberían pensar sobre los organismos y cómo organizar la investigación. No dice nada acerca de cuáles son los problemas biológicos importantes, solamente recomienda una heurística, una manera de aproximarnos al estudio de los seres vivos.

El mayor problema que presenta el adaptacionismo empírico, como decíamos anteriormente, es que es una tesis de importancia relativa, y por lo tanto difícil de probar. Si el azar, la selección, la historia, las constricciones, juegan papeles cruciales, ¿cómo se puede determinar la mayor importancia de unos u otros? Los adaptacionistas explicativos, por su parte, tienen razón en señalar que las complejas adaptaciones del mundo viviente claman por una explicación. De hecho, hay un acuerdo unánime (o casi) sobre que la selección natural es necesaria para explicar la complejidad adaptativa. Es más, hay que reconocer que la idea de selección natural ha jugado un importante papel en la refutación de los argumentos teístas sobre el diseño y en establecer una concepción naturalista del universo. Sin embargo, esta posición tiene varios problemas conceptuales.

En primer lugar, señala Griffiths (1996), la tesis es circular. Una adaptación es, por definición, una característica que existe porque ha sido seleccionada por sus efectos. ¿Pero qué sentido tiene el adaptacionismo explicativo entonces? No se puede definir

egoístas” que obran por sus propios intereses. Para los genes, los fenotipos no serían más que “máquinas de supervivencia” que los genes construyen para su propia perpetuación. Los genes intentan hacer el mayor número posible de copias de sí mismos. Aunque las máquinas que construyen parecen como entidades, los genes que las dirigen, después de pasar por el filtro de la selección natural, pueden ser pasados generación tras generación, camino de su inmortalidad (Sterelny 2001). Estos genes son completamente egoístas, es decir, compiten con sus compañeros de viaje. Las ideas de Dawkins no eran del todo nuevas. George G. Williams en *Adaptation and Natural Selection* (1966) afirmaba que “las leyes de las ciencias físicas más la selección natural permiten elaborar una completa explicación de cualquier fenómeno biológico”. Aunque quizá el centro de sus críticas era la selección de grupo, la importancia de su libro radica en su énfasis en el gen como unidad de selección. El objetivo de Dawkins sería el de dar una ontología a la biología, una ontología en la que el gen sería su noción clave, aunque el poder que se atribuye a la selección natural es enorme. Dennet (1999), por su parte, ha basado gran parte de su argumentación en las ideas de Dawkins, pero sus intereses son diferentes. Para Dennet el objetivo central es el dar cuenta del diseño natural, un interés que proviene de sus intentos de naturalizar la intencionalidad. La selección natural sería el mecanismo que puede dar cuenta no sólo del diseño biológico, sino de la propia intencionalidad humana (Dennet 1987).

adaptación como cualquier característica causada por selección natural y, al mismo tiempo, dar un estatus especial a la selección natural porque explica el sorprendente fenómeno de la adaptación. Si el adaptacionismo explicativo significa algo substancial, las adaptaciones complejas deben ser caracterizadas independientemente de su origen selectivo.

Por otra parte, y este es un problema que puede generalizarse a las diferentes propuestas adaptacionistas, las constricciones se interpretan únicamente como constricciones sobre la adaptación. Amundson (1994) puso de relevancia que en el debate sobre las constricciones existía una confusión causada por las diferentes interpretaciones del concepto que manejan adaptacionistas y anti-adaptacionistas, y propuso la distinción entre constricciones sobre la adaptación y constricciones sobre la forma (ver capítulo IV). La conservación del número de ovarios entre los vertebrados, por ejemplo, puede no reflejar ninguna restricción sobre la adaptación. El entorno no nos presenta ningún problema que el número de ovarios pueda resolver. Sin embargo, la conservación de estos patrones requiere una explicación, que se puede encontrar en constricciones del desarrollo o circunstancias históricas. Se tiende a considerar las constricciones del desarrollo como constricciones sobre la adaptación, como meros impedimentos para lograr características óptimas. Esta caracterización de las constricciones elude el problema del origen de la forma, la explicitación de los mecanismos generativos que limitan la variación disponible y, por lo tanto, establecen posibles rutas de cambio evolutivo.

El adaptacionismo metodológico es, en principio, la opción menos problemática conceptualmente. Aun reconociendo la dificultad de contrastación que el adaptacionismo, como una tesis general, presenta⁴⁷, se muestra como una herramienta heurística altamente prolífica para desentrañar el funcionamiento de los diferentes componentes de un organismo. En el siguiente apartado, nos centraremos en una forma de adaptacionismo metodológico que creemos que está siendo adoptado implícita o explícitamente por muchos investigadores y que Lewens (2000, 2002) ha denominado el “modelo del artefacto”.

5.4 Adaptacionismo e ingeniería: el modelo del artefacto

⁴⁷ “Even if the assertion of universal adaptation is difficult to test because simplifying assumptions and ingenious explanations can almost always result in an *ad hoc* adaptive explanation, at least in principle some of the assumptions can be tested in some cases. A weaker form of evolutionary explanation that explained some proportion of the cases by adaptation and left the rest to allometry, pleiotropy, random gene fixations, linkage and indirect selection would be utterly impervious to test. It would leave the biologist free to pursue the adaptationist program in the easy cases and leave the difficult ones on the scrap heap of chance. In a sense, then, biologists are forced to the extreme adaptationist program because the alternatives, although they are undoubtedly operative in many cases, are untestable in particular cases”. (Lewontin, en West-Eberhard 1998b, p.13)

II. De Darwin al adaptacionismo

El “modelo del artefacto” es una forma de adaptacionismo metodológico que recomienda tratar a los organismos como si fuesen máquinas (Lewens 2000, 2002), es decir, como soluciones más o menos bien diseñadas ante problemas ambientales. Para realizar este tipo de estudio recomiendan el uso de ciertas “técnicas”, la ingeniería inversa y el pensamiento adaptativo (Dennet 1995).

La ingeniería inversa busca inferir, partiendo del estudio de las propiedades del sistema, los problemas que el entorno plantea, o ha planteado, al organismo y que pueden explicar por qué es como es. Por ejemplo, el largo cuello de las jirafas se interpretaría como una respuesta a un problema adaptativo, es decir, la mayor presencia de vegetación en los árboles. El pensamiento adaptativo invierte la dirección de la inferencia y busca usar el conocimiento de los problemas a los que se enfrenta el organismo para tratar de predecir las soluciones adaptativas posibles (pensemos, por ejemplo, en los problemas que presenta un proceso de deforestación para un arborícola).

Lewens piensa que el debate sobre el adaptacionismo se ha visto enturbiado por no tener en consideración las complejidades del proceso de creación de artefactos. Es útil interpretar los organismos como si fuesen artefactos, pero esto no hace que esta interpretación sea fácil. Es decir, Lewens propone llevar la analogía de diseño hasta sus últimas consecuencias, y mediante el análisis del tipo de problemas al que se enfrentan los diseñadores e ingenieros, tratar de replantear el debate.

5.4.1 La ingeniería inversa y el pensamiento adaptativo

Para explicar la adecuación del modelo del artefacto Dennet (1999) y Lewens (2002) utilizan el ejemplo de la competencia existente entre dos compañías rivales que ofertan el mismo tipo de producto. En este tipo de situaciones el uso de ingeniería inversa es fundamental. Cuando los ingenieros de una compañía analizan un nuevo producto de la compañía rival, para tratar de copiarlo o mejorarlo, trabajan bajo la hipótesis de que cada parte del producto en cuestión, pongamos por ejemplo un nuevo sistema de envío de información para teléfonos móviles, tiene una razón de ser, es decir, está ahí por algo. Como resultado de este análisis funcional, en el sentido de Cummins (1975), probablemente descubran las contribuciones de cada parte al funcionamiento global del artefacto, con lo que podrán elaborar su propia versión del mismo. En este tipo de análisis, la suposición de que todas las partes contribuyen de alguna manera al funcionamiento del sistema es independiente de consideraciones acerca de los problemas a los que se enfrentaron los ingenieros de la compañía rival. Las suposiciones que podamos hacer acerca de los problemas de diseño a los que se enfrentaron los diseñadores pueden estar equivocadas, pero si se descubre el funcionamiento del aparato, esto es irrelevante. Este sería un caso de lo que Lewens denomina ingeniería inversa débil.

Un biólogo puede efectuar un análisis de este tipo con un organismo, es decir, podría preguntarse cómo cada característica del mismo contribuye a una capacidad funcional compleja, como el éxito reproductivo o su *fitness*. Este tipo de aproximación es modesta heurísticamente ya que lo único que hace es fijarse en cierta capacidad y tratar de explicarla asumiendo que las diferentes partes deben cumplir un papel para su consecución. No trata de predecir funciones específicas a partir de problemas que se plantean, ni tampoco de reconstruir problemas de las soluciones adoptadas. La ingeniería inversa débil no es una empresa histórica, sino un método general para la explicación de las capacidades de sistemas complejos. En el caso de un organismo podemos preguntarnos cómo cada característica contribuye a su *fitness*, en el caso de un tumor podemos preguntarnos cómo cada elemento implicado contribuye a la dispersión de las células cancerígenas o en el caso de un glaciar podemos preguntarnos cómo cada parte contribuye a la erosión. Éste es, de hecho, un patrón de pensamiento que es común al resto de la ciencia (Resnik 1995).

Los adaptacionistas, sin embargo, van un paso más allá, y sostienen que considerar la evolución como un proceso de diseño, no sólo nos permite explicar capacidades complejas de los organismos mediante la contribución particular de sus características, sino que también nos sirve para deducir los problemas que los organismos estaban diseñados a resolver y qué soluciones probables podemos encontrarlos dados esos problemas. La ingeniería inversa “fuerte”, tal y como la denomina Lewens, busca inferir problemas adaptativos, presiones selectivas, de las soluciones observadas en los organismos.

Griffiths (1996) ha criticado esta forma de pensamiento señalando que la forma observada infradetermina la naturaleza de los problemas solucionados. Es decir, que para ser capaces de hacer predicciones fiables de los problemas adaptativos a los que responde una solución determinada necesitaríamos hacer uso de “generalizaciones funcionales”. Estas serían generalizaciones interespecíficas que establecen que cualquier organismo, frente a un problema adaptativo P, adoptará la solución S.

Este tipo de generalizaciones son difíciles de encontrar porque, en primer lugar, la eficacia de una variante determinada no viene dada únicamente por características generales del entorno, sino por características altamente específicas del mismo, propiedades sistémicas del organismo y por la estructura de la población. Es más, estas propiedades también condicionarán qué variantes fenópicas aparecerán, y, por lo tanto, condicionarán también qué soluciones serán adoptadas en una población sometida a presiones locales de selección. En tercer lugar, aunque existan varias soluciones posibles, cuando las poblaciones son pequeñas, o cuando la ventaja selectiva de la solución es muy pequeña, la deriva génica puede hacer que la solución no se fije en la población.

II. De Darwin al adaptacionismo

Supongamos entonces que estas generalizaciones funcionales son raras, como parece ser el caso⁴⁸. Lo más que podríamos conseguir serían generalizaciones parciales del tipo. “Frente a un problema adaptativo P, con un fondo morfológico M, y en poblaciones de tipo G, la solución S tenderá a evolucionar”. ¿Qué implicaciones tendría para el modelo del artefacto? El modelo del artefacto, sostiene Lewens (2002), permanecería intacto. Nada excluye la posibilidad de que la solución adoptada en un entorno determinado vendrá dada en parte por presiones selectivas generales y en parte por ciertas constricciones morfogenéticas o del entorno local. En cualquier caso, piensa, es un error asumir que siempre podremos inferir las fuerzas selectivas teniendo en cuenta *únicamente* la forma orgánica. Éste es, sostiene, un problema análogo al que nos enfrentamos en problemas de ingeniería inversa.

Normalmente existen siempre demasiadas combinaciones de constricciones sobre la variación y criterios selectivos que pueden darnos diferentes tipos de explicaciones, todas plausibles y consistentes. Supongamos, propone Lewens, que nos encontramos frente a una plataforma plana y rígida soportada por cuatro patas de 3 metros. Puede ser una plataforma para pronunciar un discurso, un refugio para la lluvia o una plataforma de un helipuerto. Si sólo tenemos datos sobre la forma, nuestras hipótesis sobre su historia de diseño normalmente estarán infradeterminadas. Sin embargo, mantiene, hacemos a menudo inferencias válidas de este tipo, ya que los artefactos son producto de una tradición de diseño de la que somos partícipes, y, por lo tanto, tenemos una gran cantidad de conocimiento implícito de las constricciones de diseño y las presiones selectivas que le han dado lugar. Además, los artefactos portan mucha más información contextual que los organismos y podemos inferir muchas de sus características del contexto en que se encuentran. Si no disponemos de esta información adicional es muy difícil hacer inferencias acerca del problema que el artefacto está diseñado para solucionar. Pensemos en un artefacto alienígena. Si sólo usamos principios de nuestra tradición de diseño local, es fácil equivocarse en cuanto a su función. Para analizar los problemas a los que se enfrenta un diseñador necesitamos, además de disponer de los datos que nos aporta el artefacto en sí, información acerca de los recursos culturales de los que dispone y sobre circunstancias culturales o de otro tipo que puedan haber tenido un efecto en el criterio de elección de una solución frente a otra. Si además disponemos

⁴⁸ Es común en el pensamiento adaptacionista señalar casos de convergencia adaptativa como evidencia de generalizaciones funcionales eficaces interespecíficas. Sin embargo, hay que ser cautelosos con estos casos. Las homologías y las analogías son pensadas a menudo como mutuamente exclusivas. Pero si escogemos una definición lo suficientemente laxa de homología “parecido debido al origen común” corremos el riesgo de que todas las analogías se conviertan en homologías. Si presiones selectivas similares solo producen rasgos similares cuando el organismo comparte además ciertas homologías, las analogías serán debidas no solo a la misma presión selectiva, sino también a su origen común. (P.e. eyeless gene, Halder et al. 1995).

de otras posibles soluciones rivales a la adoptada será más fácil descubrir el problema original.

A pesar del riesgo que se corre al aplicar la ingeniería inversa a la evolución, ya que no se pueden formular hipótesis que expliquen la presencia de un rasgo sin información acerca de las constricciones locales sobre la variación, o sin información comparativa sobre el hábitat del organismo, no deberíamos abandonar por ello el modelo del artefacto, piensa Lewens, sino tener en cuenta las mismas precauciones que cuando realizamos ingeniería inversa sobre artefactos.

6. Repensando el debate

¿Qué nos dice todo esto sobre el debate acerca del adaptacionismo? ¿Es la selección natural la principal causa del cambio evolutivo? Las hipótesis sobre la frecuencia relativa de un determinado proceso son difíciles de contrastar ya que no es posible realizar experimentos cruciales ni tampoco se puede establecer una frecuencia relativa adecuada por simple enumeración inductiva. El adaptacionismo empírico presenta problemas en este sentido y gran parte de las críticas de infalsabilidad hacia el programa adaptacionista vienen determinadas por esta incapacidad. El adaptacionismo explicativo no necesita que la adaptación sea un fenómeno de mayor peso que el de cualquier otro mecanismo evolutivo, ya que el diseño aparente de las adaptaciones complejas es tan sorprendente que necesita de una explicación, explicación que, desde este punto de vista, sólo nos puede aportar la selección natural. Hemos visto que esta posición encierra una argumentación circular y que además interpreta las constricciones generadoras de forma como constricciones sobre la adaptación.

Pero si el adaptacionismo no es más que la recomendación de estudiar a los organismos como si fuesen artefactos, entonces, sostiene Lewens, las posiciones de los adaptacionistas y los anti-adaptacionistas serían bastante parecidas (Lewens 2002). Como hemos visto, muchas de las críticas tradicionales al adaptacionismo, como la de que éste ignora las constricciones y la deriva o la de los peligros de una ingeniería inversa poco cuidadosa, podrían ser asumidas por el modelo del artefacto sin grandes problemas.

En una línea similar Griffiths (1996) piensa que la crítica anti-adaptacionista no implica un rechazo a la explicación adaptativa, sino un reconocimiento de que los procesos adaptativos y sus resultados no se corresponden uno a uno. La misma característica puede servir para diferentes fines y el mismo fin puede ser satisfecho por diferentes características. Para inferir el problema de la solución se necesita añadir más constricciones para crear una correspondencia única. Estas constricciones pueden ser obtenidas de la reconstrucción de la historia evolutiva.

II. De Darwin al adaptacionismo

Sin embargo, aunque la importancia de la historia es un importante elemento de la crítica anti-adaptacionista, pensamos que hay otro aspecto igualmente relevante que los adaptacionistas soslayan. Considerar los organismos como máquinas diseñadas por la selección natural y sus rasgos como soluciones a problemas planteados por un entorno, está dejando de lado una propiedad fundamental de los sistemas biológicos: su capacidad de construirse a sí mismos. La selección natural es un mecanismo de acople con el entorno, que no presta atención a la constitución de las relaciones funcionales internas del organismo, y que simplemente son tomadas como limitaciones, constricciones a la adaptación, obstáculos para una perfecta optimización de los rasgos (Maynard Smith 1984), en lugar de como *condición de posibilidad* de la adaptación.

La generación de variación del organismo proporciona el componente interno de la evolución, el proceso ambiental de selección aporta la contribución externa. Estos factores internos y externos juegan diferentes papeles en la teoría darwiniana. El componente interno sólo puede proporcionar material crudo y no establece las proporciones o direcciones de cambio. El darwinismo postula que la variación proporciona potencial, no dirección (Gould 2002). La selección natural, el componente externo, es la responsable de la dirección del cambio evolutivo. Un adaptacionista puede aceptar un concepto de restricción negativo, tratando las constricciones como limitaciones e impedimentos al poder de la selección natural, pero se resistirá a tratarlas como promotoras, condiciones de posibilidad o causas de la dirección y del cambio evolutivo. Esta postura entraría en contradicción con los principios de la teoría. La evolución no trata exclusivamente del grado de eficacia con el que los organismos resuelven problemas planteados por su entorno, sino también del grado de acoplamiento estructural interno de ese organismo (Robert 2001b, Arthur 1997).

Pero este giro histórico, junto con la creciente aceptación de un adaptacionismo metodológico, que acepta las críticas, pero se resiste a abandonar el programa adaptacionista, ha llevado a una reevaluación del mismo bajo criterios ingenieriles. El modelo del artefacto propone una heurística basada en la consideración de los organismos como artefactos, usando analogías extraídas del diseño humano para aplicarlas a los modelos de optimización. Parece que no podemos librarnos del modo de argumentación que llevó a los teólogos naturales a inferir la existencia de Dios. En lugar del diseño divino, ahora tenemos al diseño humano como modelo del diseño natural.

Si los pensadores continentales glorificaban a Dios en la naturaleza infiriendo el carácter de su pensamiento de las leyes de la forma que ligaban sus especies creadas, sus ideas encarnadas, los ingleses lo buscaron en la intrincada adaptación de la forma y función al entorno –la tradición de la teología natural y el relojero de Paley. Darwin se aproximó a la evolución en un contexto prototípicamente inglés – asumiendo que la adaptación representaba el principal problema que había que

II. De Darwin al adaptacionismo

resolver pero dándole la vuelta al problema tradicional. Pocos pensadores continentales podrían haber aceptado una perspectiva así, ya que la adaptación, desde su visión, era prevalente, pero superficial. La centralidad de la adaptación entre evolucionistas angloparlantes en nuestros tiempos, y el propio endurecimiento de la síntesis, se debe mucho a esta continuidad en el estilo nacional que trasciende la simple introducción de la propia teoría evolutiva. Alguien podría decir que la adaptación es la verdad de la naturaleza, y que tuvimos que superar la antigua tradición de las leyes de la forma para verlo. Pero también podríamos decir que el panselccionismo del siglo veinte es más una encarnación moderna de una vieja tradición que un camino probado de la naturaleza. Ahora mismo puede estar impidiendo una propuesta más pluralista, de la que la síntesis temprana estuvo cerca pero de la que luego se apartó (Gould 1983, p. 91).

El diseño humano, por otro lado, tiene sus limitaciones como modelo del diseño natural, puesto que, aunque ha conseguido producir máquinas de una exquisita perfección, todavía no ha logrado producir ni una sola máquina capaz de construirse a sí misma. Quizá es cuestión de tiempo, pero puede que quizá necesitemos mejores teorías sobre la organización biológica. De momento, no lo sabemos.

Capítulo III

Problemas para relojeros: formas e interacciones

Para llegar a ser un embrión, tuviste que construirte a ti mismo de una sola célula. Tuviste que respirar antes de tener pulmones, digerir antes de tener estómago, construir huesos cuando eras de pulpa, y formar ordenadamente patrones neuronales antes de aprender a pensar. Una de las diferencias críticas entre tú y una máquina es que a la máquina nunca se le pide que funcione antes de que esté construida. Todo animal tiene que funcionar mientras se construye a sí mismo

Scott Gilbert

1. Introducción

Una de las virtudes de la *concepción heredada de la evolución*, o interpretación estándar de la teoría evolutiva es, en opinión de Sterelny & Griffiths (1999), que ofrece una interpretación simple y elegante de la relación entre la ecología y la evolución.

One of the virtues of the *received view* is the elegance and simplicity of its picture of that relationship. It perceives evolutionary change as driven by the demands the environment imposes upon organism. Selection shapes organisms to their environment (Sterelny & Griffiths 1999, pp. 48-49).

Sin embargo, la consecuencia más directa de esta “elegante” interpretación de la dinámica evolutiva es que convierte la vida en una entidad completamente maleable, pasiva, en una “tábula rasa” a expensas de un entorno que, dotado de una especie de agencialidad, la moldea a su capricho. Esta simple visión de la relación entre la vida, el entorno y la evolución, es en realidad “simplista”, puesto que omite, de dos modos, el poder causal de la organización biológica en su propia evolución.

Por un lado, ignora la influencia del propio organismo en la constitución de su entorno—un nicho ecológico no puede definirse independientemente de la especie que lo ocupa, es decir, no existen nichos vacíos (Lewontin 1982). Los organismos

III. Problemas para relojeros

construyen sus nichos y modifican activamente sus entornos, el cambio evolutivo, por lo tanto, implica una relación de mutua modificación entre organismos y entornos. Por otro lado, interpreta el desarrollo como un proceso programable, guiado en último término por las demandas adaptativas del entorno, sin una identidad organizativa propia. Esta idea de programa genético presenta a los genes como la fuente última de control del desarrollo y, por lo tanto, está muy cerca de caer en el reduccionismo o determinismo genético. Como veremos, la crítica a esta visión reduccionista del desarrollo se ha llevado a cabo de manera más radical por la *Developmental Systems Theory* (DST). Esta perspectiva filosófica, enraizada en la psicobiología del desarrollo, pugna por una “paridad causal” entre todos los “recursos de desarrollo”, es decir, todos los factores necesarios para la construcción de un organismo. El proceso de desarrollo se construye a través de la interacción entre genes, productos genéticos, sustratos, y ciertos factores ambientales. Por ello, desde este punto de vista, otorgar un estatus especial a ciertos recursos, los genéticos, frente al resto, proporciona una visión excesivamente preformacionista del desarrollo, soslayando el hecho de que cada organismo se reconstruye “de novo” cada generación.

La tradición internalista, opuesta también a la presupuesta programabilidad del desarrollo y al carácter historicista del modo de explicación neo-darwinista, ha centrado sus esfuerzos en tratar de explicar las similitudes formales entre los organismos como resultado de ciertos principios organizativos comunes. Los representantes modernos de esta tradición como Brian Goodwin, Stuart Kauffman, o Pere Alberch, se enfrentan a los mismos problemas que sus predecesores pero ahora con la ayuda de herramientas matemáticas y conceptuales provenientes de la termodinámica de los procesos alejados del equilibrio y de las ciencias de la complejidad.

En este capítulo analizaremos estas dos principales corrientes críticas a la concepción heredada, que denominaremos interaccionista e internalista, sus orígenes y sus objetivos, para después compararlas críticamente. La tercera sección está dedicada a la biología de desarrollo evolutiva o evo-devo. Este programa de investigación, parece haber asimilado ciertas de las críticas interaccionistas, aunque de manera más realista. Aunque ambas centran su atención en el desarrollo y en su carácter dinámico e integral, la primera subraya el “interaccionismo” del mismo, atacando la prioridad causal que se otorga a los genes en la concepción heredada, mientras que la evo-devo puede proporcionar una visión más sintética, en la que sin dejar de reconocer el importante papel de los genes en el desarrollo y la evolución, la acción genética se interpreta siempre unida a una dinámica (auto)organizativa, bien sea en las propias redes genéticas o en sus interacciones con el medio.

La evo-devo ha retomado el interés por los procesos morfogenéticos de los biólogos pre-sintéticos, sin embargo, ahora se dispone de un conocimiento más adecuado de la

dinámica genética, tanto en la evolución como en el desarrollo. Los avances en biología del desarrollo han permitido comenzar a destapar esa “caja negra” que ha sido hasta hace poco el desarrollo y están sirviendo de inspiración para elaborar nuevas ideas sobre la vida y la evolución. Este conocimiento, unido al que proviene del estudio de los fenómenos autoorganizativos, desarrollados por investigadores de la tradición internalista puede promover un enfoque multidisciplinar, que permita elaborar una visión de la evolución que combine estas dos formas complementarias de acercarnos a la

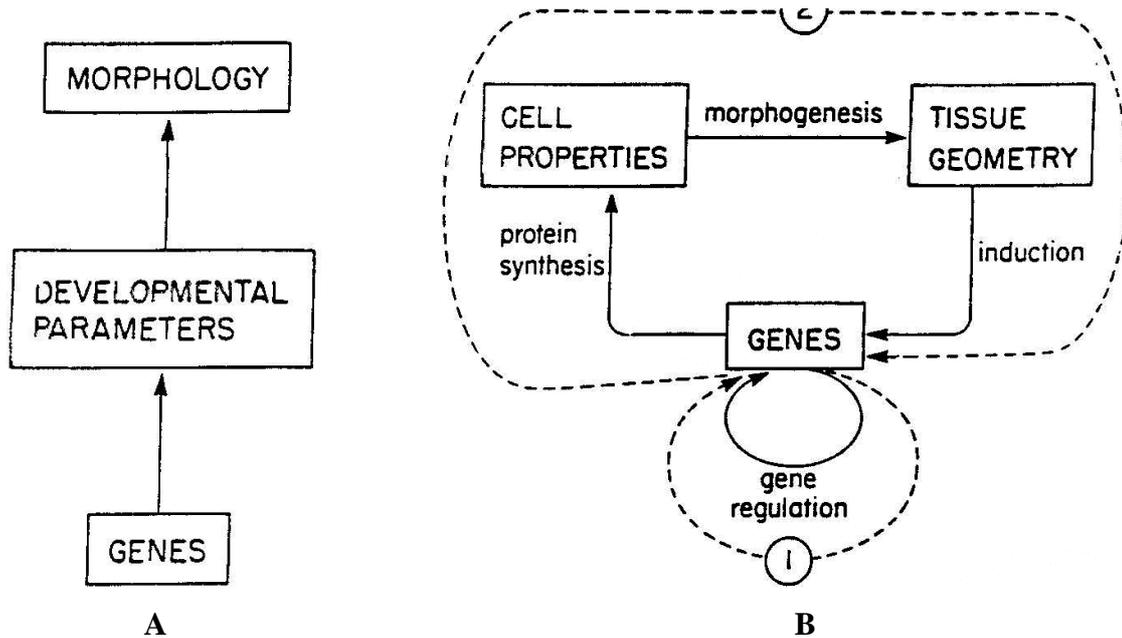


Fig. 1. El esquema A muestra la interpretación del proceso de desarrollo prevalente en la concepción heredada, en la que la relación genotipo-fenotipo es lineal, programada, y mínimamente emergente. El esquema B, que sería defendido tanto por las posiciones interaccionistas e internalistas, como por la propia evo-devo, hace explícitas las profusas interacciones entre los diferentes componentes del proceso, mostrando el carácter recursivo, no-lineal y emergente del mismo (Tomada de Alberch 1989, p.43).

fenomenología viviente.

La idea que se transmite es que la comprensión de la evolución, interpretada como un proceso de adaptación de las poblaciones a su entorno, no puede ser desligada del proceso de integración funcional que el desarrollo genera. Considerar la evolución como un proceso de “cambio en las frecuencias génicas” (Dobzhansky 1973, Curtis & Barnes 1989), omitiendo el proceso de desarrollo, despoja a la misma de su carácter orgánico, convirtiéndola en un proceso desencarnado, puramente algorítmico (Dennet 1999). La imagen algorítmica del proceso deriva de abstraer las propiedades necesarias para poder dar lugar a un proceso evolutivo, es decir, multiplicación, variación y herencia. El desarrollo es el proceso en el cual se produce la integración orgánica de genes, productos genéticos, y otros recursos. Esta integración es posible gracias a la existencia

III. Problemas para relojeros

de una dinámica autoorganizativa muy especial, que se produce entre entidades con la capacidad de diferenciarse en un proceso de transformación continuo, en el que el aumento de complejidad va siempre acompañado de una integridad funcional. La selección natural actúa sobre entidades que se desarrollan (Depew & Weber 1998).

El desarrollo se presenta como un nuevo nivel de organización, un nuevo nivel que conecta genotipo y fenotipo mediante una serie de procesos dinámicos epigenéticos generadores de estructuras espacio-temporales, con sus propias reglas de funcionamiento, en el que procesos físicos, químicos, redes genéticas, fenómenos de inducción interactúan de forma compleja generando nuevos niveles, nuevas formas y, ahora que empezamos a entender su funcionamiento, está sirviendo también para generar nuevas perspectivas sobre la evolución. Este “redescubrimiento” del desarrollo sirve para poner de manifiesto la excesiva tendencia del neo-darwinismo a explicar tanto la evolución como la propia forma orgánica como producto de fuerzas externas sobre una materia indefinidamente maleable, y para que las propiedades internas, generativo-funcionales de los sistemas vivos salgan a relucir.

2. El interaccionismo

El comienzo de la “historia oficial” del gen podría situarse en 1909, fecha en que Johansen acuñó este término. Sin embargo, antes del nacimiento de la genética ya existía una ciencia de la herencia. La herencia era antes un término más inclusivo, que comprendía no sólo el estudio de la conservación transgeneracional de los rasgos, sino también el de la transformación intrageneracional que sufre un organismo durante su desarrollo a partir de un óvulo fertilizado. La ruptura con esta unidad, preparada por Weisman con la separación entre plasma germinal y somático, culminaría con la fundación de la nueva disciplina llamada “genética”. La distinción genotipo-fenotipo permitió tratar la herencia separadamente del desarrollo, derivando en la emergencia de dos disciplinas separadas, con dos diferentes agendas: la genética, centrada en la transmisión, y la embriología en el desarrollo. Sin embargo, esta dicotomía se mostró pronto problemática, ya que ¿de qué sirve hablar de herencia de ciertos factores si no se sabe cómo estos factores están implicados en la formación de los rasgos o características que conforman un organismo? Por eso pronto los genetistas, animados por los logros de la biología molecular, empezaron a invadir el campo de los embriólogos, proponiendo a los genes como los principales rectores del proceso de desarrollo.

2.1 El desarrollo como un programa genético

La idea de “programa genético” fue introducida por Jacob y Monod en 1961 en un intento de extender su éxito en el análisis del mecanismo para la regulación de la síntesis protéica en *E.Coli* a una descripción más general del papel de los genes en el desarrollo embrionario. En ese artículo sostenían que el descubrimiento de genes reguladores podía permitirnos afirmar que genoma contiene no sólo una serie de planes, sino un programa coordinado para la síntesis proteica y los medios para controlar su ejecución (Jacob & Monod 1961). Desde que estos investigadores presentaron su modelo del operón, la interpretación del desarrollo embrionario como la ejecución de un programa dirigido por los genes se ha impuesto de forma rotunda en el pensamiento adaptacionista. Engarza con la idea de que el ADN contiene toda la información y toma todas las decisiones importantes en el organismo. El desarrollo se ve como una cascada de decisiones diferenciales, guiadas por genes, programados a su vez por la selección natural.

Esta visión del desarrollo adoptada por el pensamiento adaptacionista ha recibido numerosas críticas y ha generado gran cantidad de literatura proponiendo alternativas en las que se despoja a los genes de gran parte del poder causal que se les atribuye para distribuirlo entre las numerosas interacciones que constituyen el proceso.

2.2 Construyendo el organismo. La Teoría de Sistemas de Desarrollo (DST).

Desde el descubrimiento de la estructura del ADN (Watson & Crick 1953 a, b) la biología del desarrollo ha utilizado el paradigma genético como marco general para la investigación. Los biólogos moleculares descubrieron que la secuencia lineal de nucleótidos en el ADN codifica la secuencia lineal de aminoácidos en las proteínas, lo que contribuyó a dar fuerza a la hipótesis de que los genes en los cromosomas determinan el origen de la forma del embrión, interpretados ahora como una secuencia de instrucciones de un programa (Jacob 1970). Desde entonces el gen se ha convertido en el centro de atención de los programas de investigación y los esfuerzos se han concentrado en descubrir aquellos genes que supuestamente son responsables de generar características o comportamientos específicos.

Este salto entre genes y fenotipo pasa por alto el hecho de que la codificación sólo se extiende hasta la construcción de la proteína, y deja de lado el estudio de los procesos que sirven de puente entre ambos (Godfrey-Smith 1999, 2000). Un embrión pasa por múltiples etapas de desarrollo, con millones de reacciones moleculares y procesos celulares que actúan de forma coordinada para que cada órgano aparezca en un momento y sitio oportuno, funcionando además adecuadamente. El desarrollo es una

III. Problemas para relojeros

red de redes, donde las interacciones dentro de cada nivel, tales como molécula-molécula, célula-célula, configura un vasto sistema de relaciones dinámicas complejas. La enorme complejidad del problema para aquel entonces junto al entusiasmo que provocó el descubrimiento de esa precisa maquinaria genética en el interior de la célula, motivó la clausura del desarrollo en una “caja negra”.

La filosofía de la biología ha prestado gran atención a la teoría evolutiva, y más recientemente también a la biología molecular. Sin embargo, la biología del desarrollo ha quedado fuera de la reflexión filosófica en gran manera hasta hace poco. Una razón de esta desatención puede ser que esa “caja negra” que ha sido hasta hace poco el desarrollo parecía estar llena de espíritus vitalistas (Depew & Weber 1995). Los avances en biología del desarrollo han permitido comenzar a destapar la “caja negra” y están sirviendo de inspiración para elaborar nuevas ideas sobre la vida y la evolución.

La *Developmental Systems Theory* (DST) es una aproximación filosófica a la biología que tiene sus raíces en la psicobiología del desarrollo⁴⁹. Uno de los principales caballos de batalla de la DST es la crítica de la noción de programa genético como una aproximación adecuada al desarrollo. Susan Oyama⁵⁰, una de sus principales artífices, rechaza fehacientemente el uso de la noción de programa, puesto que sugiere incorrectamente que hay algo detrás del proceso de desarrollo que sirve de causa rectora. El control en los procesos de desarrollo, afirma, no es algo que está detrás del proceso mismo, sino que se constituye en la influencia continuamente cambiante de varios recursos, tanto internos como ambientales. Frente a la idea de programa genético propone conceptos como los de “construcción” o “red”, que sirven para enfatizar que el poder causal o rector del proceso de desarrollo no puede ser atribuido a ningún tipo de factor en concreto, sino que debe estar asociado con la propia *interacción* de sus componentes. Esta interacción múltiple y compleja, característica del desarrollo, no se restringe a los procesos internos al organismo, como la noción de programa genético sustenta. La unidad central de desarrollo y evolución es un sistema que rebasa al propio organismo, llegando a incluir partes del entorno, un sistema que denominan “ciclo vital”. La evolución, desde la DST, se interpreta como un cambio en la constitución y distribución de estos sistemas de desarrollo o ciclos vitales⁵¹.

Como decíamos, en el núcleo de la argumentación de la DST se encuentra el firme rechazo del privilegio de los genes frente a los demás factores causales presentes en el

⁴⁹ Daniel Lehrman (1953), con su crítica a la teoría de Lorenz del comportamiento instintivo, sentó las bases de este tipo de aproximación.

⁵⁰ *The Ontogeny of Information* (Oyama 1985) es un texto seminal de la DST, que cuenta entre otros de sus principales autores a Paul Griffiths y a Russell Gray (Griffiths & Gray 1994, 2000).

⁵¹ En este mismo sentido, Keller (2000 a) por ejemplo, propone sustituir la metáfora de programa genético por la de programa de desarrollo, para, de este modo, hacer recaer el papel rector del proceso en todo el organismo y pasar a interpretar los genes como una serie de “datos” (Atlan & Koppel 1990).

desarrollo de un organismo. Consideran que las diferencias empíricas entre el ADN y los otros “recursos de desarrollo”, es decir, el conjunto de factores que permiten el desarrollo de un organismo, no justifican las distinciones “metafísicas” construidas a su alrededor. El hecho de que se pueda hacer una distinción entre recursos genéticos y no genéticos, sostienen, no avala por sí mismo la tesis de que los primeros son en realidad los principales agentes causales del proceso, los que dotarían de “forma” a una materia “informe” proporcionada por el resto de los recursos. La DST aboga por una “democracia causal” (Oyama 2000, Kitcher 2001), en el sentido de que no dota a ningún recurso de un privilegio especial en el desarrollo. La DST recalca que un organismo se construye haciendo uso de todo el conjunto de “recursos de desarrollo”, en el que se incluyen tanto los genes como los demás factores heredados “fiablemente” generación tras generación. Entre estos recursos se incluyen tanto elementos intracelulares, como la maquinaria citoplasmática que interviene en los procesos de transcripción y traducción genética, extracelulares, recursos aportados por la población en la que el organismo en particular está incluido y partes del entorno necesarias para la viabilidad del proceso de desarrollo.

Resulta difícil negar que toda esta serie de recursos no genéticos juegan un papel importante en el desarrollo. El problema surge cuando se afirma que el organismo “hereda” estos recursos de la misma manera que “hereda” sus genes. La herencia genética, sostienen algunos de los críticos de la DST, tiene unas propiedades que la hacen de un tipo muy particular. En primer lugar, sostienen, los recursos no-genéticos no se replican por sí mismos⁵² (Dawkins 1982). En segundo lugar, los recursos no genéticos no tienen el mismo potencial evolutivo para producir variación, son sistemas de herencia “limitados”(Maynard-Smith & Szathmáry 1995).

Ahora bien, sostener que los genes se “autorreplican” supone una idealización completamente infundada ya que un segmento de ADN aislado de la maquinaria citoplasmática de los ribosomas y proteínas es incapaz de replicarse. De hecho, la membrana celular, además de ser necesaria para mantener la propia viabilidad de la célula, sirve además como “template” para las proteínas en el proceso de construcción de una nueva membrana. En el proceso participan además ciertos orgánulos, como la mitocondria, que contiene su propio ADN, al que también habría que añadir el sistema marcador de cromatina (*cromatin marking system*), necesario para que el proceso de transcripción funcione adecuadamente (Jablonka & Lamb 1995). Estos hechos bastarían para constatar que la replicación del gen va unida a la reproducción de todo el organismo, por lo que dista mucho de ser una entidad “autorreplicante”.

⁵² “The special status of genetic factors is deserved for one reason only: genetic factors replicate themselves, blemishes and all, but non-genetic factors do not” (Dawkins 1982, p. 99).

III. Problemas para relojeros

Pero, de hecho, además de ADN, un organismo recibe multitud de recursos extracelulares de la generación pasada. Junto a todos los elementos citoplasmáticos que mencionábamos más arriba, el organismo “hereda” también multitud de recursos extracelulares. Una hormiga, por ejemplo, dependiendo del tipo de estimulación química que reciba durante su desarrollo, se convertirá en obrera, soldado o reina. En organismos vivíparos, el entorno del seno materno no sólo proporciona nutrición, sino también un tipo de estimulación esencial para el desarrollo normal del sistema nervioso. La DST va más allá en su inclusión de recursos necesarios para el desarrollo del organismo, y, como veremos, es aquí donde la teoría resulta más arriesgada. Al tipo de recursos extracelulares, creados por las poblaciones, añaden otra serie de factores externos (como por ejemplo luz solar, temperatura, gravedad, etc.) que innegablemente son de vital importancia para el desarrollo (Griffiths & Gray 1994, 2000).

La DST, por lo tanto, aplica el concepto de herencia a cualquier recurso presente de forma segura generación tras generación y que forme parte de la explicación de por qué cada generación se asemeja a la anterior. Usan el concepto de herencia para explicar la estabilidad de la forma biológica de una generación a otra.

Sin embargo, y aquí aparece el segundo problema que señalan sus críticos, no todos los sistemas de herencia son igualmente fiables, ni tienen una capacidad de variación similar, ingrediente fundamental para la evolución darwiniana. Maynard-Smith y Szathmary (1995) crearon la distinción entre sistemas de herencia “limitada” e “ilimitada” para distinguir genes y lenguajes de otras formas de herencia. El rango potencialmente ilimitado de variación que permite un sistema modular o secuencial como el genético no es comparable al potencial de otros sistemas de herencia. El problema que presenta este tipo de argumentación, responden desde la DST, es similar al de la anterior crítica y recibe una solución similar (Griffiths & Gray 2004). Esta distinción soslaya el hecho de que los genes funcionan dentro del contexto del sistema de desarrollo. Puesto que la riqueza combinatoria de un sistema se mide por el número de fenotipos diferentes que produce, no por el número de combinaciones posibles que permiten sus componentes, la variabilidad es una propiedad de *todo* el sistema. La en principio “ilimitada” variabilidad potencial de los genes está constreñida por el desarrollo, como discutiremos más adelante, y dependiendo del sistema en cuestión, multitud de diferentes genotipos pueden converger en un mismo fenotipo. Por otro lado, recursos en principio limitados en cuanto a su capacidad de variar, pueden tener grandes efectos en el desarrollo y el cambio evolutivo, como los propios Maynard-Smith y Szathmary sostienen a la hora de explicar algunas de las mayores transiciones evolutivas.

En definitiva, la DST sostiene que un proceso de desarrollo se *reconstruye* a través de la interacción de los recursos adecuados. Algunos, como los genes, son creados por

los precursores inmediatos. Otros son generados por la actividad colectiva de la población y otros persisten sin ninguna referencia a estas actividades. Esta ampliación de la herencia, en la que incluyen todos los recursos necesarios para la reconstrucción del organismo, les lleva también a proponer la ampliación del concepto de “información”, restringido clásicamente a los genes. Griffiths defiende la denominada *tesis de paridad*: “cualquier sentido en el cual los genes codifiquen rasgos fenotípicos, el programa de desarrollo, o contengan información puede ser igualmente bien aplicado a otros factores necesarios para el desarrollo” (Griffiths & Gray 2000). En cualquier caso, desde esta perspectiva el término “información” se interpreta de manera muy distinta a la de la concepción heredada, puesto que, para estos autores, la información no es transmitida en ningún recurso, sino que es el producto final del proceso de desarrollo (Griffiths 2001).

Frente a la idea del programa genético, que relega el control del desarrollo a una serie de moléculas rectoras, encargadas de la organización del proceso, los defensores de la DST abogan por una descentralización del control en favor de un interaccionismo constructivo. Otros autores, como Lewontin o Levins (Lewontin 1982, Lewontin 1998, Levins & Lewontin 1985), que denominaremos “dialécticos”, han remarcado también esta descentralización del control en el desarrollo. Hacen énfasis en los problemas que ha acarreado la marcada distinción entre el organismo y su entorno que se defiende desde el adaptacionismo y que ha llevado a “alienar” al organismo con respecto a su entorno. Frente al control proponen el “diálogo”.

La lógica adaptacionista, afirman, se apoya en la idea de que existe una fuerza exterior, el ambiente preexistente, que genera los “problemas” que debe resolver el organismo. Los organismos registran los cambios autónomos del mundo exterior, que se presentan como adaptaciones o “soluciones” de los mismos a su entorno. Según esta perspectiva, el ambiente externo es la causa del cambio, en tanto que la morfología, la fisiología y la conducta del organismo son sus efectos. La selección natural constituye el mecanismo en virtud del cual la causa autónoma exterior se traduce en efecto. Desde esta perspectiva el organismo se percibe como una entidad pasiva, sometida al capricho de las fuerzas cambiantes del entorno. Su crítica va dirigida fundamentalmente hacia esta asimetría entre causas y efectos inherente a la concepción heredada. No hay que olvidar que los cambios producidos en los organismos hacen que, mediante su interacción, el ambiente, a su vez, cambie. Las interacciones entre genes, organismo y ambiente son por lo tanto relaciones recíprocas en las que los tres elementos constituyen tanto causas como efectos (Lewontin 2001). Genes y ambiente son causas de los organismos que a su vez son causas de los ambiente (Levins & Lewontin 1985). También aquí nos encontramos con la misma idea de codeterminación causal e interacción múltiple que defiende la DST.

III. Problemas para relojeros

Los interaccionistas, como denominaremos a partir de ahora tanto a los defensores de la DST como a los “dialécticos”, interpretan el proceso de desarrollo como un sistema dinámico robusto que emerge de la interacción de diferentes recursos. Sin embargo, enfatizan que la constitución del mismo forma parte de un proceso temporal históricamente *contingente*. De esta manera comparten con la concepción heredada esta toma de partida por la contingencia histórica como un agente causal importante. La diferencia está en que la concepción heredada destaca la importancia de la contingencia en la evolución, pero no en el desarrollo (Oyama 1995). Esta última afirmación, es decir, la de que el desarrollo es un proceso contingente, puede parecer chocante, ya que es un proceso aparentemente predecible. Pero aunque contingencia e impredecibilidad suelen ir asociados en los estudios evolutivos, esto no tiene por qué ser así necesariamente. Oyama señala que predictibilidad y contingencia son diferentes tipos de conceptos, el primero epistemológico, ontológico el segundo. El resultado de ciertos procesos de desarrollo puede ser altamente predecible, pero a la vez ser contingente, en el sentido de que no sea absolutamente necesario, o de que dependa de otros factores que no son tan fiables.

En el siguiente apartado presentaremos otro tipo de críticas a la visión externalista de la concepción heredada que se enmarcan dentro de una larga tradición en biología, enmarcada dentro de la visión internalista y que, en contraposición al interaccionismo y su toma de partida por la contingencia como un principio causal importante, puede caracterizarse por su oposición a la misma, ligada a su búsqueda de “leyes de la forma” en la fenomenología viviente.

3. La generación de la forma

Si el interaccionismo focaliza las críticas a la concepción heredada hacia la idea de los genes como rectores del desarrollo, la visión internalista, en cambio, toma partido principalmente contra el componente histórico de la misma como principio causal fundamental del cambio orgánico. Un enfoque realmente científico, sostienen, debe buscar leyes de la naturaleza. Para explicar un fenómeno no basta con construir historias que ligan una serie de acontecimientos, es necesario explicitar los mecanismos o leyes que determinan cómo se generan los organismos. Pero, aun partiendo de tradiciones y objetivos diferentes, tanto unos como otros rechazan la idea de un programa genético. Para Goodwin, por ejemplo, la idea de programa genético es desafortunada porque sugiere que los genes contienen una “información” que sirve por sí misma para dar cuenta del desarrollo, lo que convertiría a la biología en una ciencia alejada de la física, más relacionada con el procesamiento de una información generada en un proceso histórico que con la búsqueda de leyes generales.

Estos autores subrayan la importancia fundamental del estudio de los factores internos al organismo, genéticos y no genéticos, para ofrecer una explicación adecuada del cambio evolutivo. Estos factores internos generadores de forma han sido caracterizados de maneras diversas, como reglas internas (Alberch 1982), como campos morfogenéticos (Goodwin 1987) o como procesos emergentes en sistemas complejos (Kauffman 1989, 1993).

3.1 Internalismo y externalismo en el desarrollo

En el primer capítulo, cuando presentábamos la visión internalista, decíamos que ésta se había constituido alrededor de ideas y teorías centradas en el desarrollo. En este sentido, y aunque los estructuralistas se autodefinan como los continuadores de la escuela de la morfología trascendental (Webster & Goodwin 1982), podemos considerar a la misma como el referente original de esta visión del mundo orgánico. Decíamos que esta visión tendría entre sus autores a Goethe, Geoffroy St. Hilaire, George Cuvier, Richard Owen, Hans Dries, D'Arcy Thompson, entre otros, y que centraba su interés principalmente en los procesos de construcción de la forma orgánica, buscando invariancias y reglas universales de organización, y estableciendo analogías entre el desarrollo y la evolución (ver Tabla 1).

Como señalábamos en la introducción, el estudio de los factores internos de generación de formas ha dado como resultado diferentes aproximaciones al mismo problema, generando diferentes conceptos y modelos de esos procesos. En este capítulo, mostraremos de qué modo tres investigadores que comparten este interés en el desarrollo se enfrentan al problema de elaborar modelos sobre su funcionamiento, en concreto nos referimos a Brian Goodwin, Stuart Kauffman, y Pere Alberch. Nuestra elección se basa en que aunque todos defienden, en principio, una misma visión, las diferencias entre sus diferentes imágenes del desarrollo son importantes y van a servirnos para situar más claramente a la evo-devo en el panorama conceptual que le ha dado origen.

3.2. El orden desde la física: Goodwin y los campos morfogenéticos

El progresivo genocentrismo de la biología moderna es uno de los aspectos más compartidos entre todas las críticas que estamos revisando. Brian Goodwin, matemático y biólogo, concretamente embriólogo, se lamenta también de la desaparición del organismo como unidad fundamental de la vida y de su sustitución por los genes, depositarios de propiedades que solían caracterizar a los organismos vivos (multiplicación, competición, evolución, etc.).

La morfogénesis es la fuente de las propiedades evolutivas emergentes, y es la ausencia de una teoría de los organismos que incluya este proceso generativo básico lo

III. Problemas para relojeros

que se ha traducido en la desaparición de los organismos del darwinismo y su incapacidad para dar cuenta del origen de las capacidades emergentes que identifican las especies (Goodwin 1998, p. 14)

Desde el punto de vista de un embriólogo, resulta una gran simplificación explicar la formación de un organismo, o de un órgano, únicamente como el resultado de la interacción entre ciertos genes y productos genéticos. Al embriólogo le interesa fundamentalmente el proceso mediante el cual los productos genéticos se (auto)organizan espacio-temporalmente para producir las formas tridimensionales características del desarrollo. Estas formas presentan regularidades empíricas en diferentes sistemas de desarrollo y sugieren la existencia de principios de organización genéricos, es decir, con un alto grado de universalidad. Goodwin, por lo tanto, tiende a analizar embriones y organismos como entidades con características autoorganizativas que son capaces de sufrir transformaciones sin perder esa organización (Goodwin 1987).

Este interés en las propiedades genéricas del desarrollo no significa que los internalistas rechacen el papel causal de los genes en la construcción orgánica, aunque sí lo limitan claramente, reduciéndolo a la especificación de la composición molecular potencial del organismo y a la definición de algunas de las secuencias temporales en las que los componentes se construyen. Goodwin, por su parte, compara la labor de los genes en la morfogénesis con las palabras de un texto, necesarias, pero no suficientes para su elaboración. Éstas, sin la existencia de reglas sintácticas, semánticas y contextuales sólo podrían generar un sinsentido. El papel análogo al de las reglas o constricciones que limitan el conjunto de posibles combinaciones de las palabras en el texto, vendría dado en el desarrollo por las ecuaciones del *campo morfogenético*⁵³. Mientras que los genes son específicos, diferentes para cada especie, estas constricciones de alto nivel serían comunes a un gran número de phyla, desde los unicelulares hasta los artrópodos o los vertebrados. Estas similitudes sugieren que este orden proviene de ciertas propiedades dinámicas “genéricas” de los campos morfogenéticos.

El concepto de una dinámica genérica, piensa Goodwin, puede resolver la tensión entre explicaciones dinamicistas y las puramente genéticas, puesto que la noción de campo morfogenético combina ambas, presentando a la forma como producto de la interacción dinámica entre genes, productos genéticos y sustratos. Esta dinámica, sostiene, puede usarse como base para una clasificación de las formas genéricas disponibles para la vida, lo que abriría las puertas a una posible taxonomía racional de

⁵³Como veremos más adelante, la noción de campo morfogenético también se usa en la evo-devo (Gilbert et al. 1996).

las formas vivas, y que ayudaría a explicar cómo la evolución ha explorado el espacio de los diseños orgánicos concebibles.

Webster y Goodwin (1982), señalábamos en el primer capítulo, denominan a este tipo de enfoque “estructuralista”. Uno de los objetivos del estructuralismo es clasificar los estados dinámicamente estables del desarrollo en virtud de sus propiedades genéricas, teniendo en cuenta todos los niveles de organización incluidos (Bunge 1969). Desde este punto de vista, la evolución no es un proceso en el que la selección natural guía al organismo hacia estados improbables de adaptación puesto que los sistemas de desarrollo están constreñidos por patrones morfogenéticos que limitan el conjunto de variantes posibles. Las formas genéricas básicas posibles son mucho más escasas que todos los posibles detalles a que pueden dar lugar, por eso aparecen pronto en la evolución y se han mantenido mas o menos estables.

Una evidencia experimental que apoya su hipótesis la proporcionan las denominadas “fenocopias”, es decir, mutaciones fenotípicas equivalentes a las producidas genéticamente. Si el papel de los genes es secundario, limitándose a elegir entre posibles caminos, es posible producir nuevos fenotipos perturbando el desarrollo normal de manera que el papel estabilizador de los genes no pueda actuar. Esto puede hacerse introduciendo perturbaciones extremas en variables como la temperatura, el *ph*, etc., lo que de hecho produce formas alteradas del fenotipo, algunas equiparables a mutantes genéticos, pero también otras sin equivalente genético conocido.

¿De qué manera se refleja esta dinámica genérica en la evolución?, ¿qué tipo de dinámica evolutiva podemos esperar? En palabras de Goodwin:

Si los ciclos de vida estables son en gran medida estados genéricos de la dinámica ontogenética, entonces la mayoría de las cuestiones biológicas sobre la relación entre diferentes taxones, que es lo que la evolución darwiniana intentaba responder, recibirá explicaciones en términos generativos que son independientes de la historia. La biología se habrá convertido en una ciencia exacta (Goodwin 1998, p.98).

El estructuralismo, heredero de la taxonomía racional, postula que la naturaleza jerárquica de la taxonomía se deriva de la dinámica intrínseca de la morfogénesis. Esta taxonomía, al estar derivada de propiedades genéricas inalterables, podría compararse a la que nos ofrece la tabla periódica de los elementos. La evolución, desde este punto de vista, está constreñida rígidamente dentro de un orden predefinido.

III. Problemas para relojeros

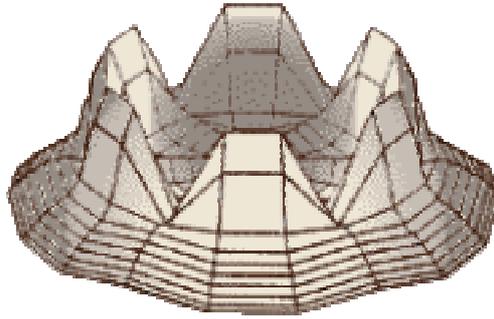


Fig. 2. El modelo de la *Acetabularia*. Goodwin, Trainor y Brière elaboraron una serie de ecuaciones que describen el campo morfogenético responsable del crecimiento y desarrollo de la acetabularia (un alga marina unicelular). Mediante este modelo pueden explicar los cambios de forma que sufre una acetabularia durante su desarrollo en función de los cambios de concentración de calcio citoplasmático, dando cuenta de cómo controla la célula estos cambios, cómo queda afectado el estado del citoplasma por las fuerzas que actúan sobre él y cómo afecta el calcio a las propiedades mecánicas del citoplasma a través de su influencia en el citoesqueleto. La pregunta que guía la investigación es ¿son los verticilos, anillos de pequeños elementos foliaceos que crecen y se ramifican, representados en la figura, producto de las propiedades genéricas del campo? Goodwin piensa que “ (...) la facilidad con que surgió el patrón verticilado en nuestro modelo sugiere la existencia de una amplia región correspondiente a esta estructura en el espacio de parámetros que representa la morfogénesis de las algas unicelulares, lo cual implica que este patrón es altamente probable. No hace falta un control genético muy preciso para instalarse en la región donde se producen los verticilos. Para un sistema con la organización básica de la *Acetabularia*, común a todas las dasycladales, los verticilos parecen ser formas genéricas: estructuras que son típicas de este proceso morfológico, igual que las elipses lo son del movimiento planetario dentro de los campos gravitatorios” (Goodwin 1994, p. 130).

3.3 El orden matemático: Kauffman y las redes booleanas

Como avanzábamos en el primer capítulo Kauffman (1989, 1993) propone un tratamiento formal de los fenómenos autoorganizativos en el desarrollo y la evolución cualitativamente diferente al de Goodwin. Decíamos que esta perspectiva, enraizada en la cibernética y la teoría de sistemas, se centra en el estudio de la organización, independientemente del soporte material sobre la que esta aparece. Siguiendo esta línea, Kauffman (1993) desarrolla todo un nuevo contexto formal que permite formular cuestiones bien definidas acerca de las constricciones que la autoorganización impone en la evolución de sistemas complejos. La idea general es que gran parte del orden que vemos en los organismos es un reflejo del orden espontáneo de los sistemas complejos. Estudia una enorme cantidad de temas, como el origen de la vida, redes neuronales y genéticas, metabolismo, teoría evolutiva, biología del desarrollo, inmunología y muchos otros, buscando en todos ellos fuentes de “orden genérico”. Kauffman piensa que estas

propiedades genéricas son propiedades estadísticas que aparecen en diferentes sistemas, independiente de su realización material.

La estrategia general que sigue Kauffman podemos ilustrarla en su tratamiento de la regulación genética. Kaufman considera el genoma como un sistema en el que un gran número de genes y sus productos están conectados en una red reguladora de su actividad. La cuestión que se plantea es cómo pueden mantenerse este tipo de redes complejas a pesar de la mutación genética y la recombinación, es decir, cómo una red óptima o quasi-óptima sometida a presión mutacional consigue mantenerse. Hay que tener en cuenta que cuanto más complejo es el sistema regulatorio más inestable es, al menos en principio, y que, por lo tanto, para contrarrestar el ruido mutacional, se requeriría una presión selectiva muy alta. ¿Es capaz la selección natural por sí sola capaz de mantener este orden? ¿Qué propiedades de conectividad ha de tener la red regulatoria del genoma para poder evolucionar por selección natural? El modelo de redes booleanas de Kauffman es una herramienta para responder a preguntas como estas.

El modelo de redes genéticas está diseñado como una red booleana. En el modelo, cada elemento de un conjunto de N elementos (genes) tiene dos estados posibles, encendido y apagado (activo e inactivo), y recibe K entradas (interacciones con otros genes) de otros elementos. Estas reglas son asignadas aleatoriamente a cada elemento. En este modelo cada gen regula otros genes, directa o indirectamente. Las variables con que podemos experimentar son por lo tanto, el número de elementos y su grado de conectividad. Los resultados muestran que el sistema exhibe una transición de fase en $K=2$. A pesar del enorme rango de comportamientos posibles que puede exhibir un sistema de este tipo (2^N exactamente) las redes se estabilizan en un pequeño conjunto de estados⁵⁴ (\sqrt{N}). Además, estos patrones o ciclos de estado son altamente estables frente a perturbaciones, es decir, constituyen atractores dinámicos estables para el sistema⁵⁵.

Los resultados del estudio de la dinámica del modelo son aplicables a cualquier tipo de sistema que tenga la misma “estructura formal”, es decir, un número elevado de unidades mutuamente conectadas. A pesar de su alto grado de abstracción ofrecen sin embargo resultados claramente definidos. Kauffman por ejemplo interpreta estos resultados para explicar, por ejemplo, por qué las células en el desarrollo sólo pueden transformarse en uno o dos tipos distintos. En cuanto a la evolución, en su estudio de los paisajes adaptativos, le sirven para explicar cómo aunque la presión selectiva para ciertas características sea muy alta, siempre encontraremos este tipo de propiedades

⁵⁴ Para valores superiores de K la red empieza a presentar una dinámica caótica, es decir, con muchos atractores y con ciclos de estado indefinidamente largos

⁵⁵ Cuando Kauffman presentó su modelo permitía una interpretación muy interesante puesto que para $N=100000$, que era aproximadamente el número estimado de genes en los humanos, y $K=2$, el número de

III. Problemas para relojeros

genéricas. Si la selección natural no puede alejar a los sistemas evolutivos de las propiedades genéricas que poseen, estas propiedades aparecerán en gran cantidad de organismos, no a causa de la selección natural, sino a pesar de ella. Ofrecemos a continuación un ejemplo de cómo desarrolla su argumentación.

El concepto de paisaje adaptativo (*adaptive landscape*) fue propuesto por primera vez por Wright (1932). Kauffman generaliza el modelo de Wright a sistemas de dimensión más alta. Por ejemplo: consideremos el conjunto de todos los péptidos de longitud 10. Este conjunto constaría de 20^{10} elementos (el número de aminoácidos elevado a la longitud del péptido). Si definimos a los vecinos 1-mutantes de un péptido como todos aquellos péptidos que se obtienen cambiando un único aminoácido del original, cada péptido tendrá entonces $19N = 190$ vecinos. Kauffman define el *espacio de secuencias* como el conjunto de los 20^{10} péptidos ordenados en un espacio de dimensión 10, en el que cada péptido es un punto y está conectado por una línea con sus 190 vecinos 1-mutantes. Ahora necesitamos asignar una *fitness* a cada punto, en este caso la basaremos en la capacidad de cada péptido para realizar alguna función, por ejemplo, la afinidad con la que se une a cierto receptor. De este modo, tenemos un *paisaje adaptativo* para nuestro espacio de secuencias.

Supongamos que el proceso adaptativo comienza en un péptido arbitrario y que cada generación se producen uno o más mutantes (en el caso más sencillo serán mutantes con un solo aminoácido cambiado). Si este vecino 1 mutante tiene mayor *fitness* es seleccionado, el proceso adaptativo avanza un paso, en caso contrario permanece en el péptido inicial y prueba con otro mutante. Este es el concepto de *paseo adaptativo* (*adaptive walk*). El carácter de un paseo adaptativo dependerá de la disposición de los valores de *fitness* en el paisaje. Esta puede ser muy suave (*smooth*) con los valores de *fitness* de los vecinos muy parecidos entre si, o totalmente no correlacionado. El tipo de paisajes interesantes son los rugosos o accidentados (*rugged*), paisajes con muchos picos y valles, pero en los que todavía hay una correlación importante en los valores de *fitness* de los vecinos mutantes. Kauffman se propone estudiar la relación existente entre las entidades bajo selección y la rugosidad del paisaje adaptativo sobre el que evolucionan.

Consideremos un organismo con N rasgos, cada uno de los cuales estará presente o ausente (1,0). Tenemos entonces 2^N posibles combinaciones de rasgos. En general, la contribución de *fitness* de cada rasgo al organismo dependerá de la presencia o ausencia de otros de los N rasgos⁵⁶. Este tipo de dependencias se denominan *interacciones*

ciclos de estado es 300, que es aproximadamente el número de tipos celulares en nuestro organismo. Sin embargo, el número de genes estimado en la actualidad se ha reducido enormemente, hasta unos 30000.

⁵⁶ Por ejemplo, una mayor longitud de las patas de una liebre no le serviría de nada si no viene acompañada de una mayor potencia muscular.

epistáticas. Kauffman estudia el efecto que causa la variación de la cantidad de interacciones entre los rasgos en la rugosidad del paisaje del organismo con sus modelos NK. Así pues, considera que la contribución de *fitness* por parte de cada rasgo dependerá de sí mismo y de los K otros rasgos con que esté relacionado (esta relación será simétrica). Tenemos entonces que especificar la contribución de *fitness* de cada rasgo *i* para cada una de las 2^{K+1} posibles combinaciones. Como no sabemos cual podrá ser la contribución a la *fitness* real en cada una de las posibilidades les asignaremos valores aleatorios entre 0 y 1. La *fitness* de un organismo es la media aritmética de los valores de cada rasgo.

Dados N, K y la distribución de K entre los N, se trata de ver el tipo de paisajes adaptativos resultantes. El espacio a estudiar será un hipercubo booleano de N dimensiones, en el que cada punto es un vecino 1-mutante de N otros puntos (los vecinos solo se diferencian por el cambio de una característica de presente a ausente o viceversa). Cada punto tendrá una *fitness*, por lo que tenemos un paisaje adaptativo bien definido sobre el hipercubo.

K es un parámetro crítico del sistema, es decir, el sistema presenta cambios cualitativos ante la variación continua de el mismo.

i) Para $K=0$ la contribución de *fitness* de cada rasgo es independiente de los demás, por lo que cada rasgo hará una mayor contribución en el mejor de sus dos estados posibles, de manera que existe un único óptimo en el paisaje, en el que cada rasgo está en su mayor valor. Cualquier otra combinación tiene menor *fitness*. El paseo adaptativo será un camino que va conectando variantes cada vez más óptimas hasta llegar al óptimo global. En este caso los vecinos mutantes tendrán *fitness* muy parecidas, ya que el cambio en un valor no afecta a los demás⁵⁷. Así pues el paisaje $K=0$ es un *paisaje altamente correlacionado*.

ii) Para $K=N$, es decir, suponiendo que la contribución de *fitness* de cada rasgo depende de todos los otros nos encontramos con la situación opuesta. En este caso, el cambio en un rasgo afectará a todos los otros, es decir, el cambio de un rasgo nos lleva a un vecino 1-mutante con un valor de *fitness* que será una suma de N valores aleatorios. En esta situación el cambio gradual mediante pequeñas mutaciones se hace virtualmente imposible.

iii) Para $K=2$ nos encontramos con una situación óptima para el cambio evolutivo ya que este tipo de paisaje presenta una suficiente variedad de picos para permitir al sistema evolucionar en busca de los más altos y no quedarse anclado en un máximo

⁵⁷ Es un sistema descomponible, en la terminología de Simon.

III. Problemas para relojeros

local, pero a la vez estos no están distribuidos caóticamente, sino que se presentan en forma de una cordillera en la que la mayoría de los picos tienen una altitud considerable. El trabajo de Kauffman parece indicar que la selección natural no es la única fuente de orden en el mundo biológico. El genoma, si los modelos de Kauffman son fundamentalmente correctos, presentaría un alto grado de organización espontánea, una organización derivada de la dependencia interactiva entre las diferentes unidades que lo componen, de propiedades formalmente caracterizables de las relaciones entre sus elementos constituyentes. Si los sistemas biológicos son sistemas de este tipo tendríamos que ver qué tipo de interacción existe entre la selección y las propiedades autoorganizativas de los mismos. Como algunos investigadores han puesto de manifiesto, el trabajo de Kauffman proporciona una “hipótesis nula” (*null hypothesis*) para medir el efecto de la selección natural (Burian y Richardson 1996). Sus modelos ofrecen una reconstrucción teórica de cómo se comportan los sistemas en ausencia de selección. Las desviaciones con respecto a este patrón pueden ser usadas para detectar los efectos perturbadores de la selección y otros agentes del cambio evolutivo. Considerando los resultados obtenidos, se podría afirmar que la selección natural no hace todo el trabajo en la evolución, sino que selecciona entre entidades que previamente autoorganizadas en virtud de sus propiedades intrínsecas.

Es más, Kauffman (1989, 1993) sugiere que la autoorganización podría ser una propiedad esencial para que un sistema pueda evolucionar por selección natural. La selección actuaría sobre entidades que posean los paisajes adaptativos más adecuados para su funcionamiento eficaz. Es decir, la autoorganización es, desde este punto de vista, un prerequisite para la capacidad de evolucionar, que genera el tipo de estructuras que pueden “beneficiarse” de la selección natural. Propone una teoría evolutiva que une la idea darwiniana de selección natural con las propiedades autoorganizativas de las entidades sobre las que la selección actúa.

3.4 Pere Alberch y la lógica de los monstruos

Pere Alberch dedicó la mayor parte de su trabajo a mostrar cómo los sistemas de desarrollo podían servirnos para entender el cambio evolutivo (Alberch 1982, 1989 Alberch & Gale 1983, Moya & Peretó 1998). Además de un importante trabajo empírico, desarrolló toda una serie de ideas sobre la naturaleza del desarrollo y la configuración del espacio morfológico para explicar cómo estas propiedades pueden establecer ciertas rutas evolutivas, independientemente hasta cierto punto de la selección natural.

La pregunta que guía su investigación es clara y profunda. Dada por supuesta la gran variabilidad potencial que posee el genoma ¿por qué observamos únicamente cierto tipo de formas en la naturaleza y no otras? (Alberch 1989). La enorme diversidad de las formas orgánicas sólo cubre una pequeña parte de la inmensidad del espacio fenotípico⁵⁸ (ver fig. 3). La concepción heredada asume que la selección natural —que actúa como el principal agente ordenador de una variabilidad fundamentalmente gradual o continua— es la principal responsable de la existencia de “huecos” en el morfoespacio, que se interpretan como resultado de la eliminación de las formas intermedias menos eficaces. La selección natural—trabajando sobre un sustrato de ruido mutacional—es, desde este punto de vista, la que dota a la evolución de orden y cierta direccionalidad (adaptación local). Como las presiones selectivas dependen de factores físicos y bióticos del entorno en el que se encuentra el organismo la dinámica del cambio evolutivo depende en último término, afirman, de factores externos al organismo.

Sin embargo, como señalábamos anteriormente, para que este tipo de argumentación sea realmente eficaz, esa variación, material crudo sobre el que actúa la selección, ha de ser “isotrópica” es decir, debe presentarse en grandes cantidades, ser pequeña en tamaño y no estar dirigida hacia la adaptación (Gould 1989, 2002). Sólo si la variación cumple estas características la selección natural puede convertirse en la principal rectora del cambio evolutivo. Sin embargo, la variación presente en las poblaciones no cumple estas características, ya que se encuentra constreñida o limitada por las propiedades generativas de los sistemas de desarrollo. Muchas de las regularidades y tendencias que se observan en la filogenia, sostiene Alberch, no son productos de selección natural, sino un reflejo de un conjunto de constricciones o reglas internas generadoras de patrones (Alberch 1982). Estas reglas internas —producto de interacciones físico-químicas a nivel genético y epigenético—definen el rango de la variación posible y establecen límites sobre el proceso de adaptación .

Pere Alberch (1982, 1989) nos propone una forma alternativa y lógicamente consistente de estudiar la evolución morfológica. Un método centrado en la elucidación de las propiedades generativas de los organismos más que en las propiedades selectivas del entorno. Estudia las reglas internas que controlan la aparición de la variación morfológica, los mecanismos que sustentan estas reglas y las consecuencias evolutivas de este orden interno. Este enfoque no es incompatible con un enfoque externalista, simplemente se centra en diferentes temas, plantea diferentes cuestiones y propone un programa de investigación cualitativamente diferente.

⁵⁸ El espacio fenotípico (Alberch 1989), morfoespacio (Gould 1991), o espacio de diseño (Dennet 1999) es el espacio que representa las formas físicas de todos los organismos posibles.

III.

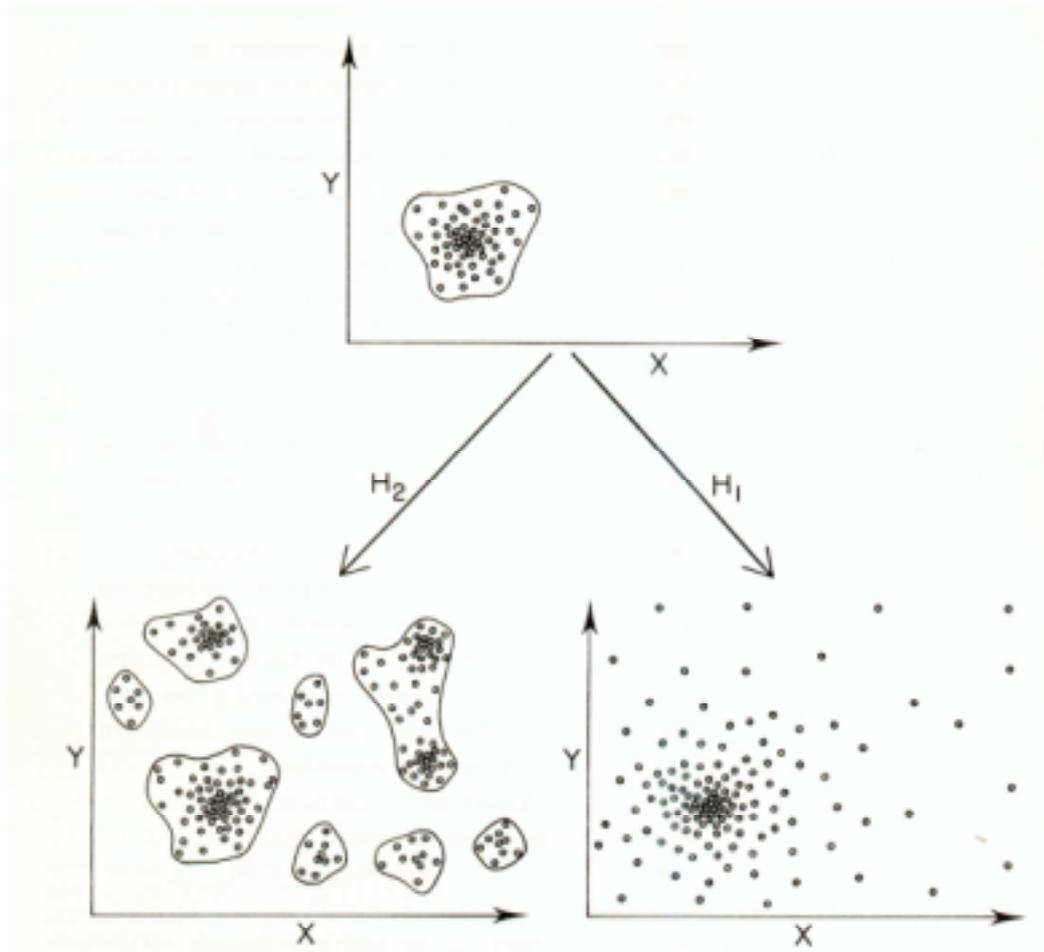


Fig. 3 –. Dos hipótesis sobre los efectos de eliminar la acción de la selección natural de una población. Frente a la interpretación adaptacionista (H1) en la que la selección natural es la principal responsable de la forma orgánica, Alberch sostiene que en ausencia de selección natural los organismos tenderían a estar agrupados en virtud de las propiedades dinámicas internas de los sistemas de desarrollo (H2). Desde su punto de vista, en la evolución “natural selection may decide the winner of a given game, but development non-randomly defines the players” (Alberch 1980, p. 665). (Tomada de Alberch 1982, p. 318)

3.4.1 La lógica de los monstruos

A lo largo de su trabajo Pere Alberch mostró una especial fascinación por los monstruos y las teratologías (Alberch 1989, 1998). A la hora de explorar el papel de los factores internos en la evolución se enfrentó al problema de diferenciar el orden generado internamente por las reglas de construcción del desarrollo del producido por la selección natural. Por ello, una de las propuestas de Alberch (1989) invita al estudio de teratologías no funcionales, claramente no adaptativas. Estas desviaciones del desarrollo normal resultan en formas que son a menudo letales, y menos adaptadas que las de sus predecesores. Por lo tanto, según la lógica adaptacionista, la selección natural debería impedir su aparición, o mejor, contribuir a su desaparición. Sin embargo, a pesar de una

selección en contra tan fuerte, las teratologías siguen siendo generadas de forma recurrente, por lo que, concluye, este orden tiene que ser un reflejo de las propiedades internas del desarrollo.

From an externalist perspective, teratologies as non-functional entities are evolutionary dead ends and, as such unworthy of study. I emphasize that I introduce teratologies only as model systems to study the patterning generated by developmental properties (Alberch 1989, p.28)

Las teratologías no sólo son generadas de una manera organizada y discreta, sino que también exhiben reglas transformacionales generales. Estas propiedades, sostiene, no son exclusivas de la teratología, son propiedades generales de todos los sistemas de desarrollo, aunque se manifiestan más claramente en sistemas patológicos. De hecho, como veremos más adelante, mostró que la perturbación de las rutas de desarrollo mediante mutación genética o manipulación experimental puede tan sólo producir un conjunto limitado de transformaciones (Alberch & Gale 1983).

Este interés en la teratología contrasta con la mala reputación de los monstruos en la literatura darwiniana. Desde una perspectiva adaptacionista, los monstruos son entidades no funcionales, callejones sin salida de la evolución, sin relevancia para entender su dinámica. Alberch, sin embargo, presenta las teratologías como modelo de estudio de los patrones generados por las propiedades del desarrollo. No piensa que las teratologías son variaciones con potencial evolutivo, de hecho, asume que son letales en la mayoría de los casos, sin embargo, pueden servir para comprender las “reglas de construcción” del desarrollo.

La existencia de un orden intrínseco en la generación de monstruosidades fue discutida en los trabajos pioneros de la moderna teratología, por Etienne Geoffroy Saint Hilaire, y su hijo, Isidore, en el s. XIX. Observaron que las formas teratológicas no sólo eran recurrentes y discretas sino que además podían ser clasificadas de forma jerárquica, de manera análoga al sistema de Linneo. Cada monstruosidad podía ser asignada a una clase, esta clase a un orden, una familia, etc. Esta clasificación no reflejaba relaciones de parentesco, era más análoga a la tabla periódica de los elementos o a una clasificación de tipos de cristales. Los análisis de las formas teratológicas reveló que no se generaban todas las teratologías posibles. Por ejemplo, los monstruos de dos cabezas (bifurcación de la región anterior del eje primario del cuerpo) son relativamente comunes en todos los grupos de vertebrados desde los peces a los humanos, sin embargo las morfologías con tres cabezas son muy raras.

La recurrencia de teratologías similares en especies diferentes sugiere que la estructura de las interacciones de desarrollo responsables de la generación de una estructura particular ha permanecido invariante a través de la evolución. Las diferencias

III. Problemas para relojeros

entre especies indican, por otra parte, que hay un componente genético (dependiente del linaje) que determina que, en un particular estado, ciertas transformaciones son más probables que otras (Oster & Alberch, 1982). No hay una justificación adaptativa para explicar el hecho de que una morfología de dos cabezas aparezca mucho más frecuentemente que una de tres cabezas. Ambas son no-adaptativas, normalmente letales, por lo que la selección no puede estar favoreciendo a ninguna. De manera similar, señala, es muy probable que los mutantes cíclopes que aparecen entre los vertebrados tengan la misma identidad genética, en el sentido de que dependan de cambios en la misma región de ADN. Ha sido claramente demostrado que diferentes mutaciones pueden producir el mismo resultado morfológico. Varias mutaciones homeóticas en *Drosophila* pueden causar la misma transformación morfológica. Las teratologías, por lo tanto, son causadas muy a menudo por mutaciones genéticas, pero la explicación de los patrones morfológicos resultantes ha de buscarse a nivel de desarrollo.

El trabajo de Alberch no se limita a la teratología. Uno de los problemas a los que ha prestado especial atención, y que tomaremos como muestra de su metodología, es el análisis evolutivo de las extremidades de los vertebrados. Mientras que desde la perspectiva externalista se defiende que las extremidades comparten un plan estructural general porque derivan de un ancestro común, Alberch sostiene que las reglas de construcción de desarrollo determinan no sólo cómo construir una extremidad en la ontogenia sino también cómo ésta podrá ser modificada durante la filogenia (Alberch & Gale 1983, Shubin & Alberch 1986).

3.4.2 El modelo de las extremidades de los vertebrados

Sus ideas sobre la influencia del desarrollo en la evolución se ven reflejadas en un modelo sobre la formación de las extremidades de los anfibios modernos, que desarrolló junto a otros colaboradores (Shubin & Alberch 1986, Oster et al. 1988, Alberch 1989). Para su realización usaron una metodología ecléctica, en la que combinaban conceptos matemáticos, estudios evolutivos sobre anatomía comparada y aproximaciones genéticas.

A pesar de la enorme diversidad de extremidades de vertebrados que podemos encontrar, todas comparten un *mismo patrón estructural* en su esqueleto, tienen un “plan corporal” que permanece constante. Las extremidades de los vertebrados se componen de tres segmentos consecutivos claramente diferenciados: 1) *Stylopodium*: segmento proximal compuesto siempre por un único hueso (denominado húmero en las extremidades anteriores y fémur en las posteriores). 2) *Zeugopodium*: segmento intermedio formado por dos huesos (radio-ulna; tibia, fíbula). 3) *Autopodium*: segmento

más distal, compuesto por un conjunto de huesos que conforman los carpales y tarsales, seguidos de los dedos.

Este patrón morfológico ha sido conservado durante millones de años a pesar de estar expuesto a presiones selectivas divergentes. ¿Por qué? La explicación darwinista es que los tetrápodos comparten un patrón similar porque derivan de un ancestro común, un patrón que la selección natural no ha alterado porque, simplemente, no ha sido necesario. Alberch y sus colaboradores han tratado de proporcionar una explicación alternativa que explique de forma más satisfactoria la gran estabilidad y recurrencia de esta forma de organización de las extremidades. Su hipótesis básica es que existen unas “reglas de construcción” que determinan

not only how a limb is built during ontogeny but also *how it can be modified* through phylogeny. It is the nature of these developmental properties which is responsible for the observed invariances in the evolutionary diversification of tetrapod appendages (Alberch 1989, p.37).

Probar una hipótesis de este tipo requiere un enfoque *multidisciplinar*, en el que Alberch y sus colaboradores usan modelos matemáticos (Oster et al. 1985 y 1988), análisis comparativo (Alberch & Gale 1985, Shubin & Alberch 1986) y manipulación experimental del desarrollo (Alberch & Gale 1983).

Shubin y Alberch (1986) constataron que el patrón del esqueleto de una extremidad resulta de una condensación cartilaginosa, continua inicialmente, que crece anteriormente y que secuencialmente se va ramificando en segmentos que dan lugar a elementos discretos. Un elemento único (fémur/húmero) empieza a crecer distalmente para después ramificarse en dos elementos (tibia/fibula, radio/ulna). El desarrollo de la muñeca/tobillo (carpus/tarsus) y los dedos se produce por un patrón más complejo de ramificaciones.

El análisis de los resultados obtenidos les llevan a proponer que todas las extremidades se construyen como variaciones en la iteración de tres tipos básicos de condensación cartilaginosa durante el desarrollo, *tres reglas fundamentales* de interacción (Shubin & Alberch 1986):

i) Un elemento puede aparecer *de novo*, es decir, sin que su condensación esté conectada con ningún otro elemento. Esto suele suceder bien al principio del proceso (fémur/húmero) o bien como causa de cambio de drástico en el desarrollo.

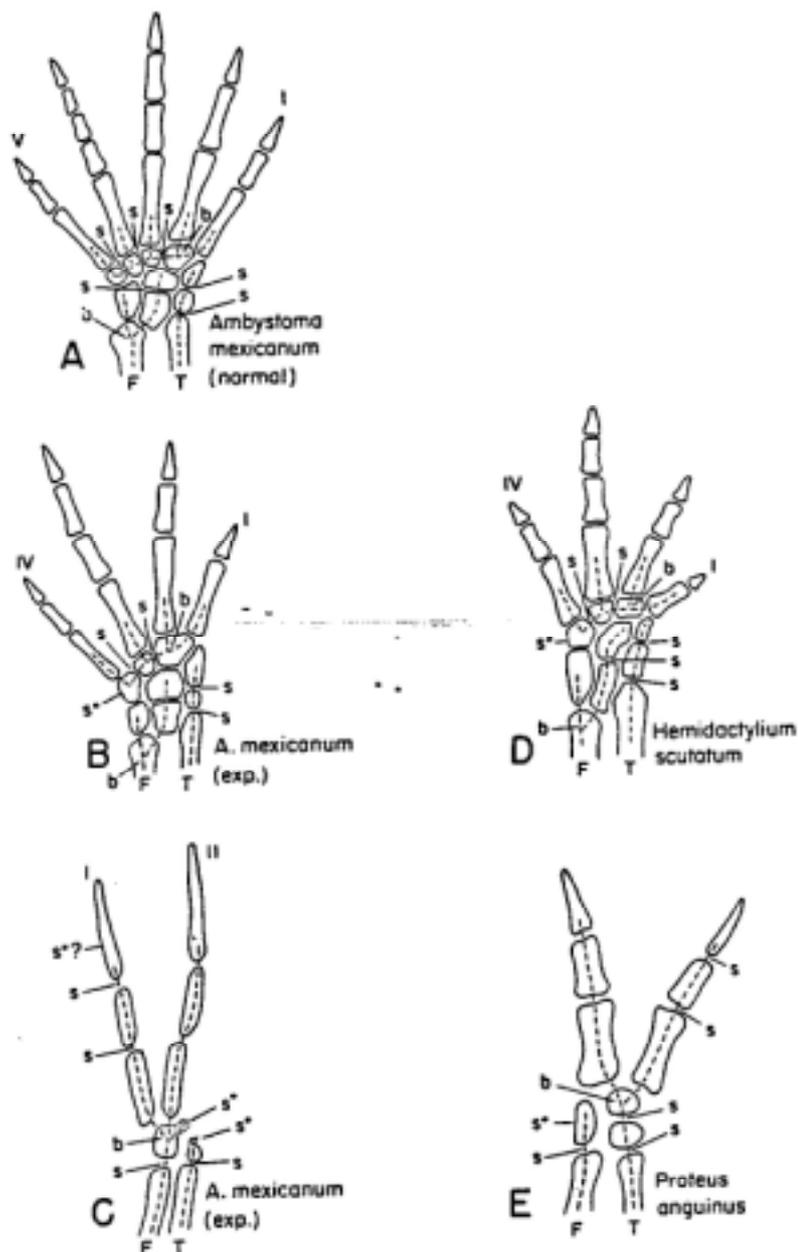


Fig. 4. La ilustración A muestra la morfología normal de una mano de la salamandra *Ambystoma mexicanum*. El tratamiento de la misma con colquicina produce la formación de extremidades teratológicas con sólo cuatro (B) o dos (C) dedos. Estas formas teratológicas se corresponden con las morfologías normales que se observan en especies derivadas de urodelos, como la salamandra de cuatro dedos *Hemidactylum scutatum* (D) y la de dos dedos *Proteus anguinus* (Alberch 1989, p. 40).

ii) Ramificación: un elemento puede ramificarse en dos, es decir, en forma de Y. La ramificación del húmero para dar lugar al radio y la ulna, es un ejemplo de un evento de ramificación.

iii) Segmentación: un elemento sólo puede dar lugar a una única condensación distal. Este fenómeno se denomina segmentación. Puede suceder que esta condensación dé

lugar a un nuevo segmento o que forme una “varilla” continua de pre-cartílago que subsecuentemente se rompe en dos (o más) elementos separados.

Estas reglas parecen ser consecuencia de propiedades físico-químicas fundamentales relacionadas con el proceso de formación de cartílago. Las observaciones realizadas son congruentes con un *modelo matemático* de especificación de patrones en el cual los patrones locales emergen como un resultado de interacciones morfogenéticas (Oster et al. 1988). La presencia de estos tres patrones generales de conectividad emerge como un propiedad general de una amplia clase de *modelos matemáticos* de formación de patrones, en los que se incluyen las ecuaciones de reacción-difusión de Turing (1952)⁵⁹. Estos resultados se enmarcan dentro de la idea general de Alberch del desarrollo como un proceso dinámico autoorganizativo, gobernado por ciertas “reglas” o patrones dinámicos específicos de cada sistema.

Ahora bien, ¿cómo se produce la diversidad que observamos, cuál es el origen de la variación en un sistema constreñido por esas “reglas”? . Alberch sostiene que :

morphological diversity is generated by perturbaciones in parameter values (such as rates of difusión, mitotic rate, cell adhesion, etc.) while the structure of the interactions among the components remains constant (1989 p. 27).

Para probar cómo influye la perturbación de ciertos de estos parámetros en la generación de nuevas formas, Alberch y Gale realizaron experimentos consistentes en la alteración del desarrollo normal de las extremidades de ciertas especies de urodolos con colquicina⁶⁰, provocando la generación de varias morfologías anormales (Alberch & Gale 1983). Constataron que los cambios en la formación de patrones ocurren cuando el tamaño y número de células de la extremidad del embrión se reducen por debajo de un valor crítico (este hecho es también consistente con los modelos matemáticos presentados en Oster et al. 1988).

Pero el resultado fundamental de estos experimentos es que las malformaciones inducidas por la colquicina no son caóticas, al contrario, exhiben un alto grado de orden, es más, de hecho, producen formas de extremidades existentes en especies de urodolos emparentadas a la del modelo. En la figura 3 se aprecia claramente cómo las extremidades obtenidas experimentalmente, con sólo cuatro y dos dedos, se

⁵⁹ El concepto de bifurcación es esencial en este tipo de modelos. La mayoría de los sistemas de ecuaciones diferenciales que describen un sistema dinámico presentan las propiedades de “estabilidad” y “bifurcación”. La estabilidad implica que pequeñas perturbaciones en cualquiera de los parámetros de la ecuación generan un patrón cualitativamente similar. Sin embargo, si los valores se llevan más allá de un cierto valor crítico, el sistema generará un patrón cualitativamente distinto. Este punto crítico se denomina “bifurcación”.

⁶⁰ La colquicina es un alcaloide del cólquico (*Colchicum autumnale*), que destruye la organización de los microtúbulos, impidiendo la formación del huso acromático durante la mitosis celular.

III. Problemas para relojeros

corresponden a las de las especies *Hemidactylium scutatum* (D) y *Proteus anguinus* (E)⁶¹ que tienen, respectivamente, esta misma característica en su estado natural. La perturbación de uno o más parámetros de desarrollo subyacentes puede, por lo tanto, generar formas funcionales.

Aunque no todas las malformaciones inducidas producen formas observadas en la naturaleza, estas teratologías “no-naturales” están también limitadas por las propiedades morfogenéticas del sistema, es decir, son producto de la interacción de las tres reglas morfogenéticas postuladas. Shubin y Alberch (1986) sostienen que durante toda la historia evolutiva de los vertebrados estas reglas morfogenéticas básicas no han variado, lo que varían son ciertos parámetros de interacción. Variaciones cuantitativas en esos parámetros pueden lugar a cambios cuantitativos, como alteraciones en la secuencia de ramificaciones y segmentaciones.

Por ejemplo, las salamandras parecen desarrollar sus extremidades de forma muy diferente a la de otros tetrápodos, ya que la secuencia de formación de dígitos parece estar invertida (Shubin & Alberch 1986, Alberch & Gale 1983). La reducción de dedos es un fenómeno que ha ocurrido varias veces de manera independiente en la evolución de los anfibios. Mientras que las ranas suelen perder el dedo pre-axial (“pulgar”) las salamandras, por su parte, pierden el post-axial (“meñique”). El resultado interesante que obtienen Alberch y sus colaboradores de este análisis comparativo es que existe un paralelismo entre los patrones generados experimentalmente y las tendencias evolutivas hacia la reducción de dedos que se observan en ranas y salamandras (Alberch & Gale 1985). Estos resultados coinciden con los obtenidos en laboratorio al tratar a las extremidades embrionarias de ranas y salamandras con colquicina. Este paralelismo entre las tendencias evolutivas y los resultados experimentales sugiere que las diferencias de desarrollo que han evolucionado en estos grupos determinan las variaciones evolutivas que pueden aparecer y establecerse en la población. Ranas y salamandras tienen diferentes *potenciales evolutivos*.

Los resultados de este enfoque multidisciplinar confirman la hipótesis básica de Alberch, es decir, la existencia unas “reglas de construcción” que permanecen constantes a través grandes periodos evolutivos. Este hecho está apoyado por la evidencia de la existencia de reglas de desarrollo en la organización y evolución de las extremidades de los vertebrados y por la existencia de un orden en la formación de las teratologías. El análisis comparativo y la manipulación experimental muestran que estas reglas determinan cómo puede ser modificada una extremidad en la evolución. El desarrollo se revela, desde esta interpretación, como un sistema dinámico gobernado por ciertas reglas o constricciones que permanecen estables, aunque permiten un cierto

⁶¹ Orden al que pertenecen las salamandras, tritones, etc.

rango de variación mediante la alteración de ciertos parámetros, algunos genéticos otros no, reglas que surgen de la interacción de diferentes “recursos” en diferentes niveles, y que dirigen o canalizan la posible evolución del sistema.

El estudio de la evolución de las extremidades de los vertebrados de Alberch muestra claramente de qué manera la dinámica autoorganizativa del desarrollo puede canalizar las rutas evolutivas posibles de una especie. Desde este punto de vista, estas constricciones de desarrollo o reglas internas no han de considerarse únicamente como limitaciones a la variabilidad, sino que pueden proporcionar nuevas oportunidades para la evolución ya que abren nuevas posibilidades adaptativas⁶².

Los modernos internalistas continúan en su empeño de encontrar “leyes de la forma” principios organizativos comunes a toda la vida. Hemos visto cómo mientras que Kauffman busca esas leyes en propiedades estadísticas de sistemas formales, Goodwin se centra en el estudio de sistemas dinámicos materiales. Aunque ambos autores aportan conceptos y herramientas explicativas de gran relevancia para el estudio tanto del desarrollo como de la evolución, como los campos morfogénicos de el segundo y las redes booleanas y los paisajes adaptativos del segundo, es Pere Alberch el que, pensamos, realiza un tipo de estudio capaz realmente de integrar esas dos visiones de la vida y la evolución que venimos presentando. Su metodología multidisciplinar, que combina el uso de modelos matemáticos de sistemas complejos, los estudios comparativos y la experimentación es especialmente importante para promover la inclusión de estudios centrados en la dinámica interactiva de procesos de generación de forma dentro del marco teórico de la biología evolutiva, lo que le convierte en un claro precursor de la evo-devo.

Pero antes de centrarnos en la biología evolutiva del desarrollo nos detendremos a comparar estas corrientes críticas a la Síntesis Moderna que hemos denominado interaccionismo e internalismo.

4. Comparando interaccionismo e internalismo

Decíamos que las propuestas interaccionistas, sobre todo las provenientes de la DST, promueven una forma de pensar en el desarrollo en la que no puede realizarse una distinción en términos de prioridad causal entre los diferentes recursos de desarrollo y

⁶² “Development can canalize the evolution of the system along certain pathways. Coupling among different parts of the organisms can result in a single developmental change having a variety of seemingly unrelated transformations. These internal correlations and constraints might impose directional change and they can be a mechanism for the origin of new morphologies and for drastic structural rearrangements that open up a new adaptive realm for the organism. (Alberch 1982, pp. 329-330)”.

III. Problemas para relojeros

en la que el concepto de herencia se ve ampliado para incluir entidades no-genéticas. Las implicaciones evolutivas de esta propuesta son claras, ya que, al aplicar el concepto de herencia a cualquier recurso que está presente “fiablemente” en las generaciones sucesivas amplía aún más el rango de actuación de la selección natural. Aunque la DST arremete contra el reduccionismo genético parece aceptar la omnipotencia de la selección natural en el modelado orgánico. Es más aboga por la idea de un “darwinismo extendido”, es decir, extendido a todos los recursos de desarrollo. Los conceptos darwinianos tradicionales de selección, herencia o adaptación pueden integrarse fácilmente en su marco teórico (Griffiths & Gray 2000), puesto que, como afirman sus propios autores, Darwin desarrolló su teoría antes de que los mecanismos de la herencia fueran descubiertos. Los requerimientos básicos para que la selección natural pueda actuar, es decir, variación, diferencias de eficacia y herencia, no exigen una concepción determinada de herencia. Más que disminuir el poder de la selección natural, su punto de vista expande el rango de fenómenos que pueden ser explicados con argumentos histórico-adaptativos, ampliando el rango de eventos con potencial evolutivo, restringido clásicamente a los genes.

Uno de los ejemplos que citan para apoyar su argumentación es el siguiente. Algunas especies de áfidos, (pulgones) por ejemplo, pasan siempre la bacteria *Buchnera* de la madre a los huevos o al embrión en desarrollo. La bacteria permite a los áfidos alimentarse de plantas que de otra manera hubiesen sido incapaces de digerir. Los áfidos que son tratados con antibióticos para eliminar la bacteria dejan de crecer, son estériles y mueren prematuramente. Por lo tanto un linaje que hereda la bacteria posee una ventaja evidente sobre otro que no la tiene. En este caso ya se encuentran presentes todos los ingredientes para que la selección natural se ponga en marcha, es decir, variación (linajes con o sin bacteria), que produce una variación en su eficacia, y que es heredable. Aunque muchos biólogos reconocerían éste como un caso de evolución por selección natural como tal, los genes, como tales, no forman parte de la explicación.

La DST toma el desarrollo como paradigma de la autoconstrucción para combatir la prioridad causal genética, implícita en el neodarwinismo. Sin embargo, creemos que la DST presenta un problema conceptual, y es que por un lado, pretende “expandir” las fronteras del organismo, ampliando su rango de interacciones para incluir muchas partes del entorno dentro del proceso vital, mientras que al mismo tiempo pretende ampliar el ámbito de actuación de la selección natural, que según la lógica adaptacionista, moldea o adapta los organismos a su entorno. Esto lleva a una disolución de la frontera del organismo, haciendo que el proceso adaptativo pierda su sentido habitual. Es difícil defender a la vez la lógica adaptacionista si se mantiene un concepto de sistema de desarrollo tan amplio.

Los interaccionistas comparten con el adaptacionismo esta toma de partido por las explicaciones históricas frente a la búsqueda de leyes generales. Los internalistas, sin embargo, tratan de minimizar el papel de la selección natural como agente del cambio evolutivo y el de la explicación histórica como método adecuado para la comprensión de la evolución. Generalmente consideran que la selección está fuertemente constreñida o creen que su papel se limita al ajuste fino (*fine-tuning*) de los organismos, modificando valores de ciertos parámetros (Goodwin 1994). Kauffman, como vimos, tiene un espíritu más integrador y propone una colaboración entre los procesos autoorganizativos y los selectivos.

El hecho de considerar al organismo como un “ciclo de desarrollo” formado por la participación de diferentes recursos actuando en democracia causal tiene profundas analogías con conceptos como el de estructura disipativa o sistema autocatalítico. Esto ha llevado a ciertos autores, como Weber y Depew (2001), a pensar que la teoría de sistemas de desarrollo podría ser ampliada desde la teoría de sistemas dinámicos. Sin embargo, creemos que esta posible integración es problemática, ya que, como decíamos, los primeros parecen dejar de lado la tarea de buscar leyes generales en biología, mientras que los segundos hacen de la búsqueda de leyes no-históricas su tarea fundamental.

Por los motivos expuestos aquí abogaremos por una línea de investigación “internalista”, ya que cumple ciertos criterios que a nuestro parecer son fundamentales para una interpretación adecuada del desarrollo y evolución. En primer lugar pensamos que esta interpretación no ha de ser reduccionista, es decir, no debe centrarse en los genes, ni en otro tipo de recurso tomado aisladamente, como agente director del proceso. En segundo lugar, y esto es algo que comparten tanto interaccionistas como internalistas, creemos que la interacción dinámica compleja entre componentes de diferentes niveles es un principio organizador fundamental de los sistemas biológicos. Pero, en tercer lugar, creemos que este tipo de interacción no es completamente contingente, sino que se produce, en parte, en virtud de principios organizativos de diferente universalidad. El trabajo de Alberch, decíamos anteriormente, es a nuestro parecer un ejemplo de el tipo de investigación que se necesita para una comprensión adecuada de las relaciones entre la evolución y el desarrollo, un tipo de investigación capaz de integrar ambos principios de cambio para ofrecer una nueva visión de la evolución.

En la siguiente sección veremos cómo se están intentando reintegrar desarrollo y evolución desde la evo-devo. Los nuevos descubrimientos en biología molecular han hecho que la visión del desarrollo centrada en los genes vaya perdiendo fuerza. El desarrollo comienza a dejar de verse como un programa controlado por genes para pasar a interpretarse un sistema epigenético complejo pero extremadamente coordinado de

III. Problemas para relojeros

dinámicas reguladoras que operan simultáneamente a todos los niveles: en el de la activación de la transcripción, el de la traducción, y el de la comunicación intercelular; en el núcleo, en el citoplasma y, a decir verdad, en el organismo en su totalidad. Las nuevas preguntas que se plantean se centran en cómo se dirige el comportamiento celular para formar estructuras dinámicas que acaban generando los tejidos, los órganos y el propio individuo, y cómo este tipo de procesos influyen determinadamente en la dinámica evolutiva. La evo-devo es el resultado del resurgimiento del interés en muchos de los problemas de organización y morfogénesis característicos del internalismo, e incluso una resurrección de varios de los mismos protocolos experimentales.

5. Evo-devo: sintetizando evolución y desarrollo

Después de la exclusión del desarrollo en la Síntesis Moderna, y con un conocimiento mucho más preciso del funcionamiento del mismo, son muchas las voces que claman por una nueva síntesis entre evolución y desarrollo. La búsqueda de esta síntesis no es nueva, ya que en realidad está en las raíces de los primeros intentos de comprender la evolución, basados en las analogías entre ambos procesos (ver Tabla 1)

Recientemente ha surgido una disciplina con un manifiesto afán integrador; la *biología evolutiva del desarrollo o evo-devo* (Hall 1992, Gilbert et al. 1996, Raff 1997, Wagner et al. 2000, Robert 2001b, Robert 2002, Robert et al. 2001, Arthur 2000, 2002, Baguña & Garcia-Fernandez 2003, Gilbert 2003, Love 2003, Hall & Olson 2003, Müller & Newman 2003, Sarkar & Robert 2003). La evo-devo trata de entender cómo han evolucionado los sistemas de desarrollo para producir un proceso evolutivo capaz de generar la compleja diversidad formal y funcional de la vida. Mientras que la DST se ha centrado en el desarrollo para criticar el reduccionismo genético y propugnar una democracia causal tanto en el desarrollo como en la evolución, la evo-devo ha optado por una visión más sintética, en la que la biología del desarrollo y la teoría evolutiva se funden en una nueva disciplina. La DST resuelve la tensión externo-interno internalizando todos los recursos para la reconstrucción del organismo dentro del ciclo vital, ampliando el ámbito de la herencia, restringido clásicamente a los genes. La evo-devo parece optar por reinterpretar el papel de la causalidad genética, dinamizándola y dándole una cierta organización interna propia.

1. El desarrollo y la evolución son procesos de cambio orgánico en el tiempo, implican una transformación.
2. En ambos casos se parte de un estado de mínima diferenciación (un tipo celular o una especie original) a un estado más diferenciado (diversos tipos celulares, diversas especies). Aumento de diversidad (y complejidad?) durante el proceso.
3. En el desarrollo la transformación la sufre el individuo mientras que en la evolución lo que se transforma son las poblaciones.
4. La escala temporal en la que se produce el cambio es también diferente. Los procesos evolutivos requieren mucho más tiempo.
5. En el desarrollo la diversidad celular que se genera se integra funcionalmente en la totalidad que es el organismo adulto viable (funcionalidad interna). En la evolución se produce un acoplamiento funcional entre la especie y su entorno (funcionalidad externa).
6. En el desarrollo el cambio se produce por procesos fundamentalmente internos. Se parte de un conjunto de genes y otros recursos citoplasmáticos, y mediante procesos tanto genéticos como epigenéticos de regulación, formación de patrones, inducción, se construye la forma orgánica (causas próximas). El producto final puede ser o no viable. En la evolución, en su interpretación neo-darwiniana, o seleccionista, el cambio está causado en su mayor parte por procesos externos. Se generan diversos organismos –diversidad genética supuestamente generada al azar o sin relación con las demandas adaptativas, y en ese sentido “gratuita” o “trivial”—de los cuales sólo los que están mejor adaptados al medio sobreviven y dejan descendencia. La selección natural moldea las poblaciones eliminando individuos que no responden adaptativamente a las demandas del entorno (causas últimas).
7. La diversidad celular que se genera en el desarrollo no es contingente. Los organismos de una misma especie se reconstruyen generación tras generación usando los mismos mecanismos de desarrollo (predecible). La diversidad filogenética resultante de la evolución por selección natural, al depender de procesos externos, en su mayor parte contingentes, no es reproducible, es irreversible (ley de Dollo), en este sentido es un proceso histórico.

Tabla 1: Principales similitudes y diferencias entre desarrollo y evolución

A pesar de que, como vimos en el primer capítulo, en el siglo diecinueve y en la primera mitad del veinte había multitud de trabajos dedicados a las conexiones entre el desarrollo y la evolución, con el triunfo de la genética de poblaciones como paradigma evolutivo este tipo de estudios fue abandonándose, debido en parte a la simplicidad y eficacia de los modelos utilizados por los genetistas frente a los complejos modelos de los embriólogos de por aquel entonces (Robert 2001). Sin embargo las conexiones del desarrollo con la evolución han sido redescubiertas dentro del nuevo campo de la evo-devo. La evo-devo es ya una disciplina establecida en biología (Robert et al 2001). Entre sus presupuestos fundamentales se incluyen su interés en los procesos de desarrollo, o interacciones, entre genotipo y fenotipo, el origen de las innovaciones

III. Problemas para relojeros

evolutivas, los bauplanes o la evolución del desarrollo y la convicción de que analizar estos procesos, así como las causas de su evolución, supondrá un mejor entendimiento tanto del desarrollo como de la propia teoría evolutiva. Enfrentarse a este tipo de problemas requiere un enfoque multidisciplinar, en el que intervienen disciplinas como la biología del desarrollo, genética evolutiva, sistemática, anatomía comparada o la paleontología (Wagner et al. 2000)⁶³.

5.1 De la *Entwicklungsmechanik* a la evo-devo

La evolución del propio término “evolución” refleja la cambiante relación entre ambos principios de orden (evolución y desarrollo) en la historia de la biología. De hecho, el término “evolución” se usó originalmente para referirse al desarrollo, es decir, al despliegue (evolución, del latín *evolvere*, significa literalmente desplegar, desenrollar) de las características del organismo adulto preformadas en el germen vital (Gould 1977) y posteriormente, tras la pérdida de vigor del preformacionismo, los epigénetas lo usaron para denotar la secuencia de formas generadas en el desarrollo embrionario. De ahí, los morfológicos transcendentales defensores de teorías *recapitulacionistas*, como Oken, Tiedemann o Meckel, comenzaron a usar el término indistintamente para denotar las transformaciones embrionarias o las transmutaciones de las especies (Richards 1992).

La recapitulación, o paralelismo, fue de hecho, una de las teorías evolucionistas más en boga en el siglo XIX. Establecía que las diferentes fases del desarrollo orgánico eran un reflejo de las diferentes formas que adoptan las especies en la filogenia, por lo que la evolución y el desarrollo se consideraban parte de un mismo proceso, obedecían a una misma ley. John Hunter (1728-1793) y poco después Karl F. Kielmeyer (1795-1844), serían los primeros en proponer una teoría recapitulacionista de la filogenia.

The force by which the series of species have been brought forth is one and the same in its nature and laws by which the different developmental stages (in embryogenesis) are produced (Kielmeyer 1793, en Richards 1992, p. 19).

La llegada del darwinismo no supondría el final de las teorías recapitulacionistas. De hecho, Haeckel se embarcó en la difícil tarea de tratar de integrar los fundamentos del darwinismo con todo el trabajo embriológico preexistente. Su pensamiento resultó, en palabras de Russell (1919) “a medley of dogmatic materialism, idealistic morphology, and evolution theory” (p. 248). La teoría evolutiva de Haeckel estaba basada en gran parte en la de Darwin, sostenía que el sistema de clasificación de las especies constituía

⁶³ Incluir aquí una caracterización de la evo-devo (origenes, precursores, fechas relevantes, obras básicas)

en realidad un árbol genealógico, pero incluía además la “ley biogenética”, que establecía que la ontogenia consistía en realidad en un rápida recapitulación de la filogenia, en la que el individuo repetía en su desarrollo los cambios de forma más importantes que sus ancestros habían sufrido durante su evolución filogenética bajo las leyes de la herencia y la adaptación. Al igual que los morfólogos transcendentales, Haeckel consideraba la evolución y el desarrollo como parte de un mismo proceso, sin embargo, mientras que los trascendentalistas consideraban que la evolución era un reflejo de las propiedades intrínsecas de la organización biológica, de la transformación entre tipos ideales, Haeckel, al contrario, consideraba que el motor causal del desarrollo estaba en la historia filogenética. Para Haeckel la filogenia es la causa de la ontogenia y no al revés. El organismo es para Haeckel, ante todo, un ser histórico.

De este modo, el término “evolución” vino a sustituir finalmente al término darwiniano de “herencia con modificación”⁶⁴, convirtiéndose de esta manera en su significado más habitual. Los avatares sufridos por el término evolución reflejan también la situación de la biología del desarrollo en la biología. Mientras que a finales del siglo XIX las teorías del desarrollo cobraron una relevancia tal que llegaron a “eclipsar al darwinismo”⁶⁵, la Síntesis Moderna, como decíamos, la dejó fuera de su proyecto integrador (Hamburger 1980). Sin embargo, la biología del desarrollo siguió su propio camino (ver figura 5).

La investigación experimental originada por la *Entwicklungsmechanik* de Roux, His, y Wilson, llevaría finalmente al desarrollo de las modernas genética molecular y genética del desarrollo que están en la base de esta nueva síntesis que promueve la evo-devo, haciendo uso de un concepto de gen (ver capítulo 5) con propiedades completamente diferentes al concepto abstracto de gen traído de la genética de poblaciones que asumió la Síntesis Moderna. La biología del desarrollo, complementada con la genética molecular, ha dado lugar a una genética del desarrollo que ha penetrado en las complejidades materiales de la construcción molecular de la forma orgánica, dando lugar al replanteamiento de toda una serie de perspectivas de la concepción heredada. Por ejemplo, la genética del desarrollo ha permitido descubrir genes regulatorios, como el Pax 6, que controlan el desarrollo de los mismos órganos en especies muy alejadas evolutivamente (como el ratón y la mosca), rutas de desarrollo homólogas aunque con diferentes funciones en diferentes especies, y hasta en diferentes

⁶⁴ De hecho, Darwin sólo usa el término evolución solo una vez en la primera edición de *El Origen de las Especies*, debido quizás a sus resonancias preformacionistas.

⁶⁵ El “eclipse del darwinismo” es una frase usada originalmente por Julian Huxley para describir la situación previa a la conformación de la Síntesis Moderna. Aunque la evolución había sido generalmente aceptada, un creciente número de biólogos postulaban otro tipo de mecanismos para explicar cómo se había producido (Bowler 1982).

III. Problemas para relojeros

células del mismo organismo, y patrones cambiantes de expresión genética que permiten a las diferentes partes del cuerpo adoptar diferentes funciones y estructuras.

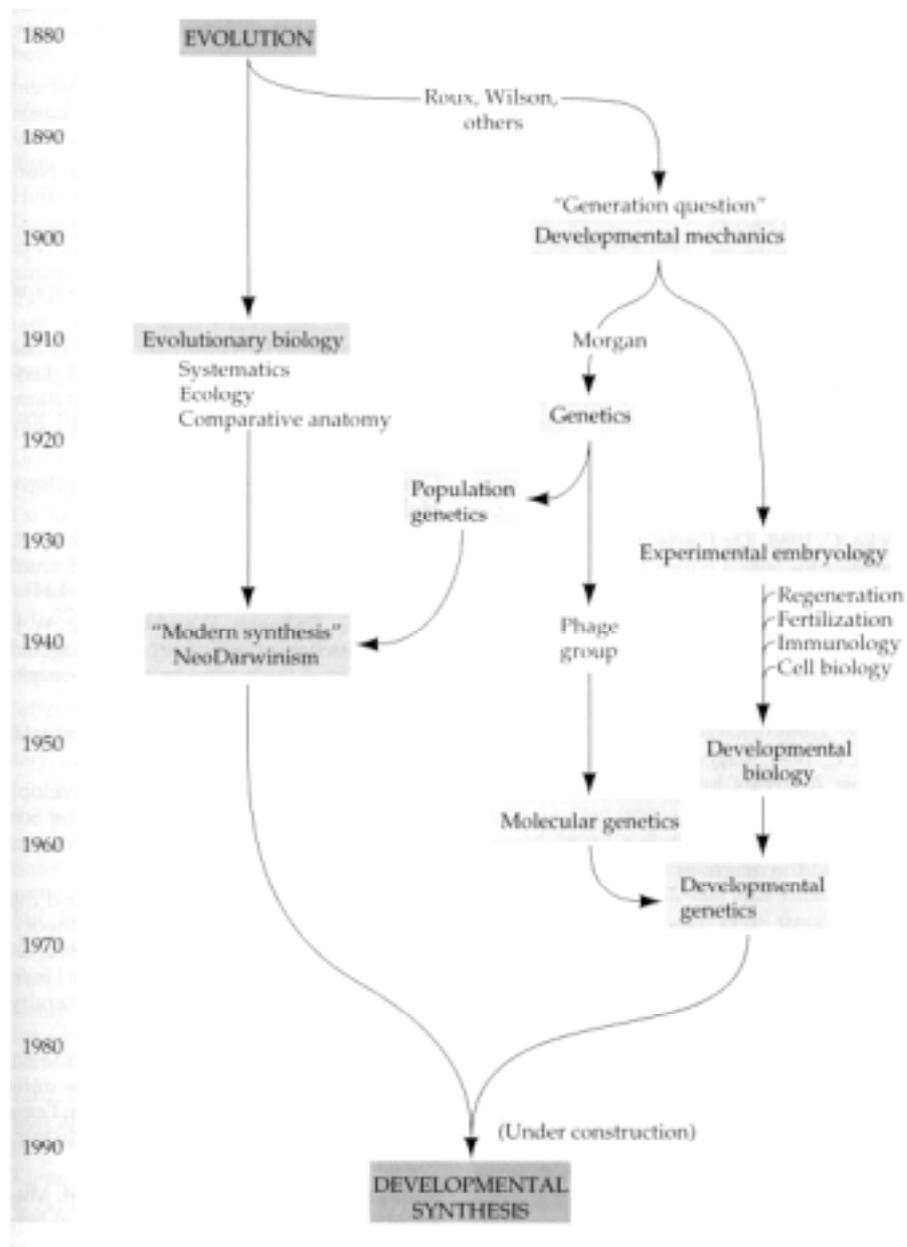


Fig. 5. Mapa disciplinario del lado evolutivo de la biología, desde 1880 hasta el presente. Tomado de Gilbert (1998, p.915).

Esto ha hecho que el concepto de homología, por ejemplo, se haya convertido en el centro de un nuevo debate ya que la perspectiva meramente histórica del concepto adoptada por la concepción heredada (manifestación del origen común) se revela como claramente insuficiente para dar cuenta de la complejidad del fenómeno.

Gunter Stent distinguió tres fases en la historia de la biología molecular: la fase romántica, la dogmática y la académica. Wagner, Chiu y Laubichler (2000) proponen que la evo-devo está pasando las tres mismas fases (aunque prefieren denominar a la segunda fase entusiasta en lugar de dogmática). La fase romántica terminaría con la conferencia de Dahlem (1981) sobre Desarrollo y Evolución, donde la evo-devo se centraba en desarrollar su territorio conceptual y en defenderse frente a disciplinas establecidas. En esta fase, en la que fueron relevantes trabajos como *Ontogeny and Phylogeny* (Gould 1977) *Order in Living Organisms* (Riedl 1978) y *Embryos Genes and Evolution* (Raff & Kaufman 1983), se tenía la sensación de estar trabajando en algo prometedor, aunque no existía todavía una acumulación suficiente de datos. El panorama cambiaría con los avances en la genética del desarrollo en *Drosófila* y el descubrimiento de genes homólogos en otros animales, que dotaría de un enorme soporte empírico a las ideas generadas anteriormente y que condujo a la evo-devo a su fase entusiasta.

Sin embargo, uno de los factores necesarios para que evo-devo se convierta en una ciencia madura, afirman estos autores, es llegar a un consenso sobre sus objetivos fundamentales. Su propuesta consiste en una agenda con cinco puntos clave como rectores de la investigación:

1. Evolución del desarrollo. Estudio comparativo de características a diferentes niveles de la jerarquía biológica (como genes, redes genéticas, patrones de expresión, tejidos, genes, etc.)
2. Establecimiento de homologías. Los patrones de expresión génica pueden resolver los problemas que se presentan en el reconocimiento de homologías.
3. Mapa genotipo-fenotipo. Para entender la dinámica de la adaptación es necesario entender la arquitectura del desarrollo a nivel genético. Las diferencias entre especies pueden explicarse por medio de su diferente arquitectura de desarrollo.
4. Patrones de evolución fenotípica. Los mecanismos de desarrollo pueden constreñir o facilitar el cambio evolutivo. Un objetivo de la evo-devo desde sus orígenes es determinar si las constricciones de desarrollo influyen en la diversificación evolutiva. El referente clásico de este tipo de estudio, que analizábamos anteriormente en detalle, es el trabajo de Alberch y Gale (1983, 1985) que demuestra un paralelismo causal entre las tendencias evolutivas en de reducción de dedos y la manera en que se desarrollan.

III. Problemas para relojeros

Como veremos en el siguiente capítulo, el desarrollo es también clave para explicar la evolucionabilidad de rasgos complejos.

5. Innovaciones evolutivas. La evo-devo trata de dar cuenta de los mecanismos del desarrollo responsables del origen de nuevos rasgos.

Aunque la evo-devo puede contribuir a solucionar problemas de programas de investigación existentes, los autores piensan las contribuciones realmente originales de la misma, y que realmente la convierten en un programa de investigación cualitativamente diferente a la concepción heredada provendrán de los resultados de los puntos cuarto y quinto de su agenda. Discutimos esta cuestión en el siguiente apartado.

5.2 La evo-devo y la concepción heredada

Hall (1992) define la evo-devo como el estudio acerca de “cómo el desarrollo (causación próxima) afecta a la evolución (causación última) y de cómo el propio desarrollo ha evolucionado”⁶⁶. La cuestión que se plantea es si ésta primera cuestión, es decir, el hecho de que el desarrollo afecte a la evolución, va a estar reñido con la visión externalista de la concepción heredada. Sterelny (2000), por ejemplo, considera que el programa de investigación de la evo-devo no supone problemas conceptuales graves ⁶⁷, mientras que Love (2001), Richards (2001), Gilbert (2003) o Robert (2004) defienden abiertamente que la evo-devo obliga a una reinterpretación de nuestro modo de comprender la evolución.

La evo-devo se dedicaría, según Sterelny (2000), a la explicación de la evolución y de los procesos de desarrollo de la misma forma que explica los cambios en poblaciones de organismos adultos, es decir, en términos de la retención diferencial de los genes que producen sistemas de desarrollo que promueven una mejor interacción adaptativa entre el organismo y su entorno. Sin embargo, creemos que hay ciertos fenómenos que la evo-devo considera fundamentales que no se integran en este esquema explicativo. En primer lugar, el particular proceso de desarrollo de cada organismo hace que ciertas variantes sean más accesibles que otras, definiendo el rango de variación sobre el que la selección puede actuar, y produciendo ciertas formas en detrimento de otras posibles, por lo que, en este sentido, el desarrollo más que una constricción, es a la vez producto

⁶⁶ “how development (proximate causation) impinges on evolution (ultimate causation) and how development has itself evolved” (Hall 1992, p.2).

⁶⁷ “A maximally conservative application of evolutionary theory to developmental biology would merely apply traditional neo-Darwinian theory to a new range of explananda - development. The ways in which organisms develop would be explained in the way that adult phenotypes are commonly explained. Populations of variants change over time so as to better fit the environment they occupy (the lock-and-key model of adaptation). These changes occur when genes are selected because their presence or absence causes a difference in some trait (the gene as unit of selection). This kind of evolutionary explanation of development, however, would not be evo-devo as we know it today”.

y causa del proceso evolutivo. En segundo lugar, la evolución de los mecanismos de desarrollo no puede entenderse en el nivel genético únicamente. Esto es así porque el desarrollo es un proceso jerárquico emergente, en el que, a medida que el desarrollo avanza aparecen nuevos mecanismos de desarrollo que pueden ser genéticos, pero también celulares, fisiológicos. Estos fenómenos son especialmente importantes para entender el origen de novedades evolutivas, uno de los principales objetivos de la agenda de la evo-devo. Y en tercer lugar, la concepción heredada ofrece una interpretación del cambio evolutivo fundamentalmente externalista. La evolución consiste, desde este punto de vista, en un proceso de adaptación de las partes de un organismo a las presiones del entorno. El problema de cómo las partes del organismo se relacionan entre sí para constituir su organización, y el problema aún de cómo es posible generar variantes no letales de esa organización quedan inexplorados.

5.3 La asimilación del interaccionismo en la evo-devo

En su sentido más amplio, la evo-devo estudia las interacciones ontogenéticas de los mecanismos que, en todos los niveles de organización, son responsables de la transformación de una célula en un adulto y las repercusiones de la alteración de estos mecanismos en el curso evolutivo. Estas interacciones causales en el desarrollo se consideran en su mayor parte interacciones entre genes y sus productos. Aunque en la evo-devo se tienen en cuenta tanto recursos genéticos como no genéticos en el desarrollo, estos recursos no-genéticos se ven reducidos normalmente a elementos estructurales heredables de los genes, como patrones de metilación e impronta genética (Jablonka & Lamb 1995) o a elementos citoplasmáticos producto de genes maternos⁶⁸ (Robert et al. 2001).

⁶⁸ Jan Sapp (2003) distingue tres tipos de herencia extragenómica. (i) Herencia epigenética: En el desarrollo de un organismo, una vez que una célula se ha diferenciado, este estado se transmite a las células hijas, a pesar de que todas las células tienen el mismo genoma. Los genes pueden encenderse o apagarse. Uno de los mecanismos mejor estudiados es la regulación de la expresión genética que resulta de cambios en la estructura de cromatina por *metilación* (el añadido enzimático de un grupo metil a las citosinas). Hay evidencia de que este tipo de herencia celular pueda ser transmitida a través de la reproducción sexual. Otro mecanismo es la *impronta genómica*. Dependiendo de que un gen o cromosoma provenga del padre o de la madre se expresará o no. (ii) Herencia estructural: Una célula nunca aparece espontáneamente, siempre desciende de una célula preexistente. La organización de las células u organismos nunca ocurre como un auto ensamblaje de partes dirigido por el genoma. Mientras una célula crece y se hace a sí misma, produce proteínas en un contexto que ya está estructurado espacialmente. Aunque algunas estructuras aparecen por medio de autoensamblaje de productos genéticos (virus, ribosomas, flagelos) muchas otras estructuras como los cloroplastos, la mitocondria y centriolos, no pueden formarse de este modo, necesitan de organulos preexistentes que actúan como template para su formación. P.e. El citoesqueleto de los ciliados. (iii) Herencia simbiótica: Eucariotas; mitocondrias y cloroplastos fueron originariamente bacterias. Se está acumulando evidencia en favor de que la simbiosis bacteriana es más general de lo que se suponía (Margulis & Sagan 1986, 1995). P.e. la *Wolbachia*, una protobacteria alfa, posible precursora de las mitocondrias, se transmite en el citoplasma del huésped y se disemina en las células corporales. La poseen el 16% de las especies de insectos.

III. Problemas para relojeros

La importancia que se otorga a los genes en evo-devo es esperable, ya que surgió como la síntesis de dos disciplinas genéticas, la genética de poblaciones y la genética del desarrollo (Gilbert 2003). El principio fundamental de la biología del desarrollo evolutiva es que la evolución ocurre a través de cambios *heredables* en el desarrollo del organismo que se manifiestan generalmente como cambios en la *expresión* genética del desarrollo orgánico. Esto último, es decir, que los cambios evolutivos se manifiesten como cambios en la expresión genética, no como cambios en las frecuencias de genes, supone también un cambio para nuestra comprensión de la evolución, ya que la expresión genética esta mediada por toda una serie de procesos dinámicos de interacción entre diferentes recursos. Por un lado, por lo tanto, en evo-devo se enfatiza el papel del desarrollo como un proceso de generación de forma en la que la interacción de los genes y sus productos produce un nuevo nivel de organización, con sus propias reglas de funcionamiento. El desarrollo se considera un nuevo nivel ontológico, y son los cambios en este nuevo nivel los que son relevantes para el estudio de la evolución, de acuerdo con las tesis interaccionistas. Pero por otro lado y en contraposición a la DST, se otorga una relevancia fundamental al factor genético, aunque poniendo de manifiesto que su estudio no puede ir desvinculado del contexto dinámico en el que se inserta. En este sentido, la evo-devo está en plena concordancia con el planteamiento de Pattee sobre la organización biológica.

Son varios los autores que aún reconociendo el valor teórico o heurístico de las críticas interaccionistas, creen que sus demandas no son completamente incluibles en el marco de la evo-devo, sobre todo debido a ese rechazo a asignar a ninguno de los recursos de desarrollo un papel instructivo. Gilbert (2003), por ejemplo, afirma que hay que “tratar al gen con el respeto que merece”. En efecto, aunque la evolución y el desarrollo se apoyen sobre causas genéticas, no significa que tengan que ser reducidos a esas bases. En cualquier caso, esta batalla contra el reduccionismo genético y la lucha por la paridad causal que ha defendido la DST se ven reflejadas dentro de la biología evolutiva del desarrollo. El contextualismo, por ejemplo, forma parte fundamental de las explicaciones en evo-devo. Si una proteína funciona como una enzima o como parte de una cascada genética depende del contexto celular. Es más, decíamos, los cambios evolutivos son cambios en la expresión genética, y la expresión genética depende de la interacción dinámica con el contexto. Por estas razones autores como Gilbert (2003) o Robert (Robert et. al 2001) piensan la evo-devo responde a las propuestas más realistas de la DST, descartando las más arriesgadas:

Evo-devo is probably the gravest danger DST has had to face. As long as evolutionary biology was almost completely dominated by neo-Darwinian population biology, DST could point to its deficiencies and claim that development could solve these problems, and that genes might not be necessary. Evo-devo,

however, has taken these arguments from the DST people (perhaps indirectly), in a sense of co-opting them into mainstream evolutionary biology. (Gilbert 2003, p. 349)

Robert, Hall y Olson (2001) mantienen el mismo tipo de argumentación, señalando además que la evo-devo es una disciplina científica establecida y respetada, cosa que no sucede con la DST, prácticamente desconocida entre los biólogos⁶⁹. Sin embargo, reconocen, ciertas de las críticas interaccionistas encuentran su marco de aplicación práctica en la evo-devo. De hecho, como veremos en el último capítulo, la evo-devo no es una disciplina totalmente homogénea, y aunque hay quienes defienden la centralidad de la visión genética, en su sentido clásico, existen varios grupos dentro la misma que están planteando perspectivas teóricas en las que la importancia los genes se ve todavía más reducida.

6. Conclusiones

La cita de Gilbert, al inicio del capítulo, nos recordaba que un embrión se diferencia de una máquina en que éste ha de funcionar mientras se construye a sí mismo. En el desarrollo se produce la diversidad celular que da lugar al organismo adulto, pero esta diversidad ha de estar integrada funcionalmente a través de un proceso en el que cada parte produce y es producida, es a la vez fin y medio de las demás. Así como los procesos generativos internos del desarrollo dan lugar a un organismo que, en su propia dinámica autoconstructiva, ha de establecer una relación apropiada con su entorno, sometándose a las demandas adaptativas que este genera, los recursos de desarrollo que el organismo “adaptado” aporta a la siguiente generación han de someterse a las demandas internas propiamente autoconstructivas, holísticas o funcionales, del desarrollo. Evolución y desarrollo se funden en un proceso de cambio conjunto.

⁶⁹ También Shaffner (1998) hace una revisión de los que considera como conceptos fundamentales de la DST (paridad, noproformacionismo, contextualismo, indivisibilidad y no-predictibilidad) para ver cuales de estos se utilizan en la práctica de la biología del desarrollo. Su minucioso análisis de los trabajos sobre *C.elegans* muestra que en la práctica se asumen y utilizan el no-preformacionismo y el contextualismo, mientras que la indivisibilidad y la no-predictibilidad (y emergencia) no. En cuanto a la paridad, sostiene, se aceptaría una paridad causal entre recursos genéticos y no genéticos, pero no una paridad epistemológica o heurística. Las especiales propiedades de los genes (el DNA es una molécula unidimensional, simple, que se conserva transgeneracionalmente) los hacen idóneos para su estudio. Es más, existen métodos para buscar mutaciones en el DNA correspondientes con mutaciones fenotípicas y para realizar clonaciones de estos genes. Sin embargo, es posible que este tipo de asimetría epistemológica, quizá simplemente refleje el hecho de que los genes son el recurso más estudiado hasta la fecha, y si no se presta la misma atención al resto de los recursos va a ser difícil descubrir propiedades interesantes en ellos (Griffiths y Knight 1998).

III. Problemas para relojeros

El material genético tiene especiales propiedades que lo hacen adecuado para su transmisión, como su estabilidad y su “inactividad” química, pero también para su potencial evolutivo, ya que su naturaleza “combinatoria” permite variaciones en el mismo sin dañar su carácter replicativo. Estabilidad químico-replicativa y variabilidad: dos propiedades en principio antitéticas compartidas en una misma molécula, que, puestas a funcionar dentro de la dinámica poblacional de la selección natural, han dado lugar, tanto al aumento de su cantidad en los organismos, como a la sofisticación de sus mecanismos de actividad. Sin embargo, del reconocimiento de que las propiedades de las moléculas de ADN son especialmente adecuadas para su modificación evolutiva a la falsa interpretación del gen como una “molécula autorreplicante”, protagonista absoluto del proceso evolutivo, hay un gran trecho. Esta imagen del gen como un ente autónomo sustenta una visión cautivadoramente sencilla del proceso evolutivo ya que ofrece un sustrato ontológico firme en el que fundamentar el proceso. La imagen del cambio en el tiempo de un conjunto de moléculas es fácilmente visualizable y comprensible, pero ¿tiene realmente que ver con la evolución biológica? ¿Explica esta solución algo realmente importante de la organización biológica?

Los genes se replican mediante una compleja red de interacciones metabólicas en la que intervienen múltiples recursos que, en último término, implican la presencia previa de otros organismos⁷⁰. En efecto, la replicación del gen se sustenta sobre la reproducción de todo un organismo. Este hecho, que puede parecer trivial, y que será admitido por cualquier evolucionista tiene, sin embargo, importantes repercusiones, que no han recibido hasta hace poco la atención que merecen, puesto que demanda una explicación de cómo las propiedades moleculares que dan a los genes sus gran potencial evolutivo se “mapean” en el organismo. Es decir, se hace necesario explicar cómo la evolucionabilidad molecular se traduce en evolucionabilidad orgánica.

Si la generación de variabilidad fenotípica, un componente esencial de la evolución darwiniana, esta mediada por el proceso autoconstructivo del organismo, no basta con que se produzcan variaciones en los recursos de desarrollo heredables para que se produzca una variedad adulta, sino que es necesario además que esta variabilidad se integre funcionalmente con el resto del organismo. Es por esto que el estudio de los mecanismos de desarrollo es fundamental para comprender la dinámica evolutiva. La dinámica selectiva de las poblaciones que genera adaptaciones al entorno ha de complementarse con una dinámica del desarrollo (Weele 1995).

⁷⁰ Es más, los experimentos realizados con ARNs “autocatalíticos” sometidos a selección muestran que este tipo de dinámica no lleva a un aumento de complejidad, sino a un estado en que se prima la simplicidad, en el que las secuencias más simples que pueden reproducirse son las que terminan estableciéndose en la población, y que, en definitiva, no permite la evolución de organizaciones similares a las que conocemos.

Hemos visto que muchas de las críticas y alternativas al modelo sintético de cambio evolutivo toman como referente al desarrollo. La DST ha optado por una crítica a la idea de programa, en una lucha contra el reduccionismo y por la paridad causal, pero sin embargo, no ofrece un análisis de las propiedades de la organización biológica que la hacen especialmente apta para evolucionar. Los internalistas, por su parte, pugnan por limitar la potencia de la selección natural en virtud de las propiedades generativas internas de los organismos, propiedades formalmente caracterizables y de una gran generalidad, que, en ocasiones, parecen escapar del dominio de lo puramente biológico. La evo-devo es un programa de investigación multidisciplinar que a nuestro parecer recoge aspectos de ambas críticas: i) sin dejar de reconocer la relevancia de la causalidad genética, no la disocia del contexto dinámico (auto)organizativo en el que actúa, ii) estas propiedades tienen una relevancia fundamental en el proceso evolutivo, iii) promueve una forma de pensar en la evolución en la que el organismo vuelve a recuperar una centralidad que había perdido y que nos recuerda que iv) la selección natural actúa sobre entidades previamente organizadas.

Capítulo IV

La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa): mecanismos morfogenéticos y evolucionabilidad

As the ages go by, changes in embryology that increase evolutionary richness tend to be self-perpetuating. (...) I am talking about a kind of higher-level selection, a selection not for survivability but for evolvability.

Richard Dawkins (1988, p. 218)

1. Introducción

La evolución ha producido morfologías de gran complejidad. Hemos visto que para explicar cómo ha podido generarse esa complejidad necesitamos una teoría de la evolución que se apoye en algo más que en el binomio mutación-selección,⁷¹ y que tenga en cuenta algunas propiedades de los sistemas embriológicos o de desarrollo. Nuestro propósito en este capítulo es discutir algunas de aquéllas desde una perspectiva que va más allá de los genes para destacar precisamente aquellas propiedades "mecánicas" (en el sentido de Wagner, Chiu & Laubichler 2000) de los procesos morfogenéticos que hacen a estos sistemas capaces de desarrollarse y evolucionar, en contraposición con las propiedades "informacionales" que la concepción heredada atribuye a los genes, y que discutiremos en el último capítulo.

¿Qué son las propiedades mecánicas de los sistemas de desarrollo? La evo-devo (o, por lo menos parte de ella) se ha distinguido con respecto a la concepción heredada de la teoría de la evolución en reclamar una teoría "mecanicista" de la evolución, es decir, una perspectiva que en lugar de explicar el cambio evolutivo como resultado de una presión selectiva que actúa de manera inespecífica o inmaterial⁷² para producir adaptaciones funcionales, dé cuenta de los mecanismos de desarrollo concretos que impulsan y posibilitan los cambios e innovaciones evolutivas.

⁷¹ Fontdevila & Moya (2003, p. 50) proponen una teoría tetradimensional que se apoyaría, además, en las dimensiones del azar y de la autoorganización.

⁷² Salthé (1998) ha criticado que toda adaptación es inmaterial o "semiótica" en el sentido de que ninguna combinación de leyes físicas o materiales junto a determinadas condiciones iniciales puede usarse para predecir la forma que la adaptación concreta adoptará. Este tipo de explicación no llega a razonar sobre el mecanismo concreto que la posibilita

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

Aunque el mecanicismo suele entenderse, en general, como una forma de reduccionismo⁷³, es interesante tener en cuenta que ha tenido dos estilos distintos en la ciencia del siglo pasado. Uno de ellos sería un reduccionismo físico-químico (materialista), y el otro, uno cualitativo o formal, que Mahner y Bunge (1997) denominan *maquinismo*:

The mechanistic answer comes in two versions, which may be called physico-chemicalism and machinism, respectively. According to the former, organisms are nothing but extremely complex physical or physico-chemical systems: they have no properties or laws of their own. According to machinism, organisms are not just extremely complex physical systems but they are machine-like systems, if not machines proper (Mahler and Bunge 1997).

El modelo explicativo del maquinismo es fundamentalmente cualitativo y centrado en las propiedades formales o estructurales particulares de las unidades básicas de interacción. La organización del sistema que trata de explicar se considera descomponible (Simon 1962) y con interacciones mínimas entre sus partes componentes. En estos sistemas cada parte tiene una función intrínseca que permite su estudio aislado de la organización en la que están insertos (Betchel & Richardson 1993).

Por ejemplo, Gilbert concibe a la bioquímica como del primer tipo de reduccionismo y a la biología molecular, del segundo:

Biochemistry and molecular biology are both reductionist in that they both attempt to explain living processes solely in terms of chemical and physical principles. They start, however, from different premises. The biochemists have traditionally maintained that *metabolism* is the sine qua non of life (and that the cell is therefore the simplest organism), whereas molecular biologists have seen *replication* as the fundamental property of life (and elect the virus as life's simplest form). Embryology retained a wholism that was in fundamental disagreement to this approach. (Gilbert 1996 nota 3, p. 119)

En efecto, Sarkar (1998) también considera que lo que caracteriza a la biología molecular no es una reducción de la genética a la química o física, sino a una serie de principios explicativos de lo que se denominaría “física macromolecular”, un dominio explicativo “nuevo” en el que el comportamiento de las macromoléculas puede ser explicado en función de sus estructuras y algunas propiedades generales de las

⁷³ Así, durante el siglo XX se ha contrapuesto el mecanicismo al vitalismo en biología en términos de que el primero sería reduccionista y el segundo "holista". Desde principios de siglo existe, además, el organicismo como superación de esta confrontación, que es materialista como el mecanicismo (y no acepta principios no materiales) y holista como el vitalismo. (ver Gilbert & Sarkar 2000; Etxeberria & Umerez 2005).

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

diferentes regiones de sus superficies⁷⁴. Este tipo de estrategia explicativa centrada en las propiedades estructurales de las moléculas llevaría al descubrimiento de la maquinaria genética. El problema es que estas estructuras moleculares que permitían explicar la construcción de proteínas se entendieron además como referentes de características del fenotipo. De este modo, la biología molecular adoptó una estrategia explicativa que permitió concebir al organismo como un *sistema de componentes* (Betchel & Richardson 1993), es decir, como un sistema simple, descomponible, a la manera de un autómatas cartesiano. Este modelo llevaría a otorgar a un referente externo, la selección natural, toda la responsabilidad causal en el diseño de sus partes, sentando las bases del adaptacionismo. Como veremos en el siguiente capítulo, esta situación fue posible debido a una refundición (*conflation*) de dos significados del concepto de gen (gen-P / gen-D) en un híbrido con propiedades “informacionales” (Moss 2003).

Pero como siempre nos han recordado los biólogos del desarrollo, los sistemas biológicos son sistemas integrados (Betchel & Richardson 1993). Es decir, sistemas en los que la organización está involucrada de forma muy importante en la determinación de las funciones de sus componentes, en los que las relaciones de retroalimentación entre los mismos, correcciones mutuas en su comportamiento, y procesos de construcción recíproca hacen difícil una descomposición funcional de los mismos y que muestren propiedades emergentes.

En el primer capítulo vimos cómo el concepto de autoorganización, surgido de forma paralela en la termodinámica de procesos lejanos al equilibrio y las ciencias de la complejidad, promueve un tipo de explicación mecanicista basado en propiedades radicalmente diferentes a las del maquinismo de la visión genética. De hecho, filosóficamente está mucho más cerca del organicismo (Phillips 1970, Haraway 1976) que del mecanicismo de principios del siglo XX. Las ciencias de la complejidad nos proporcionan herramientas para simular procesos autoorganizativos que permiten visualizar y comprender adecuadamente cómo la interacción entre unidades simples puede generar comportamientos y patrones extremadamente complejos, despojando a este tipo de procesos emergentes del halo de misticismo que los rodeaba. La

⁷⁴ Algunas de cuyas reglas fundamentales serían: i) Las interacciones críticas en las explicaciones moleculares son muy débiles. ii) La estructura determina la función: el comportamiento de las macromoléculas biológicas puede ser explicado a partir de sus estructuras, según determinan, por ejemplo, los estudios cristalográficos. iii) Importancia de la forma macromolecular: estas estructuras pueden ser caracterizadas por el tamaño molecular y especialmente su forma y algunas propiedades generales de las diferentes regiones de las superficies (p.e. hidrofobia). iv) Modelo de llave-cerradura para las interacciones moleculares; las proteínas forman estructuras que interaccionan con substratos cuando encajan en la superficie del mismo siguiendo este modelo.

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

consecuencia más inmediata de la asimilación de este tipo de comportamientos organizativos en la comunidad científica es que ha servido para fomentar propuestas teóricas que ofrecen fuentes alternativas de orden en la evolución, y que, de este modo, descargan a la selección natural de todo el peso explicativo en las explicaciones evolutivas y permiten devolver a la organización biológica una autonomía que parecía haber perdido.

La evo-devo puede entenderse como uno de los primeros resultados de este cambio de perspectiva con respecto a la organización biológica, puesto que reivindica un mecanicismo emergente para entender adecuadamente la construcción de la forma orgánica y la evolución, que considera difícilmente explicables bajo el prisma único del binomio mutación-selección en el que se ha venido apoyando la concepción heredada. De este modo, la evo-devo ha retomado el interés de los biólogos pre-sintéticos por las repercusiones evolutivas de los mecanismos y procesos morfogénicos, pero, a diferencia de éstos, se cuenta ahora con un conocimiento más adecuado de la dinámica genética y con nuevos modelos para entender su funcionamiento. Ahora bien, ¿va a servir esta nueva línea de investigación para integrar de una manera eficaz las dos visiones de la evolución que describíamos en el primer capítulo? ¿Ofrece realmente una alternativa a la concepción heredada? ¿De qué manera cambia la comprensión de los fenómenos evolutivos desde esta perspectiva? En la primera parte del capítulo mostramos que las constricciones de desarrollo y las homologías no pueden entenderse únicamente a nivel genético, puesto que son un reflejo de mecanismos organizativos internos, generadores de forma, no dependientes directamente de sus concretos constituyentes genéticos y relacionados originalmente con las propiedades materiales del sistema en el que se insertan, pero que a la vez, como la evo-devo pone de manifiesto, son también producto de un proceso evolutivo.

Parte de la responsabilidad de las características distintivas de los procesos de desarrollo reside en los llamados procesos epigenéticos. El término *epigenética* —acuñado originalmente por Waddington (1953) para designar al estudio de las interacciones entre genes y entorno que producen la forma orgánica—, sufre en la actualidad de una cierta ambigüedad semántica debida a los diferentes usos del mismo en las diferentes disciplinas biológicas (Müller & Olsson 2003, Van de Vijver et al. 2002). Mientras que en genética se emplea para referirse a los mecanismos de regulación genética que no requieren cambios en la secuencias de ADN, en la biología del desarrollo, en cambio, se utiliza para referirse a la dependencia contextual de los procesos de desarrollo. En biología evolutiva se habla de una “herencia epigenética” para denominar a los mecanismos de herencia no genéticos. En genética de poblaciones se emplea la expresión “variación epigenética” para referirse a la variación fenotípica

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

que aparece en respuesta a diferentes condiciones ambientales dada una misma base genética (representadas como normas de reacción).

La evo-devo trata de integrar los diversos sentidos del término para elaborar una perspectiva epigenética unificada, dando especial relevancia al hecho de que el desarrollo no consiste meramente en la lectura de un programa genético, sino que depende además de un conjunto de interacciones regulatorias dependientes del contexto, no siempre codificadas en ADN. Desde este punto de vista, los factores epigenéticos son todos los factores condicionales, no “programados”, que actúan sobre los materiales del cigoto y sus derivados, necesarios para generar la forma tridimensional (Müller & Newman 2002). Entre los factores epigenéticos “internos” se incluyen los materiales maternos y moldes (*templates*) no genéticos heredados de los progenitores, propiedades genéricas físicas y autoorganizativas de las células y las masas de tejidos, procesos de regulación genética, dinámica de interacciones entre células y tejidos, condiciones espaciales geométricas y biomecánicas de las masas celulares en expansión, propiedades materiales de los productos celulares intra y extracelulares, o la actividad de los tejidos y de todo el embrión. Los factores epigenéticos “externos” los constituirían las condiciones del entorno en el que el desarrollo tiene lugar, como la temperatura, humedad, luz, radiación, composición química del mismo, junto a las actividades y productos de otros organismos.

Por otro lado, también se tienen especialmente en cuenta las modificaciones específicas de la actividad genética no basadas en alteraciones de la secuencia de ADN, fundamentales para entender los procesos de regulación genética en el desarrollo. Sus mecanismos moleculares incluyen la metilación de citosina o la silenciación de ARN, aunque también se denomina así a procesos como el procesamiento de ADN y a otros procesos de edición post-transcripcional (Shapiro 1991, 1992). La metilación de ADN es el mecanismo mejor conocido de silenciación genética, y es esencial para el control normal de la expresión genética en el desarrollo. Estos patrones de metilación se propagan por mitosis, manteniendo estados funcionales diferenciales del genoma en linajes celulares. Algunos de estos estados pueden de hecho ser transmitidos de una generación a la siguiente, vía línea germinal, dando lugar a un segundo sistema de herencia, un ejemplo del cual lo constituirían los fenómenos de impronta parental⁷⁵ (Jablonka & Lamb 1995).

La hipótesis más plausible que se maneja es que, como veremos en el problema del origen de las homologías, los fenómenos epigenéticos en el primer sentido, más puramente contextuales y dependientes de propiedades físico-químicas, y que tendrían

⁷⁵ La impronta parental es el fenómeno que tiene lugar cuando expresión de un gen o de un grupo de genes difiere en función de si los cromosomas relevantes son de origen materno o paterno. Casi siempre depende del estado de inactividad de los genes, probablemente en las líneas germinales paternas.

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

un papel relevante para explicar el origen la variación fenotípica⁷⁶ y las novedades evolutivas, pasarían a ser regulados genéticamente en el transcurso de la evolución por mecanismos epigenéticos en el segundo sentido.

En la segunda parte abordamos un problema realmente novedoso, al menos desde un punto de vista filosófico, que pensamos distingue a la evo-devo de su predecesora. Si la concepción heredada se ha centrado en explicar cómo se producen las adaptaciones particulares, específicas, de los organismos, la evo-devo, por su lado, se sitúa a un nivel superior de abstracción y se pregunta: ¿cuáles son las *condiciones de posibilidad* de un proceso evolutivo adaptativo?, ¿cómo es posible que el proceso selectivo pueda producir adaptaciones?, ¿son la multiplicación, variación y herencia, principios suficientes para entender la evolución biológica?, ¿qué tipo de propiedades tiene que tener un sistema para poder evolucionar por selección natural? La evo-devo entraña el reconocimiento explícito de que la capacidad evolutiva de un sistema depende de su organización, y al mismo tiempo, que el estudio de la organización biológica no puede ser desligado del de su evolución.

2. De la diferencia a la similitud

Uno de los primeros indicios del cambio de perspectiva propiciado por la actitud más mecanicista es que la evo-devo se interesa por explicar las similitudes entre las características de los diferentes organismos y taxones, y no sólo las diferencias que subyacen a la variedad y diversidad orgánica. Los rasgos similares serán en principio explicables por el hecho de que existan semejantes principios mecánicos de construcción de formas.

⁷⁶ Decíamos anteriormente que otro aspecto de los procesos epigenéticos especialmente relevante para la evo-devo tiene que ver con la influencia del entorno para constreñir o inducir ciertas variaciones. La noción de variación epigenética se refiere a las variaciones del fenotipo inducidas por factores ambientales o del comportamiento que actúan sobre la variación genética al nivel poblacional. La variación epigenética puede sesgar la evolución fenotípica mediante la modulación de normas de reacción genéticas y de desarrollo (Nanjundiah 2003). Esta variación inducida epigenéticamente puede ser un factor relevante en la evolución fenotípica. El mismo genotipo, en el mismo entorno, puede dar lugar a más de un fenotipo y, a la inversa, a pesar de una fuerte variabilidad genética puede darse una fuerte constancia fenotípica en un entorno dado. Estas variantes inducidas ambientalmente pueden ser estabilizadas genéticamente. Nanjundiah distingue dos clases de mecanismos de estabilización: unos, como el efecto Baldwin, dependen de una cierta uniformidad genética en la población inicial y otros que dependen de una variabilidad genética preexistente, como la asimilación genética o efecto Waddington. Este investigador demostró experimentalmente que, un carácter cuyo desarrollo dependía originalmente de la aplicación de un estímulo ambiental, posteriormente se transcribía al genoma por selección, haciéndose por último independiente de dicho estímulo. De este modo, los caracteres que originalmente son adquiridos, en un sentido convencional, se convierten, por medio de selección durante muchas generaciones, en caracteres heredados. Para Waddington, por lo tanto, la selección beneficia a aquellas combinaciones que producen una respuesta más rápida y eficiente al estímulo ambiental. La innovación fenotípica, viene iniciada por estrés genético o ambiental, que rompe la canalización establecida del sistema, cambiando sus normas de reacción epigenéticas.

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

De todas formas es evidente que en biología existen distintas sensibilidades o preocupaciones científicas que se sienten atraídas respectivamente por la diferencia o la similitud y dan lugar a explicaciones y formas de conocimiento dispares. De hecho, esta situación se ha dado antes en la historia. Por ejemplo, en 1830 en la Academia de Ciencias de París tuvo lugar un debate muy recordado sobre la naturaleza de los animales entre Georges Leopold Cuvier y Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (Appel 1987). El debate giró en torno a la posibilidad de encontrar un plan de organización común entre animales tan dispares como una estrella de mar, una mosca o un lagarto. Cuvier subrayaba las grandes diferencias, tanto anatómicas como embriológicas, existentes entre los grandes grupos de animales, y pensaba que las similitudes aparentes entre características se debían a que desempeñaban funciones similares. Geoffroy Saint-Hilaire, por su parte, ponía énfasis en las similitudes en la organización formal entre los diferentes tipos de animales.

Este debate era un reflejo de la gran división entre los biólogos del siglo diecinueve, que más que plantearse en términos de evolucionistas o creacionistas, como generalmente se ha interpretado, se establecía entre funcionalistas y formalistas (Amundson 1998). Los primeros, entre los que se encontraba Cuvier, eran defensores de un enfoque teleológico, es decir, de la explicación de las características anatómicas de los organismos en términos funcionales. Los segundos, seguidores de la morfología trascendental, como Geoffroy, buscaban similitudes, homologías formales, en la diversidad orgánica.

Actualmente el enfoque funcional ha recibido un fuerte apoyo del darwinismo, puesto que la teleología o finalismo subyacente al planteamiento de Cuvier ha sido naturalizado, al añadir una nueva dimensión, la evolutiva, a su marco conceptual⁷⁷. La integración funcional de los organismos se interpreta como una consecuencia causal del efecto de la selección sobre las poblaciones. Sin embargo, la funcionalidad, impuesta externamente mediante un proceso selectivo sobre poblaciones de organismos, ya no se considera una propiedad funcional inmanente en el sentido kantiano. Los investigadores con tendencias más formalistas no parecen haber aceptado de buen grado este tipo de explicación, que hace depender la organización biológica casi totalmente de los requerimientos ambientales, dejando de lado principios generativos internos.

El problema del internalismo es que la llegada del darwinismo supuso fundamentar la explicación de los principios formales de la organización biológica en la continuidad filogenética. La “unidad del tipo”, principio organizador de los formalistas, quedó imbuída en la noción de “origen común”⁷⁸ (Amundson 1998), y, de este modo, el

⁷⁷ Ver capítulo 2.4.

⁷⁸ It is generally acknowledged that all organic beings have been formed on two great laws - Unity of Type and the Conditions of Existence. By unity of type is meant that fundamental agreement in structure,

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

estudio de los principios causales de la organización, tarea llevada a cabo fundamentalmente por aquel entonces por la embriología, fue relegado a un papel secundario. Finalmente, tanto la funcionalidad como las similitudes formales entre organismos se hicieron dependientes de una historia evolutiva guiada por un proceso selectivo entre diferencias particulares, diferencias que vinieron a encontrar su sustento ontológico en la idea de gen, una partícula material que “representa” diferencias funcionales inmateriales (Salthe 1998). La explicación de las similitudes fenotípicas quedó así fuera de los objetivos del neo-darwinismo.

En efecto, la existencia de “constricciones de desarrollo” (Gould & Lewontin 1979, Maynard-Smith et al. 1982), es decir, de sesgos en la variabilidad fenotípica, de ciertos patrones comunes de variación, causadas por diferentes propiedades de los sistemas de desarrollo, ha sido clásicamente una de las principales objeciones a la visión externalista de la evolución. Sin embargo, la concepción heredada no consideró problemática la existencia de este tipo de constricciones. Aunque, desde su punto de vista, la principal fuerza evolutiva es la selección natural, reconoce que este proceso es imperfecto, es decir, que no produce fenotipos óptimos, puesto que diferentes factores, denominados genéricamente constricciones, pueden impedir su obtención. Esto no significa, por otro lado, que el fenotipo sea el óptimo teniendo en cuenta esas constricciones.

Veremos cómo el concepto de restricción tiene interpretaciones más problemáticas para la concepción heredada, ya que éstas no sólo limitan la variabilidad genética, sino que, a la vez, posibilitan la creación de estructuras a otro nivel, y permiten explicar similitudes fenotípicas sin correspondencia directa en el nivel genético, por lo que pueden aportar un nuevo componente direccional a la evolución. Estas constricciones, que pueden variar en su generalidad, desde las más históricas o locales, limitadas a una especie, hasta las más universales, derivadas de propiedades estadísticas de sistemas complejos, proporcionan una vía alternativa para explicar las similitudes entre organismos.

Este creciente cambio de atención en el estudio de similitudes, frente al estudio de diferencias, se manifiesta de manera más clara en el debate sobre el concepto de homología (Roth 1984, Hall 1994, Wagner 1989 a, b, 1994, Wake 1994, Laubichler 2000) y va de la mano del desplazamiento del interés de los aspectos genocéntricos a los aspectos organísmicos de la evolución. Veremos cómo la evolución morfológica puede

which we see in organic beings of the same class, and which is quite independent of their habits of life. On my theory, unity of type is explained by unity of descent. The expression of conditions of existence, so often insisted upon by the illustrious Cuvier, is fully embraced by the principle of natural selection. For natural selection acts by either now adapting the varying parts of each being to its organic conditions of life; or by having adapted them in long-past periods of time (Darwin, 1992 (1859), p. 206)

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

entenderse de manera más adecuada como el sucesivo establecimiento de unidades anatómicas que representan los “bloques de construcción” del diseño orgánico (Müller y Newman 2003) y cómo el estudio del origen y evolución de las mismas requiere tener en cuenta factores epigenéticos soslayados por la visión externalista.

La teoría de Geoffroy debía superar el obstáculo de establecer homologías entre formas tan dispares como las de los artrópodos y los vertebrados, en las que la distribución de los órganos internos de ambos tipos de organismos es opuesta. Mientras que en los artrópodos el orden en que se disponen los sistemas corporales, en secuencia dorsoventral es: sistema circulatorio, sistema digestivo y sistema nervioso, en los vertebrados su distribución es inversa, con el sistema nervioso en posición dorsal y el circulatorio, en posición ventral. Geoffroy Saint-Hilaire sugirió como solución a esta cuestión que una langosta no era más que un vertebrado dado vuelta. Maynard Smith recuerda que en sus tiempos de estudiante esto le fue relatado “como una ilustración de cuán estúpidos podían ser los científicos del pasado (particularmente si eran franceses)” (en Spivak 2001). Recientes estudios en genética del desarrollo han corroborado la homología de la superficie dorsal de los invertebrados segmentados con la superficie ventral de los vertebrados (Panchen 2001).

2.1 Constricciones de desarrollo: límites vs. potencialidad

El concepto de constricción ha sido uno de los temas más discutidos dentro del contexto de la biología evolutiva en los últimos años (Gould & Lewontin 1979, Gould 1980, 2002, Alberch 1982, 1989, Maynard Smith et al. 1985, Amudson 1994, Stearns 1986, Sansom 2003, Schwenk y Wagner 2003). A pesar de que el concepto sufre de una peligrosa proliferación de significados y usos (Antonovics & van Tienderen 1991) sigue siendo un elemento crítico central de la teoría evolutiva. En una primera aproximación, podríamos decir que el concepto recoge la noción de que no todos los productos de la evolución son igualmente probables. Una constricción es el mecanismo o proceso que dirige la generación de variabilidad, vetando ciertas direcciones de cambio evolutivo (y favoreciendo otras).

Puesto que las variantes fenotípicas sobre las cuales actúa la selección natural se generan en el desarrollo, éste se presenta como un candidato óptimo para producir constricciones. Si la variación fenotípica que el desarrollo produce no se genera por igual hacia “todas las direcciones”, la selección natural verá constreñido su poder de actuación, ya que la población no podrá evolucionar en la dirección de cualquier demanda adaptativa. Esta idea de la no-isotropía en la variación producida por el desarrollo ha sido asimilada en la tradición darwiniana mediante el concepto de “constricción de desarrollo”. De hecho, la definición del término “constricción de desarrollo” que sirve de base generalmente para el debate, se encuentra en el artículo

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

firmado por Maynard-Smith y otros ocho investigadores provenientes de ámbitos tan dispares como Lande o el propio Maynard Smith (ortodoxia) o del estructuralismo como Goodwin, pasando por Alberch y Gould, donde definen una restricción de desarrollo como “un sesgo en la producción de la variedad de fenotipos o una limitación en la variabilidad fenotípica causada por la estructura, carácter, composición o dinámica del sistema de desarrollo” (Maynard-Smith et al. 1985, p.259).

Sin embargo, y a pesar del aparente consenso logrado, el debate sobre las restricciones continúa. Uno de los motivos es que bajo este término se engloban diferentes significados, por ello creemos que es útil establecer una clasificación de los diferentes usos del término.

2.1.1 Restricción adaptación-forma

La definición canónica del término (Maynard-Smith et al. 1985), es, decíamos, una posición de consenso que oculta diferentes interpretaciones del concepto (Amundson 1994). Desde la visión externalista, las restricciones se interpretan como impedimentos a una adaptación óptima, y son reconocidas y aceptadas. Esta visión utiliza el concepto de restricción para denominar a los obstáculos con los que el mecanismo adaptativo de la selección natural se topa, es decir, las restricciones actúan sobre la adaptación.

Desde la visión internalista o formalista, con su interés en el origen de la forma orgánica, la significación de las restricciones de desarrollo no se reduce al de la imperfección adaptativa. Los internalistas no centran su atención en las adaptaciones, sino que tratan de explicar la *forma* orgánica a partir de causas internas, procesos inherentes a la dinámica del desarrollo. Tratan de buscar las causas que hacen que el morfoespacio presente “huecos” (Alberch 1989). Las restricciones que estudian los teóricos del desarrollo son restricciones sobre la forma, es decir, procesos que hacen que ciertas formas se generen más probablemente que otras⁷⁹. Los biólogos evolutivos, sin embargo, interpretan las restricciones como los límites a una adaptación “ideal” u óptima que surgen al tratar de optimizar una cierta característica ligada causalmente otra (por ejemplo la longitud de una pata y su fragilidad). Esta divergencia en la interpretación del concepto ha provocado una comprensible confusión.

⁷⁹ This all leaves the adaptationism debate with the following curious feature: adaptationists agree with much of what anti-adaptationists claim they should not, and anti-adaptationists fell cheated by this. (Sansom 2003, p.46)

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

2.1.2 Constricción histórica-universal

En cuanto a la universalidad de las constricciones existe también un grado importante de disenso dependiendo de la perspectiva que se adopte. Desde la perspectiva internalista las constricciones tienden a verse como aplicables a un gran número de *phyla*, si no es a todos, es decir tienen un alto grado de universalidad, aunque el grado de universalidad que se les adjudica varía en gran medida. Así por ejemplo, en el grado superior, tendríamos las constricciones que son consecuencia directa de las leyes físicas, es decir, que se aplican a todos los sistemas físicos y por lo tanto también a los organismos. En un grado similar de universalidad se situaría la posición de Kauffman que interpreta las constricciones como resultado de propiedades matemáticas de sistemas complejos, y por lo tanto actuando sobre sistemas tanto vivos como inertes, aunque siempre a partir un grado mínimo de complejidad. Goodwin, desde un enfoque más materialista, prefiere hablar de leyes de la forma, de una física para la biología. Alberch opta por una visión menos general, y las interpreta como reglas de construcción específicas para cada género. Desde la perspectiva externalista se da una relevancia especial a las constricciones históricas o locales (Maynard-Smith et al. 1982), confinadas a taxones particulares, y que aparecen como consecuencia de “accidentes congelados”, es decir, de acontecimientos históricos que hacen que las rutas posibles después del evento en cuestión se vean limitadas

2.1.3 Constricción generativa-restrictiva

Aunque el trabajo de Amundson es clarificador, creemos que omite, o no da la suficiente relevancia a un aspecto fundamental de la visión de las constricciones desde la tradición internalista: su potencial generativo. Las constricciones no son sólo restricciones sobre el conjunto de formas posibles que el desarrollo puede generar, sino que también proporcionan nuevas potencialidades para el cambio y la innovación evolutiva (Gould 2002, Alberch 1982, 1989). En otras palabras, las constricciones no son sólo importantes en el contexto del debate sobre el adaptacionismo, sino que son una herramienta para el evolucionista que busca el origen de las innovaciones, y una posible dirección para el cambio evolutivo.

Esta interpretación de constricción es prevalente en la literatura física, especialmente en los trabajos que tratan fenómenos a diferentes niveles, donde se elaboró la noción de constricciones posibilitadoras (*enabling constraints*). Este término se refiere a la naturaleza dual de las constricciones, que, aunque en un sentido restringen los grados de libertad de un sistema, a otro nivel, permiten nuevos modos de interacción (Pattee 1972).

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

Pensando sobre los sistemas biológicos en este sentido, y partiendo del nivel físico-químico, podemos considerar el papel de los genes como constricciones sobre la dinámica físico-química, fijando o estabilizando ciertos grados de libertad, pero al mismo tiempo posibilitando nuevas formas de interacción a un nivel superior. En el proceso de construcción de un organismo encontramos constricciones a niveles superiores. Proteínas, sustratos, células y tejidos interactúan dinámicamente de forma que nos fuerzan a definir nuevas variables macroscópicas no reducibles al lenguaje de la genética (movilidad celular, inhibición, adhesión). La interacción de estas nuevas variables está guiada por ciertas constricciones, o “reglas de construcción” (Alberch 1989), que determinan el conjunto de las transformaciones fenotípicas posibles en virtud de sus potencialidades generativas. Estas constricciones permiten nuevas formas de interacción.

El trabajo de Pere Alberch permite enmarcar el concepto de restricción dentro de la teoría de sistemas dinámicos. Entre las propiedades generales de los sistemas dinámicos que se manifiestan en los sistemas de desarrollo, se pueden encontrar atractores (regiones del espacio paramétrico en las cuales pequeñas perturbaciones no alteran la organización básica) o bifurcaciones, es decir, umbrales críticos de ciertos parámetros que pueden resultar en reorganizaciones drásticas. La distribución heterogénea del morfoespacio puede interpretarse como resultado de la existencia de atractores (Alberch 1991).

Sin embargo, en nuestra discusión sobre constricciones, la propiedad relevante de los sistemas dinámicos para entender su sentido “positivo”, es la de la direccionalidad en las transformaciones entre estados estacionarios. El diagrama transformacional de una especie, dependiente de su posición en el espacio paramétrico, permite visualizar las rutas de transformación posibles entre fenotipos (ver figura 6). Cada especie tiene un diagrama transformacional único. Pequeñas perturbaciones en los parámetros pueden resultar sólo en unos fenotipos determinados. La dinámica del desarrollo constriñe la direccionalidad de la transformación morfológica especificando rutas en el espacio paramétrico.

“These constraints define the potential pathways of transformation and impose an additional deterministic component on evolutionary processes” (Alberch 1982, p. 314).

Por lo tanto, las constricciones sobre la forma, interpretadas desde un punto de vista dinámico, limitan la variabilidad produciendo atractores en el espacio fenotípico pero, al mismo tiempo, proporcionan una dirección a las transformaciones de los fenotipos. Una perspectiva dinámica de la morfogénesis puede transformar la visión estática de la filogenia de la vieja tipología, conservando algunas de sus virtudes.

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

One may gain some insights into the properties and role of development in evolution if one views developmental processes as complex dynamical systems and if the effects of genetic or environmental alterations in the basic developmental properties are mathematically abstracted as parameter perturbations in a dynamical system (Alberch 1982, p. 323)

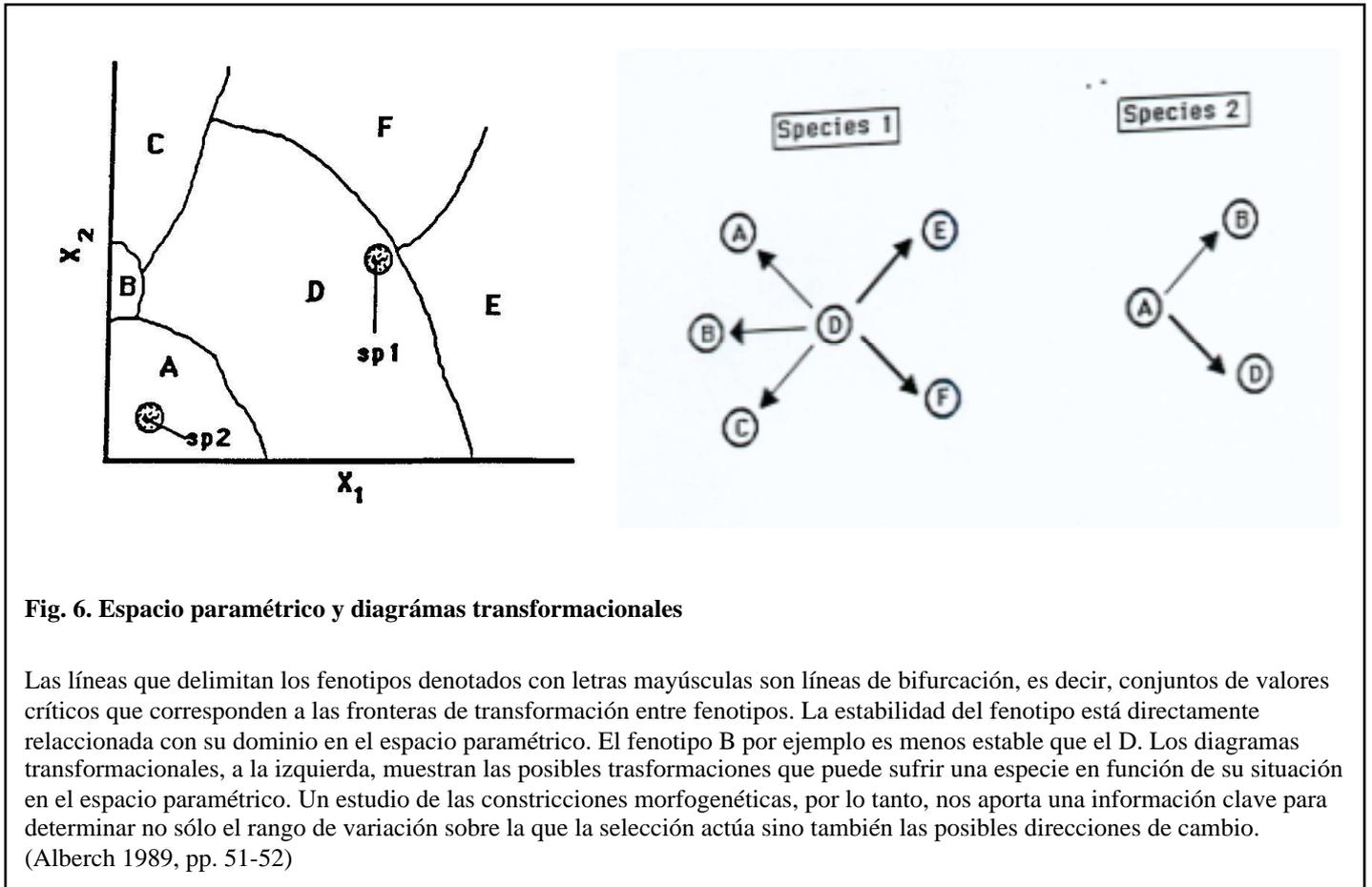


Fig. 6. Espacio paramétrico y diagramas transformacionales

Las líneas que delimitan los fenotipos denotados con letras mayúsculas son líneas de bifurcación, es decir, conjuntos de valores críticos que corresponden a las fronteras de transformación entre fenotipos. La estabilidad del fenotipo está directamente relacionada con su dominio en el espacio paramétrico. El fenotipo B por ejemplo es menos estable que el D. Los diagramas transformacionales, a la izquierda, muestran las posibles transformaciones que puede sufrir una especie en función de su situación en el espacio paramétrico. Un estudio de las constricciones morfogenéticas, por lo tanto, nos aporta una información clave para determinar no sólo el rango de variación sobre la que la selección actúa sino también las posibles direcciones de cambio. (Alberch 1989, pp. 51-52)

La interpretación de las constricciones como mecanismos generadoras de formas, al estilo de Alberch, y por lo tanto, como una fuerza evolutiva a tener en cuenta junto con la selección natural, es muy similar a la moderna noción de *homología biológica*. El concepto de homología biológica refleja la imagen positiva del concepto de constricción. Así por ejemplo Wagner (1989a) considera homólogos los rasgos que comparten un mismo conjunto de constricciones. En lugar de ver a las constricciones como limitaciones, se interpretan como las condiciones de establecimiento de un carácter, o una innovación evolutiva, que posteriormente irá modificándose a lo largo de evolución en sus aspectos no constreñidos.

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

2.2 Un concepto biológico de homología

El concepto de homología, posiblemente el concepto central de la biología comparativa (Wake 1994), ha sido discutido ampliamente durante los últimos años (Roth 1984, Wagner 1989, 1994, Laubichler 2000, Hall 1994). El concepto de homología surgió del reconocimiento de que todos los organismos están contruidos de acuerdo a un pequeño número de planes estructurales básicos. El término fue acuñado por Owen que sintetizó los trabajos de anatomía franceses, especialmente los de Cuvier y Geoffroy con la anatomía trascendental alemana. Consideraba a los caracteres homólogos como los correspondientes componentes de un plan corporal compartido, y por lo tanto, “the same organ in different animals under every variety or form and function” (Owen 1843). Un ejemplo: estructuras tan diferentes como el ala de un murciélago, una aleta de ballena, una pata de perro y un brazo humano muestran un plan común o estructura con un arreglo idéntico o muy similar de huesos y músculos. Estas homologías entre especies tan diferentes llevaron a Owen a pensar que debía de existir un plan estructural común, o arquetipo, para todos los vertebrados.

La teoría darwiniana proporcionó posteriormente una explicación para la existencia de las homologías o similitudes formales entre diferentes organismos. Desde entonces, la mayoría de las definiciones de homología han dado preponderancia a la continuidad filogenética⁸⁰, es decir, a la noción de que dos caracteres son homólogos sólo si estuvieron presentes continuamente desde su origen en un ancestro común. Estos patrones organizativos compartidos se explican por la existencia de un ancestro común que ya poseía estas características. Las posibles homologías se evalúan usando anatomía comparada, genética, o biología del desarrollo.

Las homologías se contraponen a las analogías. Las analogías son otro tipo fundamental de semejanza entre organismos. El ala de un ave y el de una mosca forman una extensión plana y tienen un movimiento de aleteo similar. Los peces, los delfines, o los pingüinos tienen una sección transversal aplanada que les permite desplazarse por el agua. Estas semejanzas se consideran más bien superficiales y se deben a que estos organismos están sometidos a las mismas restricciones funcionales o adaptativas y no a que posean un antepasado común reciente. En contraposición a la analogía, la homología es la similitud existente entre caracteres de distintas especies a causa de su origen común, y no a la acción directa de una presión funcional. Por ejemplo, todos los tetrápodos comparten una organización común de sus extremidades, a pesar de que cumplen unos papeles funcionales muy distintos. La razón de esta estructura común es

⁸⁰ El criterio de continuidad filogenética recibió su formulación más explícita dentro del marco de la sistemática (Henning 1966).

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

que todos los tetrápodos conservamos la misma estructura básica de la especie ancestral original.

El carácter que cumple con la función de volar puede evolucionar de forma independiente en dos especies (de forma paralela o convergente). Si la evolución es paralela, las dos especies conservan el carácter común de la especie ancestral; si la evolución es convergente, el carácter de la especie ancestral queda modificado. Así, las estructuras óseas del brazo de un humano y un ave, son similares y homólogas porque tienen un origen común. Las alas de un ave, un insecto, o un murciélago, son análogas porque, aunque tienen un origen distinto, están diseñadas para la misma función, la de volar. Si examinamos con detalle estas estructuras podemos observar que, a pesar de las similitudes, presentan diferencias estructurales que delatan sus diferentes orígenes. Por ejemplo, mientras que en los insectos las alas están sujetas por estructuras nerviosas, en las aves y murciélagos son óseas. Los huesos con que aves y murciélagos sustentan sus alas son también diferentes. Para establecer la diversificación evolutiva de las especies, o reconstruir su filogenia, es de suma importancia ser cuidadosos a la hora de decidir si los caracteres que se estudian son homólogos o análogos.

El desarrollo ofrecía una dimensión adicional a la proporcionada por la similitud estructural para estudiar las homologías, puesto que permitía identificarlas a partir de su modo de construcción. Los biólogos del desarrollo eran conscientes de que la continuidad filogenética de las homologías tenía reflejarse en una continuidad ontogenética. Los biólogos evolutivos, señalaba Bateson, tienden a olvidar que los caracteres se reconstruyen completamente en el proceso de desarrollo, y piensan en las transformaciones evolutivas de un carácter como si fueran transformaciones graduales del mismo tal como se presenta en su forma más desarrollada.

If a man were asked to make a wax model of the skeleton of one animal from the skeleton of another, he would perhaps set about it by making small additions to and subtractions from its several parts; but the natural process differs in one great essential from this. For in Nature the body of one individual has never been the body of its parent, and is not formed by a plastic operation from it; but the new body is made again from the beginning, just as if the wax model had gone back into the melting pot before the now model was begun (Bateson 1944, en Striedter 1998, p. 220)

Desde la tradición “desarrollista” se consideraba más adecuado interpretar la filogenia como una sucesión de ontogenias, es decir, una generación continua, más que de organismos adultos, de nuevos sistemas de desarrollo, por lo que trató de fundamentar las homologías en los procesos mecánico-causales del desarrollo. Ahora bien, esta idea, sólo era por aquel entonces compatible con la noción de una continuidad directa entre rasgos homólogos sí las características adultas estaban de alguna forma

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

preformadas dentro del cigoto. Aunque las teorías preformacionistas del desarrollo⁸¹ podían dar cuenta de esta continuidad, la investigación embriológica posterior mostraba ya que la continuidad filogenética debería estar basada en otra cosa que el preformacionismo, ya que muchos caracteres homólogos derivan de precursores de desarrollo distintos, o son generados por mecanismos de desarrollo diferentes en diferentes especies. Posteriormente, Riedl trataría de ofrecer una explicación causal, en un sentido mecanicista, de las homologías. Los homólogos, para Riedl, son partes idénticas (normativas), cuya identidad se mantiene por interdependencias sistémicas (funcionales) dentro de los procesos de desarrollo que las producen, y que forman parte de un sistema jerárquico⁸².

Las técnicas de la biología molecular ofrecieron una nueva herramienta para establecer homologías. Ante un caso dudoso, busquemos los genes que producen la característica en cuestión y comparémoslos, si son iguales, nos dirán que provienen de un ancestro común, y por lo tanto, la característica será una homología, en caso contrario estamos ante una analogía. Sin embargo, las genética del desarrollo ha traído consigo algunas sorpresas. Una gran variedad de organismos, tan dispares como insectos y vertebrados, comparten toda una familia de genes reguladores responsables del control de su desarrollo. Se han encontrado, para desesperación del sistemático, características homólogas producidas por diferentes genes y también genes similares que controlan el desarrollo de características no-homólogas. Por ejemplo, el gen Pax-6, por citar el caso más clásico, está implicado en la formación del ojo de dos especies tan lejanas evolutivamente como la mosca de la fruta y el ratón.

No es extraño entonces que en los últimos años el problema de la homología ha recibido una renovada atención. Las cuestiones que suscita el debate es especialmente interesante puesto que se pone sobre la mesa, no sólo la discusión sobre el papel causal de los genes en la producción de la forma orgánica, o el concepto de constricción de desarrollo, sino también problemas especialmente peliagudos como la definición de

⁸¹ Darwin y Weismann propusieron teorías de este estilo, según las cuales los caracteres adultos pasaban a la siguiente generación como “gémulas” o “determinantes” discretos que causan la reaparición del mismo carácter en la descendencia.

⁸² Para explicar las causas mecanicistas de la identidad de los homólogos introdujo el concepto de *burden* (carga). El *burden* es una medida del grado de integración sistémica de rasgos específicos en un proceso de desarrollo. Cuanto más integrado está un carácter, más grande es su “carga”, y más estable es el mismo. La idea de *burden* está ligada a la de constricciones de desarrollo (propuesta por esa misma época) ambos conceptos reconocen las limitaciones intrínsecas que el sistema de desarrollo impone en los grados de variación de un carácter específico. Difieren en que las constricciones de desarrollo se centran más en las limitaciones que imponen sobre la variación, mientras que la carga se define como una medida cuantitativa del coste de cambiar un carácter que está integrado funcionalmente en un complejo sistema de desarrollo, con un gran número de interdependencias. Las nociones de *burden* y constricción de desarrollo son las precursoras del reciente interés en una explicación mecanicista la homología. (Laubichler 2000).

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

carácter, o la potencia de la selección natural como mecanismo evolutivo. Muchas de las nuevas definiciones del concepto de homología toman como referente el desarrollo, especialmente las que defienden el *concepto biológico de homología* (Roth 1984, Wagner 1989, 1994, Donogue 1992). La asunción central de este concepto es que los homólogos son unidades de la evolución fenotípica. Es decir, son partes cuasi-autónomas individualizadas de un organismo que comparten ciertos elementos y propiedades variacionales. Por lo tanto, si dos caracteres son homólogos, sólo pueden diferir en esos aspectos de estructura que no están sujetos a constricciones de desarrollo compartidas (por ejemplo, en el caso de las extremidades de los vertebrados existe variación en el número de dedos, pero no en el número de huesos en el “brazo” y “antebrazo”). El papel de las constricciones de desarrollo es, por lo tanto, desde este punto de vista, garantizar la identidad de dos estructuras limitando las propiedades variacionales de las mismas.

Las homologías se presentan a diferentes niveles de la jerarquía biológica y se reconocen por criterios de comparación específicos para cada nivel (Abouheif 1999). ¿Hasta qué punto estas diferentes formas de homología coinciden? ¿Se pueden deducir una homología morfológica basada en homólogos genéticos? Aunque puede considerarse que son cuestiones todavía abiertas, al parecer la evidencia disponible sugiere que existe una tendencia evolutiva hacia una progresiva independencia de los homólogos de sus constituyentes genéticos. En cualquier caso, es claro que para dirimirlas va a ser necesario un enfoque analítico-causal, que busque una explicación para la existencia de homólogos morfológicos en los procesos de desarrollo que los producen (Wagner 1989).

En resumen, el problema de las homologías, que parecería haberse reducido al del establecimiento de relaciones filogenéticas entre diferentes especies en función de sus genes, ha cobrado una nueva dimensión de complejidad. La *multiple realizabilidad genética* de los homólogos, es decir, la posibilidad de que un mismo homólogo tenga precursores diferentes y del mismo modo, que diferentes homólogos compartan las mismas rutas de activación genéticas, pone de manifiesto la necesidad de elaborar principios explicativos cualitativamente diferentes a los usados habitualmente en la teoría evolutiva estándar para dar cuenta de las similitudes morfológicas entre especies. Las homologías no son reducibles a un tipo de explicación puramente genética, y como unidades cuasi-autónomas de la evolución morfológica, prefiguran un nuevo nivel de organización en el que las interacciones entre genes, productos genéticos y recursos del entorno contribuyen causalmente a la construcción del organismo y prefiguran posibles vías para su evolución.

El estudio de los mecanismos emergentes de construcción orgánica, por lo tanto, se muestra indispensable para el estudio de problemas clásicamente tratados desde un

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

punto de vista filogenético. Pero además, este estudio de la organización biológica, como veremos a continuación, se complementa a su vez desde una perspectiva evolutiva. Es decir, el problema de la identificación y definición de las homologías va a aparecer indisolublemente ligado a la cuestión de su origen, mantenimiento y evolución.

2.3 La evolución de las homologías

Una homología morfológica es producto de una organización estructural que mantiene elementos de construcción idénticos a pesar de la existencia de variación en su constitución genética. El reconocimiento de este hecho biológico es, para Müller y Wagner, crucial para entender el origen y diversificación de la forma orgánica. Pero además nos obliga a plantearnos otra cuestión: ¿cómo puede explicarse el origen, establecimiento, conservación y organización de estos “bloques de construcción” en la evolución? Es decir, estos investigadores piensan que para entender qué es una homología necesitamos un enfoque *genealógico* que de cuenta de su origen y su posterior evolución.

Un enfoque de este tipo va a ligar, por lo tanto, el problema del establecimiento de homologías con otro gran problema de la concepción heredada, el origen de innovaciones evolutivas (Müller 2003). La variación continua, gradual, del flujo genético en un población, nunca ha llegado a ser aceptado completamente por los internalistas como un mecanismo que pueda generar novedades morfológicas. Y en efecto, como veíamos más arriba, una característica, una homología biológica, no puede definirse únicamente en términos de su constitución genética.

Müller y Wagner (1991) unifican, por lo tanto, ambos problemas, y definen una novedad morfológica como una estructura que no es homóloga a ninguna estructura en la especie ancestral ni homónoma a otra estructura del mismo organismo. Entender el origen de una innovación, por lo tanto, implica entender cómo se establecen las homologías en el proceso evolutivo. Posteriormente Müller & Newman (1999), proponen que el origen y establecimiento de homologías, y por lo tanto, de novedades morfológicas, en la evolución, es producto de un proceso en tres etapas, que denominan generativa, integrativa y autonomizada.

i) Etapa generativa. En un principio, sugieren, las homologías aparecerían como consecuencia de propiedades físico-químicas de los sistemas de desarrollo. Estos autores distinguen entre dos tipos de mecanismos que pueden dar origen a las homologías: mecanismos pre-mendelianos y mendelianos. Los mecanismos pre-mendelianos, en funcionamiento en los primeros seres multicelulares, sin sistemas de control genético de su desarrollo, serían consecuencia de la variación de las propiedades genéricas. Es decir, según esta hipótesis, propiedades físicas de células y tejidos, como

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

por ejemplo la adhesividad celular, serían determinantes en los procesos de interacción multicelular primigenios y darían lugar a la generación de un número limitado de estructuras de construcción primarias⁸³. De hecho, muestran cómo pequeñas modificaciones en la adhesividad, junto a alteraciones en la proliferación y tamaño celular pueden dar cuenta de, virtualmente, todas las estructuras básicas de los metazoos más simples, como la invaginación, compartimentalización, formación de capas múltiples y segmentación (Müller & Newman 1999). Estas primeras estructuras genéricas podrían proporcionar moldes morfogenéticos para un aumento de la complejidad de la interacción bioquímica y, posteriormente, podrían ser fijadas genéticamente, lo que aseguraría su heredabilidad y resultaría en la moderna dependencia entre forma y circuitos genéticos.

En la fase mendeliana, caracterizada por la existencia de sistemas de desarrollo genéticamente evolucionados, los organismos exhiben las alteraciones clásicas o mendelianas del fenotipo causadas por la mutación y la variación de alelos, pero las formas particulares que los fenotipos adoptan continúan dependiendo de las propiedades materiales de los tejidos y, por lo tanto, están sujetas a determinación epigenética.

El concepto de iniciación epigenética de una característica en la fase mendeliana no contradice directamente los mecanismos darwinianos clásicos. No niega que el cambio evolutivo pueda ser gradual. La selección natural puede, por ejemplo, actuar en parámetros como el tiempo de activación o desactivación de ciertos procesos de desarrollo que influyen sobre propiedades del nivel celular (proliferación celular, diferenciación, etc.), pero no puede producir nuevos elementos independientes, es decir, nuevos homólogos. La aparición de nuevos homólogos está supeditada a que las modificaciones graduales evolutivas de los parámetros de desarrollo alcancen umbrales críticos (Müller 1990, Streicher & Müller 1992, Raff 1997). Estos umbrales pueden consistir, por ejemplo, en el número de células para la formación del blastema, la distancia entre tejidos inductivos, concentración de un morfogen, etc. y dependerán del contexto epigenético en el que el proceso se desarrolla, pudiendo resultar en la pérdida de una estructura o la formación de una nueva.

⁸³ La influencia de procesos físicos autoorganizativos en el desarrollo, se manifiesta también en los gradientes bioquímicos y su capacidad para generar patrones (Nijhout 2003) o las oscilaciones químicas (Pourquié 2003, Kaneko 2003). Este último investigador muestra, mediante un modelo matemático de células complejas idénticas en comunicación metabólica, cómo miembros individuales de una comunidad celular idéntica genéticamente pueden adoptar estados dinámicos especializados que persisten mientras la interacción celular persiste. Por lo tanto, diferentes fenotipos celulares pueden aparecer epigenéticamente. En el desarrollo este tipo de dinámica (inter-intra dynamics) puede proporcionar un medio para la diversificación inicial en masas de tejido uniformes. En la evolución, el cambio genético podría estabilizar las diferencias fenotípicas originariamente dinámicas y dependientes de la interacción. La evolución de los componentes genéticos de esos sistemas llevaría a producir organismos cada vez más generados por rutinas genéticas programadas, dando lugar a la transición de la física al desarrollo moderno.

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

Por lo tanto, en la fase mendeliana, las novedades morfológicas aparecen a menudo como un subproducto de la modificación evolutiva del sistema de desarrollo. Este concepto representa el núcleo de “la hipótesis del efecto colateral” (*side effect hypothesis*) del origen de nuevos rasgos en la evolución morfológica (Müller 1990). El origen de nuevos homólogos en un plan corporal dado es contingente de la estructura epigenética del sistema de desarrollo particular adquirido por un linaje evolutivo. El proceso de individualización constructiva y de desarrollo viene después (Wagner 1989).

ii) Etapa integrativa. La generación de nuevos elementos estructurales no establece de por sí una homología. Esta sólo aparece cuando un nuevo elemento se integra al plan corporal y se mantiene en, por lo menos, una especie derivada. Este proceso denomina “integración” y tiene lugar mediante diferentes mecanismos que actúan a diferentes niveles de organización –genética, de desarrollo, fenotípica y funcional.

Fuera del contexto de las homologías se han discutido varios modelos de integración genética (Waddington 1957, 1962), que son aplicables al origen de nuevas homologías. Una de las posibilidades es que el proceso de integración ocurra a través de la co-optación de genes de control del desarrollo redundantes, vía el mecanismo que Roth (1988) denomina “pirateo genético” (*genetic piracy*), por el cual se usan nuevos genes para controlar procesos de desarrollo previamente no relacionados. Se conocen muchas casos en los que genes regulatorios ortólogos o parálogos adquieren nuevas asociaciones y nuevos roles de desarrollo a lo largo de la evolución (Wray 1999). El genoma puede entonces ganar control sobre las condiciones epigenéticas responsables de la iniciación de nuevos elementos de construcción, y los procesos formativos pueden quedar de esta manera “sobredeterminados” (Newman 1994). Como el proceso implica un creciente número de estructuras y rutas genéticas, puede resultar en un mapping genotipo-fenotipo cada vez más preciso. Existe un modelo que puede apoyar esta hipótesis que muestra cómo en un proceso evolutivo se tiende a sustituir redes genéticas emergentes a jerárquicas (Salazar Ciudad et al. 2001). Otros modelos de integración genética (Kaneko and Nanjundiah 2003) aportan datos para apoyar la hipótesis de que la consolidación genética es secundaria a la innovación fenotípica (Newman and Müller 2000).

Sin embargo, no toda la integración corresponde necesariamente a una fijación genética temprana. De hecho, muchos rasgos fenotípicos pueden ser suprimidos experimentalmente cambiando las condiciones epigenéticas de su formación (Hall 1983, Gilbert 2001). Por ello, para conseguir la integración de un rasgo es importante que las condiciones epigenéticas bajo las cuales la homología en cuestión se originó sean estables. La selección estabilizadora, que resulta en la generación del nuevo carácter en cada generación, puede intervenir sin por ello implicar la fijación genética del carácter. En estos casos, la integración epigenética precede realmente a la integración genética y

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

puede ser mantenida por largos periodos de tiempo, estabilizando homologías incipientes antes de su cableo genético (Johnston and Gottlieb 1990).

De este modo, los mecanismos genéticos, de desarrollo y constructivos de la organización morfológica van entrelazándose y resultan en la integración progresiva de los complejos característicos. Los mecanismos epigenéticos son fundamentales en este proceso de organización del diseño corporal ya que proporcionan moldes para la integración genética y fenotípica. Estos procesos integrativos fijan los nuevos caracteres que aparecen como una consecuencia de mecanismos condicionales, generando las unidades de construcción heredables que constituyen las homologías.

iii) Etapa de autonomización. Las homologías, en su forma más evolucionada, se caracterizan por una independencia progresiva de los procesos de desarrollo y genéticos que llevaron a su primera aparición (generación) y subsiguiente fijación (integración). Esta progresiva independencia del diseño estructural de los mecanismos generativos y variaciones ha sido denominada “autonomización” (Müller and Newman 1999).

La evidencia empírica que apoya la autonomización continúa acumulándose. Al parecer, se puede alcanzar el mismo resultado fenotípico siguiendo rutas de desarrollo distintas, lo que explica que la variación y complejidad genética y morfológica estén poco correlacionadas. La múltiple realizabilidad de los homólogos implica, por lo tanto, un desacople entre la evolución genética y morfológica. Los homólogos trascienden sus constituyentes moleculares, epigenéticos y genéticos, y asumen un papel independiente, organizacional, en la evolución, es decir, conforman atractores morfológicos robustos frente a condiciones adaptativas cambiantes. De este modo, las homologías parecen ser elementos autonomizados del fenotipo que se mantienen en la evolución a causa de su organización, que se expresa en complejos genéticos, de desarrollo y estructurales heredables⁸⁴. La evolución morfológica, por lo tanto, va a estar más determinada por las propiedades organizativas de los homólogos que por sus constituyentes genéticos. En palabras de Müller, “homologues are more influential for the further path of morphological evolution than the primary genetic conditions underlying their origin and the biochemical circuitry that controls their developmental formation” (Müller 2003).

Este tratamiento de las homologías es internalista, en el sentido de que se refiere a los mecanismos biológicos organizativos que las causan, pero además integra los aspectos genealógicos e históricos en los que insiste la visión externalista, es decir, pone de manifiesto que una comprensión adecuada del origen y establecimiento de nuevos homólogos va unida al estudio de su organización y viceversa. Una tarea central en la

⁸⁴ Homologues are autonomized elements of the morphological phenotype that are maintained in evolution due to their organizational roles in heritable, genetic, developmental, and structural assemblies (Müller 2003, p. 65)

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

evo-devo va a consistir en la elucidación de la relación entre las reglas de organización que gobiernan la interacción entre los determinantes genéticos, epigenéticos y construccionales en el proceso de desarrollo y la dinámica evolutiva. De momento la evidencia indica que la evolución morfológica y la genética están desacopladas, lo que obliga a reconsiderar los principios causales de la concepción heredada, construida sobre una noción de evolución fundamentalmente genética. Los primeros pasos en esta dirección, como veremos a continuación, tratan de determinar las propiedades que hacen a un sistema capaz de evolucionar por selección natural, características que hasta ahora se hacían depender únicamente de las propiedades de los constituyentes genéticos de la vida.

3. De la adaptación a la evolucionabilidad

El programa de investigación de la concepción heredada ha estado ocupado en la tarea de explicar por qué se producen las adaptaciones particulares de los organismos. La evo-devo, sin embargo, se sitúa a un nivel superior de abstracción y trata de esclarecer cuáles son las *condiciones de posibilidad* de un proceso evolutivo adaptativo. El estudio de la evolucionabilidad, término acuñado por Dawkins (1988), va a ser, por lo tanto, una de sus tareas fundamentales.⁸⁵ (Gerhart & Kirshner 1997, Raff 1997, von Dassow & Munro 1999). Los estudios sobre la evolucionabilidad de un sistema tratan de determinar el potencial de un linaje para generar variantes heredables que respondan “productivamente” a presiones externas. Este tipo de investigación ha permanecido un tanto al margen del *mainstream* del evolucionismo puesto que puede parecer que atenta contra la rotunda división conceptual —fundamentada en último término en el *dogma central* de la biología molecular— entre la generación de variación y la selección.

El dogma central, en su versión molecular, establece que la información genética “fluye” de los ácidos nucleicos a las proteínas, pero nunca en sentido inverso. Aunque la evo-devo no implica necesariamente una ruptura con el dogma, sí que pone en cuestión varias interpretaciones o consecuencias que, erróneamente, tienden a derivarse del mismo. Por un lado, el dogma central tiende a interpretarse como el firme criterio de demarcación entre el darwinismo y el lamarckismo, ya que impide la herencia de caracteres adquiridos durante el desarrollo. Los cambios que el organismo sufre en su ontogenia no pueden transferirse a su material genético, el depositario en último término, desde esta visión, de la información que lo constituye. Ya vimos como la evo-

⁸⁵ “[E]volutionary developmental biology (EvoDevo) expects to articulate how the diversity of organic form results from adaptive variation in development. ... [T]he central problem of EvoDevo is to understand how the architecture of development confers evolvability” (Von Dassow & Munro 1999, p.307).

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

devo, interesada en los cambios en la *expresión* genética, va a estudiar mecanismos que permiten la herencia de recursos no genéticos, de “rasgos” adquiridos durante el desarrollo, como por ejemplo patrones de metilación genética, circunstancia que no implica, en este caso, una violación del dogma.

Por otro lado, y volviendo a la cuestión que nos ocupa en este apartado, existe otra forma de interpretar el dogma central que consiste en la afirmación de que la generación de variación en una población no está relacionada con la presión adaptativa a la que está sometida, y que, en este sentido, la variación que se genera es aleatoria con respecto a ella. Esta perspectiva ha hecho que la capacidad evolutiva de los organismos, es decir, la capacidad de generar variaciones no-letales, se haya tomado como un primitivo, o más bien como una capacidad derivada, en último término, de las propiedades de las moléculas de ADN.

Sin embargo, el dogma central no impide que los mecanismos de generación de variación estén también sometidos a selección. Al contrario, la selección debería, en principio, favorecer la existencia de sistemas generadores de variación que aumenten el potencial evolutivo de sus portadores. Esto implica, por lo tanto, que los mecanismos generadores de variación van a estar adaptados a esa función, y que por lo tanto, la generación de variación, puede dejar de ser tan aleatoria e independiente del contexto como se pensaba. De hecho, el propio Dawkins (1988), defiende la existencia de una selección de alto nivel sobre propiedades variacionales del sistema de desarrollo que aumentan el potencial evolutivo de sus portadores⁸⁶. Un evento como el de la invención de la segmentación —que al parecer ha ocurrido independientemente dos veces en la historia evolutiva, una en el linaje que lleva los anélidos y artrópodos y otra en el que lleva a los vertebrados— por ejemplo, no puede compararse con el desarrollo de un pico más largo, puesto que aquel abre toda una nueva serie de posibilidades evolutivas, mientras que éste sólo puede conducir hacia una determinada dirección.

La cuestión de fondo es tratar de esclarecer qué tipo de propiedades hacen que un sistema pueda evolucionar por selección natural. No todo tipo de sistema puede evolucionar mediante un proceso selectivo, de hecho, dada la complejidad de los sistemas biológicos actuales puede parecer sorprendente que puedan ser capaces de evolucionar⁸⁷. Este es un hecho constatado por otra disciplina también preocupada por la

⁸⁶ “Perhaps there is a sense in which a form of natural selection favors, not just adaptively successful phenotypes, but a tendency to evolve in certain directions, or even just a tendency to evolve at all” (Dawkins 1982, p. 219).

⁸⁷ “One may wonder, (...) how complex organisms evolve at all. They seem to have so many genes, so many multiple or pleiotropic effects of any one gene, so many possibilities for lethal mutations in early development, and all sorts of problems due to their long development” (J. T. Bonner, 1988, p173.)

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

capacidad evolutiva de los sistemas: la computación evolutiva⁸⁸. Uno de los primeros experimentos en computación evolutiva consistió en tratar de evolucionar programas mutando y seleccionando el código (Friedberg 1959). El resultado fue que, a pesar de un proceso selectivo largo y continuado, las mutaciones sólo producían errores en el programa, su evolución adaptativa era imposible. En efecto, no es posible mejorar el rendimiento de un programa alterando letras aleatoriamente en el código fuente de un programa: el proceso selectivo no produce adaptaciones universalmente. Las mutaciones tienen que, de algún modo, ser capaces de producir resultados favorables. El “problema de la representación” en computación evolutiva consiste en cómo codificar un problema para que un proceso de variación aleatoria/selección pueda producir una solución. ¿Cómo se traduce este problema en el terreno biológico?

Los trabajos biológicos sobre la evolucionabilidad analizan la estructura del mapa genotipo-fenotipo, que en los sistemas vivientes se manifiesta en el proceso de desarrollo, para tratar de extraer las principales características que hacen posible el proceso evolutivo. Se estudia de qué modo se construye el organismo para entender cómo se produce la variedad que proporciona la materia prima de un proceso de selección natural (Schank & Wimsatt 2001). Es decir, se trata de dar cuenta de la propia capacidad para que la variación generada pueda producir resultados funcionales en lugar de “ruido”. La pregunta central que se plantea en este tipo de estudios es ¿de dónde proviene la capacidad de los sistemas vivientes para facilitar la generación de variación fenotípica seleccionable no-letal a partir de mutaciones aleatorias? Se trata, en definitiva, de determinar las condiciones de posibilidad de la evolución por selección natural.

Durante el siglo pasado, varios autores propusieron diferentes tipos de evolucionabilidad. Baldwin, Osborn y Lloyd-Morgan y más tarde Schmalhausen y Waddington se centraron en la adaptabilidad fisiológica y de comportamiento de los organismos, en sus normas de reacción adaptativas, como la principal fuente de variación promotora de la evolucionabilidad de los mismos. De este modo, el organismo podría alterar inicialmente su fenotipo durante condiciones de estrés sin necesidad de un cambio genético y posteriormente acumular cambios heredables que estabilizasen ciertos aspectos de la respuesta adaptativa. La variación aleatoria, mayormente presente

⁸⁸ La computación evolutiva es una línea de investigación en creciente desarrollo, en la que se usan simulaciones inspiradas en la evolución biológica para resolver problemas de optimización e ingeniería. Incluye los algoritmos genéticos (Holland 1992), estrategias evolutivas (Rechemberg 1994), programación evolutiva (Fogel et al. 1966) y programación genética (Koza 1992). Estos estudios han mostrado que la evolucionabilidad de un sistema está directamente relacionada con lo que se denomina el “problema de la representación”, es decir, el problema del diseño de la estructura del mapa genotipo-fenotipo (Wagner & Altenberg 1996).

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

en forma de mutaciones genéticas, no tendría que crear variación de novo, sino sólo estabilizar alternativas latentes en el fenotipo.

Este tipo de estudios sobre procesos epigenéticos sirvió para hacer ver que una representación adecuada de la estructura genotipo-fenotipo no sólo ha de tener en cuenta factores programados del desarrollo, sino que ha de incluir una nueva dimensión que dé cuenta de las interacciones entre el genoma y el contexto dinámico en el que actúa.

4.1 La “caja de herramientas” del desarrollo

Decíamos en el apartado anterior que la evidencia apunta a un cierto desacople entre la evolución genética y la morfológica, y que este hecho hace necesario estudiar el tipo de mecanismos que permiten generar variación heredable a nivel morfológico. El trabajo de Gerhart y Kirschner (1997) ha estado dirigido fundamentalmente en esa dirección. En efecto, ciertas propiedades organizativas de procesos biológicos celulares y de desarrollo, como la modularidad, robustez, conexión regulatoria débil y comportamiento exploratorio, podrían facilitar la generación de cambio fenotípico por mutación aleatoria (Gerhart y Kirschner 1997). Estos procesos de propósito múltiple han sido llamados la “caja de herramientas” (*developmental toolbox*) del organismo, puesto que se supone que el cambio evolutivo morfológico ha tenido lugar en su mayor parte debido a cambios regulativos en el tiempo, lugar, cantidad y combinaciones de estos procesos (Carroll et al. 2001).

El cambio genético heredable permite pequeñas alteraciones regulatorias que actúan sobre procesos modulares conservados, de desarrollo y celulares, que, usados en diferentes combinaciones, en tiempos y lugares diferentes, pueden generar rasgos seleccionables. Debido a su adecuación para ser usados de múltiples formas, los procesos conservados facilitan la generación de variación fenotípica por mutación aleatoria sobre los procesos regulativos. Esta interpretación de la evolucionabilidad puede por lo tanto denominarse una hipótesis de “variación facilitadora”. Los organismos con una alta evolucionabilidad podrían tener un índice de mortalidad más bajo y necesitar menos mutaciones para generar un cambio fenotípico particular.

A pesar de grandes diferencias de morfología y estilo de vida, estos procesos conservados son comunes a todos los animales. Estudios comparativos de ADN de diferentes especies han revelado una conservación de secuencias extensiva en los componentes proteicos de estos procesos y han llevado a identificar procesos conservados de señalización intercelular, proliferación celular controlada, morfogénesis, y muchos circuitos regulatorios genéticos. Estos procesos son usados repetidamente en diversos lugares y tiempos dentro del mismo organismo durante su desarrollo para generar diferentes rasgos tanto en el mismo individuo como en otros. Cuando un rasgo

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

particular es favorecido por la selección, todos los procesos que generan ese rasgo son también seleccionados.

La analogía de la “caja de herramientas” hace alusión además a las propiedades instrumentales que hacen estos procesos regulables, versátiles y robustos, ajustando su uso en diferentes combinaciones para diferentes fines. La generación de variación es facilitada por tres tipos de propiedades (Gerhart & Kirsner 2003).

Modularidad. Los complejos multifuncionales están subdivididos en subprocesos independientes, reduciendo de este modo el daño pleitrópico de la mutación. Tienen las propiedades de flexibilidad (en su rango de salidas), robustez (autorregulación para funciones bajo un gran rango de condiciones tanto internas como externas) y capacidad de respuesta a entradas regulatorias externas. Entre los ejemplos se incluyen: numerosos dominios Hox que subdividen la dimensión anteroposterior del embrión, cada uno expresando un factor de transcripción Hox diferente o una combinación de factores, diversas cascadas regulatorias de numerosos tipos celulares citodiferenciados y unidades organulares que funcionan dentro la célula eucariótica individual.

Conexión regulatoria débil de los procesos celulares. Dos características de los módulos favorecen la conexión débil. Primero, contienen elementos regulables, *loci* en los cuales las entradas regulatorias pueden ser registradas para afectar la función del módulo. Segundo, el módulo está construido con una capacidad inherente a estar activo o inactivo. Con estas características, una nueva entrada regulatoria que haya aparecido por variación y selección necesita sólo actuar sobre características ya presentes, más que producirlas *de novo*. Ejemplos incluyen las numerosas proteínas alostéricas de la célula, varios circuitos de control transcripcional *on-off*, como los que controlan la especificación/diferenciación de las antenas en los insectos o las células nerviosas. Un módulo con estas propiedades presumiblemente necesitará menos cambios mutacionales para lograr una nueva conexión regulatoria y tendrá más soluciones disponibles.

El *comportamiento exploratorio* de algunos procesos permite una gran reducción la información que se necesita para lograr una salida específica o una nueva salida. Estos procesos versátiles generan variación (varias salidas) y son sensibles a la selección de salidas específicas por agentes fisiológicos. Entre los ejemplos se incluyen numerosas inducciones embriónicas, el desarrollo de conexiones nerviosas, el sistema inmune adaptativo, y la cresta neuronal de los embriones vertebrados. Los axones, por ejemplo, se extienden y conectan aleatoriamente a objetivos en una zona local del embrión. Las conexiones son tentativas, pero un subconjunto acaba estabilizándose, reflejando el uso funcional de esas conexiones por agentes locales, otras conexiones desaparecen.

Explicar la evolución de la morfología requiere hacer uso de un tipo de investigación un tanto ajena a la estándar. Requiere un estudio de los procesos de construcción

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

orgánicos, de su estructura y organización, de los diferentes mecanismos que posibilitan la generación de niveles de creciente complejidad. Pero al mismo tiempo, requiere una explicación de cómo estos mecanismos han podido evolucionar. La propuesta de una “variación facilitadora” permite tratar de forma unificada procesos que hasta hace poco se veían como en oposición.

4.2 El problema de las unidades de selección

Antes de continuar, expondremos uno de los problemas fundamentales que ofrece el concepto de evolucionabilidad desde la perspectiva sintética y que tiene que ver con el debate sobre las unidades de selección. La evolución de mecanismos que permitan una generación de variación adecuada, como la recombinación, mutación, o reproducción sexual, podría explicarse por medio de una selección a nivel de la especie, ya que no se ve como estas propiedades pueden ser beneficiosas al un organismo individual. Este tipo de explicación, sin embargo, sufrió duras críticas desde los 60 por el trabajo de Hamilton (1964), Williams (1966) o Maynard Smith (1971). Estos teóricos pusieron de manifiesto que en la mayoría de las circunstancias un carácter no se mantendrá en la población a menos que beneficie directamente a los individuos portadores del mismo, sin importar el beneficio a la especie. Es más, aunque la aparición de mecanismos que fomenten la evolucionabilidad, o por ejemplo el altruismo, puedan beneficiar a la especie, en muchas ocasiones el comportamiento cooperativo del organismo o una alta tasa de variabilidad genética puede ir en detrimento del mismo. En un periodo de cambio en el entorno, existirá una selección sobre la generación de variación más alta, pero esto no sucede en un periodo de estabilidad. ¿Cómo explicar entonces la persistencia de mecanismos generadores de variabilidad en la evolución?

El problema se agrava ya que, como demuestran varios modelos evolutivos, bajo condiciones constantes prevalece el genotipo óptimo, es decir, la variación tiende a ser eliminada (Wright 1935), Lewontin (1974). Si los mecanismos que favorecen la evolucionabilidad son costosos y producen beneficios sólo intermitentemente, ¿cómo explicamos la evolución de procesos que mantienen y producen variación?

Se han hecho diferentes intentos de explicar dentro del paradigma individual la evolución de estos procesos que parecen a primera vista haber evolucionado debido a su capacidad de mejorar la habilidad del sistema genético para responder adaptativamente a la selección.

Por una parte, este tipo de procesos robustos, flexibles, regulables y modulares que Gerhart y Kirschner describen son plausiblemente los más apropiados para generar organismos complejos bajo condiciones externas e internas inevitablemente variables.

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

Estas características podrían ser directamente seleccionadas en individuos y la evolucionabilidad podría ser un producto colateral. Las propiedades que fuesen buenas a corto plazo para el desarrollo del organismo podrían también facilitar el cambio evolutivo. Quizás los organismos hayan evolucionado procesos en los que la estabilidad fenotípica complemente el cambio evolutivo y en el que la conservación complemente la variación.

Es más, los procesos con estas propiedades pueden ser más apropiados para la descendencia con modificación por bricolage regulatorio. Son usados repetidamente en el desarrollo de muchos rasgos dentro de un individuo, en diferentes sitios, tiempos y niveles, y en muchas combinaciones. La capacidad para la modificación podría haber sido seleccionada directamente o coseleccionado con nuevos rasgos, por lo que los procesos y componente gradualmente ganarían propiedades instrumentales. La generación de exaptaciones repetidas puede haber incrementado en eficacia en el curso de la evolución en forma de procesos a los que se les va dando un segundo tercer o más usos (Gerhart & Kirshner 2003).

4.3 Evolucionabilidad y estabilidad de los bauplanes

El carácter modular de los procesos de organización morfológica hace posible su combinación para generar formas de organización a niveles superiores. El último nivel de organización en la evolución morfológica podría considerarse el del denominado plan corporal (*bauplan*⁸⁹). La estabilidad de las formas corporales básicas de los mayores *phyla* en la evolución (inalteradas fundamentalmente desde el Cámbrico), lleva a pensar que es posible que estas formas de organización tengan un papel importante en la evolucionabilidad. Aunque ciertas interpretaciones consideran que esta gran estabilidad puede ser resultado de ciertas constricciones, en el sentido negativo del término, entre los procesos que les dan lugar, y que impiden el cambio evolutivo, Gerhart y Kirschner piensan que, aunque esto puede ser cierto en parte, no ofrece una explicación completa, ya que nos enfrentamos a una persistencia a muy largo plazo sin una presión selectiva para su conservación, “unselected constrained features would be expected to go extinct in the time since the mid-Cambrian” (p.301).

En el espíritu del resto de su trabajo, la alternativa que proponen es que los planes corporales conservados han sido seleccionados continuamente junto a las diversificaciones que han sido construidas sobre ellos en estados posteriores de desarrollo. El plan corporal tendría una función esencial en activar, orientar, proporcionar y situar los procesos del desarrollo posterior. La estabilización del plan

⁸⁹ El término *bauplan* fue acuñado en 1945 por Woodger (Hall 1992).

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

corporal por medio de interacciones que constriñen su cambio puede, por lo tanto, ser positivo para la diversificación en etapas posteriores. El plan puede haber sido seleccionado para no cambiar, seguir siendo el mismo. Esta “mismidad” incluye su flexibilidad, versatilidad y robustez.

4. Conclusiones

Si las constricciones de desarrollo tienen potencial generativo, como pensamos, y sirven para indicar posibles direcciones de cambio evolutivo, seguramente habrán sido seleccionadas. Esto requiere que estas constricciones, las “reglas de construcción” determinantes en último término de las características morfológicas que se manifiestan en forma de homologías, tienen que cumplir ciertos requisitos mínimos para ser a su vez evolucionables. Estos requisitos parecen vienen dados por la robustez y flexibilidad ontogenética, que implican en términos evolutivos variabilidad, heredabilidad y la adopción de una organización modular. Gerhart y Kirschner proponen una serie de mecanismos causales que cumplen estas condiciones que pueden sentar la base para un estudio de las propiedades más generales que un sistema ha de cumplir para poder evolucionar, propiedades en último término orgánicas y sistémicas. En definitiva, las propiedades de los sistemas de desarrollo que los hacen más adaptables, como su robustez o plasticidad, son las mismas que los hacen más propensos a evolucionar. Existe una fuerte presión selectiva, por lo tanto, por propiedades sistémicas, internas, de los sistemas de desarrollo.

La selección natural deja de verse como un mecanismo productor de adaptaciones particulares para pasar a ser un proceso que promueve la evolucionabilidad seleccionando mecanismos y procesos productores de adaptabilidad que, en último término, vienen a coincidir con los propios procesos organizativos que constituyen al organismo. La adaptación deja de ser un reflejo superficial de la forma, puesto que la forma, es decir la organización que permite la generación de variación no-letal, es la adaptación mas importante, distendiendo en gran medida la tensión interno-externo. Estos autores proponen una hipótesis muy similar en espíritu a la que Kauffman nos ofrecía en el primer capítulo: la selección natural, la evolución, elige propiedades que hacen que la propia evolución sea posible⁹⁰. La reflexividad o autorreferencialidad inherente a la fenomenología biológica (Hofstadter 1987), la capacidad de producirse a

⁹⁰ También Conrad (1990, 1998) parece optar por esta interpretación. “The idea that variation and selection can mold passive systems to produce arbitrarily biological forms and functions is incompatible with the manifest fact tht biological organization are not passive, with the fact tht passive systems are too fragile to exhibit evolutionary transformations at all comparable to those taht occur in biology” (p.42).

IV. La influencia del desarrollo en la evolución (y viceversa)

sí misma, de constituirse a través de su cambio parece ser también una propiedad de la misma evolución.

El oportunismo de la selección natural es un hecho bien conocido, sin embargo, la evo-devo pone de manifiesto que una explicación selectiva ha de venir acompañada de un estudio previo de los mecanismos que generan las variantes posibles. Este énfasis en hacer explícitos los mecanismos que generan la forma para poder entender la evolución es central, puesto que, en caso contrario, es decir, dando por supuesta una “ilimitada variabilidad” como hipótesis nula, acabaría otorgándose a la selección natural un poder explicativo que no posee en sí misma.

Decíamos en el segundo capítulo que el adaptacionismo metodológico trataba también de entender la organización biológica de forma mecánica. Sin embargo, el mecanicismo de la evo-devo es fundamentalmente diferente. Pongamos por caso el tratamiento de las homologías. Mientras que el mecanicismo adaptacionista (maquinismo) opta por una descomposición funcional del organismo en la que la función de cada parte puede ser explicada independientemente de la organización en la que está inserta, y acaba recayendo en último término en propiedades estructurales de uno o varios genes, el mecanicismo de la evo-devo ofrece un tipo de explicación en el que el peso de la misma recae en cómo los componentes están organizados. De este modo, tratar de entender las homologías en función de los genes concretos que la componen es problemático puesto que su organización surge de un entramado causal que permite sustituir unos componentes por otros. El mecanicismo emergente de la evo-devo contempla la organización biológica como un proceso epigenético, flexible, en el que la funcionalidad de cada parte está distribuida en la organización en la que está inserta.

Capítulo V

La evolución del concepto de gen: de los factores mendelianos a las redes genéticas de la evo-devo

Talk about parasitic DNA and its continuing role in the evolution of lifeforms may give some the impression of lending credence to trendy talk about the selfish gene also known as “the replicator”. It shouldn’t. (...) The idea that a naturalistic account of evolution within a roughly Darwinian framework requires a fundamental replicator is patently false.

Lenny Moss (2003, p. 194)

1. Introducción

En el capítulo anterior vimos cómo la evo-devo solventa en gran medida la tensión entre internalistas y externalistas, ya que pone de manifiesto que la selección natural favorece sistemas altamente evolucionables, y que las características que promueven la evolucionabilidad de los sistemas de desarrollo son propiedades sistémicas. La cuestión es si los resultados de la evo-devo, según nuestra interpretación, son extrapolables a los niveles más básicos de la organización biológica. Es decir, si este tipo de propiedades sistémicas, constructivas, y evolucionadas de los sistemas de desarrollo modernos, son un reflejo de algún tipo de propiedad más básica, presente ya en la expresión mínima de la vida.

De este modo, en este capítulo nos proponemos estudiar de qué manera se entiende la causalidad genética en la evo-devo. Este análisis revelará que los genes que estudian estos investigadores tienen propiedades completamente diferentes a las de los genes sobre los que se construyó la Síntesis Moderna y que, aunque con importantes mutaciones, heredaría la teoría evolutiva estándar. Este cambio conceptual no es trivial puesto que el concepto de gen ha sido la base sobre la que se ha desarrollado gran parte de la biología del último siglo y un cambio en su interpretación supondrá también un cambio de perspectiva que afecta tanto a la visión del organismo como a la de la propia evolución.

Con respecto a esta cuestión, es decir, a la de qué modo diverge la evo-devo de la concepción heredada, hay que señalar previamente que la evo-devo no es una disciplina totalmente homogénea. Varios autores los han constatado la existencia de diferentes

V. La evolución del concepto de gen

programas de investigación dentro de la misma (Hall 2000, Callebaut & Müller 2002, Sarkar & Robert 2003, Gilbert 2003). Sin embargo, no existe un consenso a la hora de caracterizar a las diferentes posiciones, debido a la falta de un criterio claro de demarcación. Hall, por ejemplo, defiende la existencia de dos programas diferentes, evo-devo, y devo-evo⁹¹. Sostiene que, mientras que la evo-devo es una síntesis entre la evolución y el desarrollo con propiedades emergentes que no se encontrarían realizando un análisis por separado del desarrollo y la evolución, la devo-evo (biología evolutiva “desarrollista”), vería la teoría de la evolución actual, la concepción heredada, como una teoría incompleta, y trataría de modificarla o al menos reemplazarla, con una teoría basada en el desarrollo, en la que los genes no se consideren las únicas unidades fundamentales del cambio evolutivo.

Gilbert (2003) no está de acuerdo con la distinción de Hall. Por un lado, piensa, está la cuestión de la necesidad o no de completar la teoría estándar con las aportaciones de la biología del desarrollo, y por otro, la sugerencia de que esta integración sólo se pueda realizar disminuyendo la prioridad causal de los genes en la evolución. Mientras que la primera parte del argumento estaría en consonancia con los objetivos de la evo-devo, ya que la mayoría de sus practicantes aceptarían la necesidad de una teoría evolutiva más centrada en el desarrollo, el problema de la prioridad causal de los genes en la evolución causa divergencias. La evo-devo, afirma, resulta de las interacciones entre modelos de la evolución de la genética de poblaciones y modelos de la evolución de la genética del desarrollo. Ambos tipos de modelos dan prioridad a los genes; en el primer caso se da especial relevancia al cambio de la frecuencia de variantes genéticas en una población, mientras que en el segundo se estudia el cambio en la *expresión* genética entre poblaciones. En la síntesis que promueve la evo-devo, por lo tanto, los genes siguen teniendo una relevancia fundamental.

Dentro de la evo-devo existen dos grupos, al menos⁹², que pretenden dar a los genes un papel menos importante en la biología evolutiva. El primer grupo, cuyos mayores

⁹¹ Hemos traducido evo-devo (Evolutionary Developmental Biology) por “biología del desarrollo evolutiva” y devo-evo (Developmental Evolutionary Biology) por “biología evolutiva “desarrollista”, para de este modo hacer más patente la distinción entre ambas. Mientras que en la evo-devo, la integración de evolución y desarrollo, implica que la biología del desarrollo se hace evolutiva, en la que Hall denomina devo-evo sería la biología evolutiva la que se hace “desarrollista”.

⁹² Estos dos grupos, afirma Gilbert, podrían acomodarse dentro de la evo-devo, sin embargo, existiría un tercer grupo, la DST, que también comparte este interés en reducir la importancia de los genes en la biología evolutiva y que difícilmente podría integrarse en la evo-devo. Gilbert piensa que Hall (2000) está reaccionando contra el interaccionismo de la DST y la paridad causal que propone. (ver Callebaut & Müller (2002) para una posición más integradora). La evo-devo es una disciplina científica, con su propia agenda, métodos, y presupuestos filosóficos propios. De hecho, la evo-devo es el mayor problema al que se enfrenta la DST, ya que aquella ha recogido varias de las asunciones más plausibles de ésta, como el contextualismo de la actividad genética, eliminando algunas otras, como la “tesis de paridad”.

representantes serían Newman y Müller, estaría interesado en los mecanismos de control *genéricos* que habrían precedido a los genéticos en la evolución del desarrollo, en los orígenes evolutivos del desarrollo (Newman 2003, Müller & Newman 2003). El segundo grupo, en el que estaría el propio Gilbert, junto con Raff y Opitz, postula la existencia de varias entidades modulares que median la acción genética, tanto en el desarrollo, como en la evolución (Gilbert et al. 1996, Raff 1996). Desde esta segunda posición, los genes siguen siendo importantes para el desarrollo y la evolución, pero, al mismo tiempo, se da una especial relevancia a la organización modular y jerárquica de los procesos de desarrollo. Estos módulos son generalmente producto de la expresión genética, pero debido a las interacciones entre los diferentes productos genéticos de sus componentes, forman un nuevo nivel de organización. Los campos morfogenéticos, es así como denomina Gilbert a este tipo de organización, permiten explicar procesos que aparecen en niveles superiores al genético, como la alometría, heterocronía, y divergencia.

De este modo, la evo-devo podría dividirse en tres principales programas, que denominaremos *genético* (el mayoritario), *generativo* (Müller, Newman, Wagner) y *jerárquico* (Gilbert, Opitz, Raff), que, compartirían el objetivo común⁹³ de explicar científicamente la evolución mediante cambios en el desarrollo, para lo cual, serían necesarias ciertas “reformas” conceptuales en la concepción heredada de la evolución⁹⁴.

I would claim that one must be more precise, and say that the population genetic model of evolution is incomplete and must be supplemented with or complemented by (but not replaced by) a developmental genetic model. But the developmental genetic model should not be reductionist, since we know that genes act according to their contexts and that the environment can regulate gene expression (Gilbert 2003, p.350)

Los tres programas coinciden, por tanto, en la necesidad de una reinterpretación de la causalidad genética tanto en el desarrollo como en la evolución. Esta reelaboración de la acción genética se enfrenta a varias dificultades. En primer lugar, si ha de servir como nexo de unión entre los diferentes programas de investigación en evo-devo —genético, generativo y jerárquico— ha de ser capaz de integrar los presupuestos básicos de los mismos. En segundo lugar, si como venimos afirmando, la evo-devo trata de integrar el

⁹³ "I think that the term “evolutionary developmental biology” (evo-devo) is fine for both the scientific program to explain evolution through changes in development and for the academic program to change evolutionary biology. I do not think the two can be kept separate” (Gilbert 2003, p.350).

⁹⁴ Sin embargo hay que hacer notar el excesivo entusiasmo con el que se están generalizando e interpretando ciertas propuestas provenientes de los grupos más críticos con el papel de los genes como propuestas secundadas mayoritariamente en evo-devo, cuando la mayor parte de la evo-devo sigue el programa genético, mientras que los partidarios de una deflación genética son minoría.

V. La evolución del concepto de gen

aspecto organizativo de lo viviente en la comprensión de la evolución, esta reinterpretación de la causalidad genética ha de ser capaz también de integrarla. En tercer lugar, en esta tarea vamos a hacer uso de las herramientas conceptuales de las ciencias de la complejidad (autoorganización). El problema que se presenta es que las ciencias de la complejidad ofrecen un tipo de explicación—explicaciones de equilibrio—que para algunos investigadores (Richardson 2001) es ajeno a las explicaciones habituales de la teoría evolutiva, y por lo tanto, en principio, difícilmente integrable en la evo-devo.

2. La organización interna del genoma

Los genes regulatorios que estudia la evo-devo producen sus efectos fenotípicos mediante redes de interacción epigenéticas (Gilbert et al. 1996, Kauffman 1993, Abouheif 1999). Estas redes dinámicas, que asumen generalmente una organización modular, muestran una cierta autonomía respecto de sus constituyentes inmediatos que permite considerarlas como un nuevo nivel ontológico. La evidencia de una dinámica autónoma de estas redes ha podido constatarse experimentalmente, y además en los seres vivos más “simples”. Ko et al. (1994), mostraron cómo una colonia de bacterias, idénticas genéticamente, es capaz de producir diversidad “fenotípica” en un entorno uniforme. El experimento demuestra que los cambios de estado de las bacterias no están determinados únicamente por sus genes y el entorno, sino que dependen además de procesos organizativos epigenéticos de las redes de interacción que emergen de la compleja interacción entre todos los factores responsables del metabolismo celular. Estos procesos epigenéticos tienen propiedades similares a las del caos determinista (Solé & Goodwin 2000), por lo que su sensibilidad a las condiciones iniciales puede hacer que una pequeña diferencia de concentración de una determinada enzima en la progenie de una célula puede dar lugar a una diferencia significativa en los niveles de concentración de la misma en sus descendientes en individuos diferentes. Estas diferencias son impredecibles, aunque estarían determinadas por la dinámica del sistema⁹⁵.

The role of genes within this dynamic context is considerably less than full control and determination of the developing organism. Genes do not have to generate differences between groups of cells by amplifying small, programmed initial differences and then controlling specific pathways of cell differentiation. Instead,

⁹⁵ Kaneko y Yomo (2000) han elaborado un modelo en que el crecimiento celular y la división basada en redes de reacciones metabólicas que son colectivamente autocatilíticas.

they have the simpler task of stabilizing generic patterns of emergent complexity in these multicellular systems. Producing reliably repeating patterns of development from fertilized eggs remains a significant task, and precisely how genes accomplish it is still far from clear. However, the recognition that spontaneous divergence of small differences, within clusters of weakly interacting cells can generate ordered complexity is an important insight (Solé & Goodwin 2000, p. 66).

Descubrir el funcionamiento y propiedades de estas redes regulatorias genéticas es uno de los grandes retos de la era postgenómica. Ésta va a ser una tarea complicada, puesto que la complejidad de las redes de interacción epigenéticas es enorme, se cuenta con pocas descripciones completas de las mismas y quizá de forma más importante, con pocas pistas acerca de posibles patrones generales de interacción.

The deluge of information of genes, proteins, cellular dynamics and organisms's responses to mutations and the environment, and how to integrate this into a more complete picture of how biological networks from cells to whole organisms function, is the biggest challenge of Biology today. It requires the concerted effort of all kinds of biologists together with mathematicians, bioinformaticians, model builders, computer engineers and ecologists. The premium is to understand the big mysteries of Biology, such as how cells divide and animals develop to how evolution took place (Baguña & García-Fernandez 2003, p. 709).

Esta concepción dinámica e interactiva de la causalidad genética, aunque ahora nos parece natural, es resultado de una tendencia histórica en la evolución del concepto de gen hacia su progresiva “dinamización”. La vieja noción de gen adoptada por la Síntesis Moderna, y traída a su vez de la genética de poblaciones, era fundamentalmente estática, estructural y descomponible. En la interpretación actual esta imagen estática y atomística del gen ha dado lugar a una visión más fluida, que trata de integrar el múltiple papel causal de estas moléculas, disuelto entre el de servir de referencia a una característica fenotípica funcional, el que apunta a su estructura secuencial, y el que lo integra en la dinámica colectiva de la red. La evolución del concepto de gen, como veremos a continuación, puede interpretarse como guiada por la tensión entre su aspecto estructural, estable, ligado a la herencia y su aspecto cambiante, dinámico, ligado al desarrollo.

2.1 La evolución del concepto de gen

La noción de gen fue acuñada por Johansen para caracterizar a la realización material de los “factores” determinantes mendelianos. El gen, en su origen, se interpretó como el responsable de un rasgo fenotípico, como una unidad diferenciada que aparece en una especie en diferentes variantes o alelos. La discusión sobre si se trata de una partícula

V. La evolución del concepto de gen

material o de una entidad hipotética ha sido una constante desde entonces hasta nuestros días⁹⁶ (Etxeberria y Garcia-Azkonobieta 2004).

Uno de los motivos de esta “inestabilidad descriptiva” proviene del doble papel funcional que se otorga al gen, es decir, el de vehículo de herencia de una característica fenotípica, por un lado, o el de componente fundamental para la construcción de proteínas, por otro. Desde la biología evolutiva, se privilegia una definición de gen respecto al nivel fenotípico, es decir, se considera que tiene propiedades “intencionales”, en el sentido de que se “refieren a”, o “están en lugar de”, una determinada característica fenotípica funcional. Desde la biología del desarrollo, interesada en los procesos de construcción orgánica, un gen se define como la concreta secuencia de nucleótidos que interviene en la construcción de una proteína. Esta doble caracterización de gen ha sido recogida por varios autores. Así, la noción de gen de la genética del desarrollo, ha sido denominada *Gen-D* por Moss (2000, 2003) o *Dev-Gen* por Gilbert (2000) y la usada en biología evolutiva *Gen-P* o *Pop-Gen* respectivamente.

La teoría evolutiva moderna se ha construido sobre el concepto de Gen-P. Los genes así definidos se interpretan como *señales* que nos sirven para predecir ciertos rasgos fenotípicos⁹⁷. Entre sus rasgos fundamentales podemos destacar que, en primer lugar, son genes abstractos, en el sentido de que no tienen un referente molecular concreto. En segundo lugar, son marcadores de diferencias, es decir, dan cuenta de diferencias entre rasgos fenotípicos, pero no explican su contribución al proceso de formación del rasgo, y en tercer lugar, señalan normalmente a una característica funcional del organismo.

Un Gen-D, por su parte, es un recurso de desarrollo que, en sí mismo, no señala hacia ninguna parte del fenotipo, no es intencional, sino que se define en virtud de la secuencia de aminoácidos que intervienen en la construcción de una proteína⁹⁸. En

⁹⁶ Las críticas del momento muestran descontento porque es un concepto estático (mientras que una buena explicación debería ser más fisiológica o dinámica); por ser meramente teórico o simbólico (no hay una idea clara de su naturaleza química); por consistir mayormente en un malabarismo de números que no termina de explicar el problema; por fijarse excesivamente en las partes en detrimento del todo; por el hecho de que tales partes se entiendan como fijas y estables, y no dinámicas (Maienschein 1992). Es curiosamente el tipo de problemas a los que se enfrenta la biología del desarrollo actualmente y que están obligando a la redefinición del concepto.

⁹⁷ “Genes for phenotypes, i.e., Genes-P, can be found, generally (...) where some deviation from a normal sequence results with some predictability in a phenotypic difference. In the absence of the normal sequence necessary for making brown eye pigment, blue eye color results. Any absence of this brown eye-making resource will thus count as a gene for blue eyes. Blue eyes are not made according to the directions of the Gene-P for blue eyes rather blue eyes are the result of what organisms do in the absence of the brown eye pigment. Reference to the gene for blue eyes serves as a kind of instrumental short hand with some predictive utility” (Moss 2003, p. 45).

⁹⁸ “A Gen-D is a developmental resource (hence the D) which in itself is indeterminate with respect to phenotype. To be a Gene-D is to be a transcriptional unit on a chromosome within which are contained molecular template resources. These templates typically serve in the production of various gene products –directly in the synthesis of RNA and indirectly in the synthesis of a host of related polypeptides. To be a

realidad, y debido a la diversa serie de procesos que contribuyen en la construcción, viene a definirse de una manera muy amplia, es decir, como una región del cromosoma en la que existen recursos que sirven de molde molecular para la síntesis de diversos “productos genéticos” (Morange 2000). El proceso de construcción de estos productos es generalmente complejo y dependiente de factores epigenéticos.

La tensión entre estos dos conceptos proviene de la tendencia de la genética de elaborar un concepto de gen estructuralmente estable, una característica importante para explicar su transmisión, y a la vez, pretender dar cuenta del desarrollo orgánico (Griesemer 2000). El concepto de gen como unidad estructural estable servía para explicar la constancia de ciertos rasgos a través de las sucesivas generaciones puesto que constituía una invariante del proceso transgeneracional de reconstrucción orgánica. Sin embargo, esta noción no explicaba cómo estos genes “funcionaban” en el desarrollo ¿cómo se puede explicar la diferenciación celular en términos genéticos, si los genes de todas las células somáticas son idénticos? Esta paradoja, piensa Griesemer, es una consecuencia de asumir al gen como una característica invariante del desarrollo. Los genes han de ser estables en la herencia, por lo que *no pueden cambiar en función del contexto de desarrollo*. Sin embargo, si los genes son responsables de la diferenciación celular y todas las células son equivalentes genéticamente, *deben cambiar*. “Genes must be developmentally invariant because otherwise they could not be shown to be hereditarily stable, but they must be developmentally variable if they are to be the cause of differentiation in development. The paradox of development is the paradox of genetics” (Griesemer 2000, p.22).

Este autor propone que existen varios modos de solucionar la paradoja que plantea el desarrollo a la genética: mantener el concepto clásico de gen y abandonar el intento de explicar el desarrollo, modificar el concepto de gen con la esperanza de que otra noción sobre qué es lo que hace a un gen una unidad estable en la transmisión hereditaria explique también el papel del gen en la expresión y diferenciación o refinar la descripción de la propiedad de invariante del desarrollo cediendo control explicativo, pero sin abandonar el poder explicativo del gen clásico.

La solución adoptada, piensa Griesemer, fue esta última. Morgan ya había propuesto que pequeñas diferencias en las regiones protoplasmáticas podían afectar la actividad de los genes⁹⁹. Esta solución estrecha la invariancia de gen a sus propiedades estructurales y permite que su funcionamiento dependa de sus interacciones con el protoplasma. De este modo, parte de la explicación del desarrollo tendrá que venir dada por el estudio del

gene for N-CAM, the so-called neural cell adhesion molecule, for example, is to contain the specific nucleic acid sequences from which any of 100 potentially different isoforms of the N-CAM protein may ultimately be derived” (Moss 2003, p. 46)

⁹⁹ Estas diferencias iniciales, pensaba, podían rastrearse en principio hasta los genes maternos.

V. La evolución del concepto de gen

protoplasma, pero se preserva la naturaleza del gen como un invariante del desarrollo, aunque en un grado menor.

El siguiente gran paso en la progresiva tendencia a la interpretación dinamicista de la causalidad genética fue el modelo del *operón-lac*. El modelo del operón de Jacob y Monod explicaba el funcionamiento de los genes en términos de mecanismos de realimentación moleculares mediante los cuales ciertas diferencias en el entorno (celular o externo) podían causar diferentes estados de activación genética. Este modelo evita ceder todo el poder explicativo a otras teorías ya que, al fin y al cabo, proporciona una solución genética a la paradoja del desarrollo, sin embargo, otorga el papel protagonista a los estados de activación genética y relega la estructura de los mismos a un papel secundario. Es más, permite la inclusión de otros constituyentes celulares como posibles actores en la explicación del desarrollo. Como los estados de activación genética no son propiedades de los genes clásicos, esta interpretación de la causalidad genética hace que el concepto de Gen-P entre en crisis.

El modelo del operón interpreta los genes como colecciones de secuencias de nucleótidos con diferentes funciones. Algunas secuencias –promotores y operadores—son regulatorias, proporcionando lugares de anclaje a moléculas que regulan la expresión genética. Otras secuencias –genes estructurales—codifican secuencias de aminoácidos de proteínas¹⁰⁰. Este sistema, formado por el conjunto de secuencias regulatorias, estructurales, moléculas regulatorias y efectores (que pueden ser moléculas del entorno extracelular), permite responder a las modificaciones en el contexto molecular alterando, no las secuencias de nucleótidos, sino el estado de activación del sistema. El modelo del operón obliga a una redefinición del concepto de gen, en la que se incluya la idea de los estados de activación, lo que llevaría al abandono de la defensa del gen como una característica invariante del desarrollo.

La elucidación del soporte material del gen supuso un avance en su caracterización evolutiva puesto que garantizaba su estabilidad material (el ADN es una molécula “inerte”, no toma parte fácilmente en reacciones, y por lo tanto estable químicamente). El modelo del operón, sin embargo, planteó un nuevo problema de estabilidad: la estabilidad dinámica. El siguiente gran paso hacia esta nueva concepción dinámica de la causalidad genética, y al que está ligado el desarrollo de la evo-devo, ha sido el

¹⁰⁰ El mecanismo a grandes rasgos es el siguiente. La ARN-polimerasa se liga a los promotores para comenzar la transcripción de secuencias de ADN estructural en ARN. Después de la transcripción, las moléculas de ARN pueden procesarse y traducirse en proteínas en los ribosomas. La transcripción puede bloquearse si una molécula efectora se liga al operador. La transcripción continúa si ciertas moléculas efectoras se ligan a las secuencias reguladoras para impedir que bloqueen el proceso.

descubrimiento de que la mayoría de los animales comparte el mismo tipo de genes regulatorios¹⁰¹ (Davidson 2001).

Un gran número de genes conocidos que están involucrados en la regulación de la variedad de procesos en el desarrollo de casi todos los organismos eucariotas presentan una secuencia característica dentro de la región codificadora de la proteína correspondiente conocida como el "homeobox", ya que por que fue identificada por primera vez en los genes homeóticos¹⁰² de la mosca *Drosófila*. La expresión de estos genes, que especifican la identidad de los segmentos que darán lugar a la cabeza, tórax y abdomen, se da luego de la expresión del cigoto, pero antes de la diferenciación de cada célula en su segmento correspondiente. Desde que estas secuencias fueron descubiertas, han sido observadas en varios otros genes, en especial en aquellos genes que orientan a la células ha seguir determinadas en estadios tempranos del embrión. Virtualmente, cada uno de los genes presenta esta secuencia se expresa en un grupo particular de células embrionarias, y cada grupo de células presenta una combinación única de los productos de estos genes. Algunos de ellos genes parecen codificar factores reguladores de la transcripción que influyen en la expresión de otros grupos de genes "homeobox" así como de otras proteínas estructurales no reguladoras.

En efecto, este hecho obliga a explicar las características morfológicas de los animales en función de cambios en la *organización interna* del sistema regulatorio. Los dispares planes corporales de una ballena y una mosca, por poner un ejemplo, no se deben a que estén producidos por tipos diferentes de genes y proteínas como podría haberse pensado, sino más por un cambio en la organización de su sistema regulatorio. Por lo tanto, los grandes cambios evolutivos están causados por cambios en la organización de las redes genéticas, cuyo material genético básico lo comparten un gran número de especies.

En definitiva, la arquitectura de las redes genéticas parece ser la mayor responsable de la disparidad morfológica. La evolución de la forma está ligada a la modificación de este tipo de redes, que depende del cableado de los sitios *cis* y su funcionamiento interno. Estos sitios, centros nodales de la regulación, constituyen módulos regulatorios que funcionan como puertas lógicas que conectan los elementos regulatorios *cis* por medio de interacciones *cis-trans*. Por ejemplo, la necesidad de dos factores *trans* para la activación de un determinado gen se puede interpretar como una puerta lógica "y". Los factores *trans* tienen que estar presentes en una concentración y tiempos determinados

¹⁰¹ Los genes regulatorios compartidos se encargan fundamentalmente de codificar factores de transcripción y también rutas de señalización intercelular (*signaling paths*).

¹⁰² Las mutaciones homeóticas producen estructuras corporales en posiciones diferentes a la habitual. La clásica mutación *Antennapedia* de la mosca *Drosófila*, por ejemplo, hace que surjan patas donde antes había antenas.

V. La evolución del concepto de gen

que “dependen de las circunstancias” (Davidson 2001). Es decir, su funcionamiento es contextual, un factor se sintetiza sólo en determinados dominios espaciales, o sólo si se ha activado otro factor, etc. Estos módulos regulatorios son dispositivos de control, con diferentes estados de activación, que permiten disponer de un producto genético en diferentes fases de desarrollo.

Como decíamos más arriba, el nuevo reto al que se enfrenta la biología molecular es desentrañar la estructura y funcionamiento de estas redes genéticas, que, aunque basadas en mecanismos de interacción simples, producen dinámicas extremadamente complejas. Este tipo de procesos son los que los teóricos de la complejidad han venido estudiando, por lo que parece que su colaboración con los biólogos puede ser fructífera.

2.2 Genes enredados

El modelo de redes booleanas de Kauffman (1993), que presentábamos en el tercer capítulo, ofrece un método eficaz para el estudio de la dinámica genética. La estrategia seguida en este enfoque, decíamos, es hacer abstracción de las propiedades materiales o específicas de los genes para modelar únicamente sus patrones de interacción en función de su estado. A pesar de su alto nivel de abstracción, este tipo de modelos muestra que un sistema organizado en forma de red tiene propiedades sistémicas, inherentes a la estructura de la red, es decir, no reducibles a la de sus constituyentes. Por lo tanto, consiguen reflejar una propiedad fundamental de los sistemas biológicos: su capacidad de, a partir de las interacciones entre unidades de un nivel más bajo, generar una dinámica coordinada en un nivel superior con propiedades emergentes.

El principal problema que se plantea a una interpretación holista o distribuida¹⁰³ de la causalidad genética es, de nuevo, el problema de la *estabilidad*. Es decir, la cuestión es cómo una red de este tipo sometida a presión mutacional, a nivel evolutivo, o a “ruido térmico” a nivel operacional o metabólico, puede conservar su funcionalidad sin perder capacidades evolutivas. Dada la complejidad actual del genoma ¿podría la selección actuando por sí sola mantener el orden en el sistema? El modelo de Kauffman sirve para

¹⁰³ Morange pone en duda la adecuación de una propuesta de este tipo. “Putting genome in the place of genes simply because the former can be defined and the latter cannot would therefore resolve one difficulty but at the same time create many more. (...) Replacing the concept of the gene with that of a “fragment of the genome” would not have any particular advantage whatsoever. The only solution seems to be to continue to make use of a concept that is currently impossible to define” (Morange 2001, p. 32). Sin embargo más adelante reconoce que una interpretación no holística del concepto es demasiado limitada, y aunque en determinados casos se puede otorgar a los genes propiedades no-contextuales hay que reconocer que los genes “simply orient the organism to one of a number of possible pathways. Genes act more like railroad switches than like the operator of a four-wheel drive vehicle who can go where he or she wants. (Morange 2001, pp. 52-.53). El funcionamiento del gen, por lo tanto, está supeditado a la dinámica de la red epigenética en la que está inserto.

responder a este tipo de cuestiones, cuestiones de estabilidad de sistemas dinámicos. Como vimos, sus resultados sugieren que la selección natural actúa sobre redes genéticas previamente (auto)organizadas en virtud de propiedades *genéricas* de este tipo de sistemas. Es más, la selección natural sería la responsable de llevar a las redes a un estado de máxima evolucionabilidad, al “borde del caos”, que en el plano ontogenético sería el estado más robusto, o desde otro punto de vista, el más apto para transmitir información. Es decir, la selección natural actúa sobre propiedades organizativas de las redes que llevan a los sistemas a un punto de máxima adaptabilidad, que se corresponde con el de máxima evolucionabilidad.

Sin embargo, la introducción de la autoorganización como un factor relevante en la dinámica evolutiva no ha sido acogida positivamente por algunos investigadores. Maynard Smith (1995), por ejemplo, afirma que, en primer lugar, las explicaciones no deben multiplicarse innecesariamente. Es decir, apelar a explicaciones basadas en tendencias autoorganizativas de sistemas alejados del equilibrio no aporta nada al conocimiento si los mismos fenómenos pueden explicarse mediante la selección natural. En segundo lugar, las ciencias de la complejidad corren el riesgo de convertirse en una “ciencia sin hechos” puesto que las simulaciones no son fenómenos “reales”¹⁰⁴.

En cuanto a la primera objeción, pensamos que la existencia de dos teorías rivales que explican los mismos fenómenos es un signo de actividad científica en el campo y que los éxitos relativos de ambos programas de investigación determinarán el progreso o degeneración de los mismos. De momento las teorías autoorganizativas están aportando una nueva perspectiva, con raíces en toda una tradición biológica, para aproximarse al estudio de la evolución, ahora con herramientas matemático-conceptuales y computacionales que permiten elaborar y testar hipótesis por medio de simulaciones que pueden aportar nueva luz al fenómeno evolutivo. Desde nuestro punto de vista, como venimos mostrando en este trabajo, estos dos aspectos de la dinámica evolutiva, es decir, selección natural y autoorganización, se complementan.

El segundo argumento crítico pone en cuestión el realismo de las redes booleanas de Kauffman. Pensamos que es claro que el modelo presenta una enorme simplificación con respecto al fenómeno a estudiar, pero esta simplificación es necesaria si a la vez se pretende obtener generalidad. La elaboración de una teoría general pasa necesariamente por la realización de modelos lo suficientemente abstractos para permitir su aplicación a entidades tan dispares como una red de genes y un ecosistema. En cualquier caso, la falta de realismo del modelo no impide el estudio de las propiedades más abstractas que exhiben este tipo de modelos formales. En los sistemas complejos no hay siempre una clara “distancia” cualitativa entre el modelo y el fenómeno que modela, debido a su

¹⁰⁴ También Horgan (1995) mantiene esta posición.

V. La evolución del concepto de gen

“inestabilidad descriptiva” (Kaneko, D. & Tsuda, I. 2000). Un modelo descriptivo basado en un conocimiento detallado de un fenómeno no siempre se adecúa cualitativamente al fenómeno. En cambio, un modelo relativamente distante con respecto a la realidad puede tener un alto poder descriptivo. Por ejemplo, el modelo de turbulencias caótico no está conectado directamente con la hidrodinámica, sin embargo, ha proporcionado una forma de comprensión del fenómeno más adecuada que la de tratar de resolver las ecuaciones hidrodinámicas paso a paso. El mundo construido en estos modelos forma una clase de fenómenos universal a un nivel cualitativo.

La estructura formal de los modelos de redes booleanas es matemáticamente elegante y permite formular cuestiones claras y específicas. El realismo del modelo es una cuestión que se determinará pragmáticamente, en función de los resultados empíricos del mismo y su integración con el corpus teórico existente. Es más, como veremos más adelante, el modelo general de Kauffman ha servido como base para realizar modelos mucho más específicos de redes de interacción concretas, abriendo las puertas a todo un nuevo campo de investigación.

Es cierto que el modo de explicación que ofrece este tipo de modelos altamente idealizados puede resultar a primera vista un tanto inusual para ciertos biólogos. Sin embargo, a continuación veremos que las “explicaciones de equilibrio”, es así como se denomina a este tipo de explicación, son también usadas habitualmente en biología evolutiva, lo que hace que su integración no resulte tan problemática como podría parecer.

2.3 Explicaciones de equilibrio

Decíamos más arriba que el tipo de explicación que implica el uso de modelos de red puede resultar un tanto ajeno a la práctica biológica habitual¹⁰⁵. Richardson (2001) piensa que el mayor problema de muchos biólogos frente al trabajo de Kauffman proviene de ese rechazo, que personificábamos más arriba en Maynard Smith, ante el alto grado de abstracción de sus modelos¹⁰⁶, que parece eliminar el componente histórico de la biología. “(A)t what point do Kauffman’s statistical structures bear upon evolving, historically processed genomes and ontogenies as we know and love them?” (Dover 1993, p.704). Este alto grado de abstracción, lejano, en principio, al modo de explicación habitual en biología evolutiva, reflejaría la utilización de un modo de explicación diferente.

¹⁰⁵ Sin embargo, Depew & Weber (1996) defienden que la evolución del darwinismo ha ido ligada a la progresiva utilización de modelos dinámicos en sus explicaciones. No es de extrañar, por lo tanto, que ahora se comience a hacer uso de los modelos que las ciencias de la complejidad proporcionan.

¹⁰⁶ Esta argumentación también se trata en Burian y Richardson (1996).

Para explicar en qué consiste esta diferencia Richardson usa un ejemplo de Salmon (1989) ¿Por qué un globo de helio en un avión despegando se mueve, contraintuitivamente, hacia delante? Podemos ofrecer dos tipos de explicaciones para el fenómeno: i) La pared trasera del avión, al moverse hacia delante crea un gradiente de presión que hace que las moléculas de aire se desplacen hacia delante, y por lo tanto, que el globo se mueva. ii) Un marco de referencia en aceleración es equivalente a un marco de referencia inercial con un campo gravitatorio. Los balones de helio tienden a alejarse de los campos gravitatorios, por lo tanto se moverá hacia delante, alejándose del equivalente al campo gravitatorio. Ambas explicaciones son correctas, pero diferentes, en el primer caso recurrimos a las causas próximas que empujan el globo hacia delante, en el segundo apelamos a principios físicos generales, sin necesidad de invocar principios causales.

Como ejemplo biológico para ilustrar su argumentación usa la explicación de Fisher (1930) para dar cuenta de la proporción 1:1 en la generación de machos y hembras en organismos sexuales. Fisher afirma en términos generales que la estrategia reproductiva óptima sobre una gran variedad de condiciones es invertir igualmente en machos que en hembras. Una proporción 1:1 es un óptimo estable, y bajo condiciones normales, ninguna otra proporción es estable. ¿Por qué? Veamos. Si una población invierte más en hembras que en machos, los individuos que inviertan más en machos tendrán ventaja, ya que sus descendientes machos tendrán una ventaja reproductiva en la siguiente generación. Al contrario, si la población invierte más en machos que en hembras los individuos que invierten más en hembras tendrán ventaja, porque esas hembras tendrán una ventaja reproductiva en la siguiente generación. Invertir en hembras es mejor que invertir en machos cuando los machos son más comunes. Es decir, los individuos que invierten de una forma que se desvía de la norma tendrán descendencia con una ventaja reproductiva si la población no está en equilibrio. Dado que las tendencias son heredables, la selección favorecerá la proporción 1:1. Este tipo de explicaciones son bastante habituales en biología evolutiva, de hecho, constituyen un componente fundamental de las denominadas “estrategias evolutivamente estables” desarrolladas por el propio Maynard Smith (1975, 1976, 1982).

Sober (1984) denomina a estas explicaciones “explicaciones de equilibrio”, contrastándolas con las explicaciones causales. “Equilibrium explanations show why the actual cause of an event is, in a sense, explanatorily irrelevant. It shows that the identity of the actual cause doesn't matter, as long as it is one of a set of possibilities of a certain kind” (1984, p. 140). En la explicación causal, identificar la causa de algún estado de la población depende de especificar el caso actual, conocer la historia real de las interacciones. Esto no sucede con las explicaciones de equilibrio, que se limitan a especificar la estabilidad de cierto estado, o estados, del sistema, el estado de equilibrio,

V. La evolución del concepto de gen

frente a perturbaciones. Los estados del sistema que se desvían del equilibrio tienden a evolucionar hacia el estado de equilibrio, que constituye, de este modo, un atractor dinámico del sistema. Una explicación de equilibrio, por lo tanto, explica por qué el estado de equilibrio o atractor es estable y otros no lo son.

Richardson afirma que, mientras que las explicaciones selectivas son causales, dependen del tamaño de la variación y el rango de factores que actúan en la población, el argumento de Fisher no es causal, excepto en el sentido más trivial. Aunque podríamos detallar una historia causal completa, basada en patrones de apareamiento, producción de óvulos y esperma, etc. esta información sería irrelevante para lo que queremos explicar (Kitcher 1989). De este modo, las explicaciones de equilibrio se abstraen de la historia causal, no dependen de una historia causal concreta. Este tipo de explicación, afirma Richardson, no es incompleto, ni tiene que ser reducido a explicaciones causales. Su adecuación depende enteramente de si capta adecuadamente los patrones de cambio, y de cómo una instancia específica encaja en estos patrones más abstractos.

Richardson, por lo tanto, concluye que la “mecánica estadística” de Kauffman trata de problemas diferentes, plantea cuestiones diferentes que la mayoría de la biología evolutiva. Kauffman se preocupa de lo que es estadísticamente normal, o esperado, en esos sistemas. La biología evolutiva se preocupa más típicamente de la historia evolutiva y dinámica de sistemas particulares. No hay incompatibilidad, sino diferentes dominios explicativos. “Kauffman’s statistical structures do not bear directly on the evolution of organic structures. They will not tell us anything of interest about the evolution for the arthropod brain, or explain the particular results we see following the Cambrian explosion”. Lo más que pueden decirnos este tipo de modelos es “something about the more general patterns we might expect to observe in, say, adaptive radiation or the sorts of organization we might expect to find in genetic regulatory systems” (Richardson 2001 p. 675).

Aunque compartimos la argumentación de Richardson, nosotros extraemos unas conclusiones completamente diferentes. Desde nuestro punto de vista, son ese tipo de propiedades generales que Richardson parece no considerar especialmente importantes las que, pensamos, son relevantes para entender la evolución. Creemos que el aspecto histórico es inherente a la vida, pero pensamos también que la biología evolutiva no puede limitarse a la elaboración de narrativas históricas sobre la transformación de ciertas poblaciones de organismos.

Discovering the existence of key biological properties of complex living systems taht do not depend on all the details lies at the center of a hope to build a deep theory of biological order (Kauffman 1995 p. 18)

La evolución biológica es un componente esencial de la vida, y pensamos que su dinámica puede revelar principios organizativos que nos ayuden a entender la vida en toda su complejidad. Ésta es, de hecho, una importante diferencia de la evo-devo con respecto a la concepción heredada, es decir, su tendencia a contemplar la evolución como un fenómeno organizado, más sistémico y próximo a la organización viviente.

2.4 Redes genéticas y campos morfogenéticos

El programa jerárquico de la evo-devo defiende la existencia de niveles superiores al genético como entidades relevantes para entender la evolución. Las redes genéticas serían de hecho el primer nivel jerárquico inmediatamente superior al genético. Ahora bien, al definir este tipo de redes como “genéticas” se realiza una simplificación. Estas redes, como decíamos, no son puramente genéticas, sino estructuras complejas compuestas de proteínas, moléculas de ARN, sustratos, etc. , que ejecutan su función en conjunción con segmentos específicos de DNA. Gilbert, por lo tanto, prefiere denominar a estos complejos “campos morfogenéticos”¹⁰⁷ (Gilbert et al. 2001).

Los campos morfogenéticos constituyen un nuevo nivel de organización, es decir, son unidades discretas del desarrollo embrionario, producidas por las interacciones entre genes y sus productos dentro de dominios específicos. Son entidades modulares, estabilizadas genéticamente, pero con propiedades autónomas, emergentes, no reducibles a las de las secuencias genéticas. Pueden existir tanto dentro del mismo organismo como en diferentes organismos y, como veíamos, genes y proteínas homólogas pueden tener diferentes funciones en diferentes campos. Es más, los campos morfogenéticos son robustos, ya que pueden compensar el efecto del borrado (knock out) de ciertos genes.

Por lo tanto, los genes de estas redes epigenéticas¹⁰⁸ no funcionan autónomamente, sino en conjunción con otros genes y moléculas metabólicas, se organizan modularmente y su expresión se regula contextualmente. Como la acción de estos genes está incluida y supeditada a la dinámica autónoma del módulo del que forma parte, la

¹⁰⁷ Estos campos morfogenéticos, no son los mismos que postulaban Spemann o Weiss, ya que estos eran entidades definidas anatómicamente y citoplasmáticamente, “inocentes de genes”. Gilbert (2003), enmarca el trabajo de Goodwin en esta tradición. y considera a Goodwin un “aliado biológico de la DST” . Desde nuestro punto de vista la inclusión del trabajo de Goodwin junto al de la DST no nos parece adecuada. Como pudimos ver en el capítulo anterior, estos trabajos parten de tradiciones diferentes y persiguen diferentes objetivos. La DST es profundamente darwinista, aboga por un darwinismo extendido a todos los recursos del desarrollo. Goodwin, en cambio, se caracteriza por su busca de leyes genéricas, y su rechazo a la selección natural como principal agente evolutivo. Es más, aunque Gilbert no parece opinar lo mismo, los genes, en la visión de Goodwin, son parámetros claves para la conformación y posterior modificación evolutiva del campo (Goodwin 1998).

¹⁰⁸ Preferimos usar este término al de “campo morfogenético” para evitar las resonancias con el concepto de Weiss.

V. La evolución del concepto de gen

preservación de los mismos no sólo dependerá de la dinámica selectiva externa, sino que han de someterse a las demandas integrativas de la red en que se encuentran.

En definitiva, pensamos que el programa genético de la evo-devo, que, decíamos, da una importancia fundamental a los genes en la dinámica evolutiva, ha de mostrar ya discrepancias importantes con el modelo de cambio evolutivo de la concepción heredada, ya que, aunque no haga una defensa explícita de la necesidad de niveles superiores al genético para entender la dinámica evolutiva, como hacen Gilbert y sus colaboradores, va a hacer uso necesariamente de una noción de causalidad genética cualitativamente diferente a la usada por la teoría evolutiva clásica.

3. La evolución de las redes genéticas

Hemos visto cómo la mayoría de las características fenotípicas en los metazoos se generan en procesos de desarrollo, donde los genes no actúan individualmente, sino en redes epigenéticas de interacción distribuidas en un complejo patrón espacio-temporal. Los cambios que una mutación puede producir en un organismo dependen, por lo tanto, de la estructura de la organización del patrón de relaciones causales en el que la misma esté inmersa, y de hecho, cualquier componente causal que forme parte del patrón de interacciones puede desencadenar el cambio. En definitiva, la relación entre el genotipo y fenotipo es compleja y no lineal, lo que impide una extrapolación directa de la evolución a nivel genético a la evolución de la forma orgánica (ver capítulo cuarto).

Este tipo de interacción genética presenta sus niveles más elaborados, decíamos, en los organismos multicelulares. En el mundo bacteriano, sin embargo, la relación genotipo-fenotipo es más directa, aunque ya aquí los genes se organizan en forma de red. La invención del desarrollo, por lo tanto, parece estar ligada a la adopción de un nuevo tipo de organización. Al parecer, el proceso evolutivo va generando nuevas formas de explorar la estructura del mapa genotipo-fenotipo del cual el desarrollo mismo constituye uno de sus logros más recientes. El programa generativo de la evo-devo que, como veíamos en el capítulo anterior, se preocupa especialmente por este tipo de problemas, puede aportar ciertas respuestas acerca de cómo pudo surgir el desarrollo. Mostraremos cómo, desde nuestro punto de vista, la aparición del desarrollo tiene que ver con el establecimiento de un nuevo tipo de relación genotipo-fenotipo.

3.1 Microevolución, macroevolución y desarrollo

La concepción heredada es extrapolacionista, es decir, piensa que el modelo que explica los cambios en la frecuencia de genes en una población sirve igualmente para explicar fenómenos evolutivos de mayor alcance, como el del origen de los anfibios a

partir de los peces. Esta concepción unidimensional de la evolución fue discutida desde sus orígenes. Filipchenko (1929) acuñó los términos *microevolución* y *macroevolución* para diferenciar claramente ambos procesos. La microevolución consiste en los procesos que dan lugar al origen de las variedades y razas dentro de una especie, la macroevolución, por su parte, trata de explicar el origen de taxones superiores, para lo cual se haría necesario postular otro tipo de procesos.

Sin embargo, y a pesar del rechazo original, la genética de poblaciones se convirtió en el modo explicativo fundamental de la biología evolutiva y de hecho, uno de los mayores logros de la Síntesis Moderna, para algunos, proviene de la extrapolación de sus mecanismos de cambio evolutivo. La macroevolución, la evolución de las especies y taxones superiores se explica completamente por los procesos microevolutivos que dan lugar a las variedades intraespecíficas¹⁰⁹.

La convicción de que la macroevolución no podría derivarse de la microevolución, sin embargo, permaneció viva en una minoría de biólogos preocupados por el desarrollo, como Goldschmidt, Waddington o de Beer. Goldschmidt (1942), por ejemplo, sostenía que las nuevas especies no aparecían por mecanismos microevolutivos y que la genética de poblaciones no podía explicar cambios que implicaban la reorganización estructural de todo el sistema. Para designar a este tipo mutaciones acuñó el término de monstruo esperanzador (*hopeful monster*). Adelantó la idea de que estas mutaciones no estarían en los genes estructurales sino en los regulatorios.

Al mismo tiempo, Waddington estaba intentado encontrar mecanismos de desarrollo para producir nuevas especies. También buscaba mutaciones homeóticas como modelos para producir nuevos fenotipos. Estos autores recibieron poca atención por la comunidad científica, ya que estaban lejos del paradigma de la Síntesis Moderna. Sin embargo, en la década de los 1970, ciertas circunstancias, como la llegada de teoría de los equilibrios intermitentes, o el descubrimiento de King and Wilson (1975) de que el ADN de chimpancés y humanos es similar en un 99%, empujaron a los científicos a considerar seriamente la visión de que las mutaciones en los genes regulatorios pueden crear grandes cambios en la morfología.

La macroevolución volvió a comenzar a considerarse como una entidad autónoma cuando Eldredge y Gould (1972) postularon una visión alternativa al gradualismo de la

¹⁰⁹ Las razones del gran éxito de este programa son diversas (Gilbert et al. 1996). En primer lugar, obtuvo resultados empíricos; los cambios microevolutivos pueden observarse en el laboratorio, cosa que no sucede con los macroevolutivos. Es más, estos resultados estaban presentados en un lenguaje matemático preciso. Tampoco hay que olvidar la influencia de factores sociales, como la financiación de la genética de poblaciones por la Comisión de Energía Atómica, o la cercanía de ciertos conceptos evolutivos con ciertas agendas políticas, que también fomentaron la investigación en el campo.

V. *La evolución del concepto de gen*

Síntesis Moderna. No es que la Síntesis Moderna fuese una teoría incorrecta, sino que era incompleta: “Nothing about microevolutionary population genetics, or any other aspect of microevolutionary theory, is wrong or inadequate at its level ... But it is not everything” (Gould, 1982, p. 104). En los ochenta numerosos paleontólogos y biólogos evolutivos (Gould, Stanley, Eldredge, Verba, Ayala) llegaron a la conclusión de que los fenómenos macroevolutivos no podían ser explicados por mecanismos microevolutivos (Eldredge 1985).

El evento que separa a estos dos tipos de fenómenos es el desarrollo. La invención del desarrollo trae consigo una nueva forma de generar variabilidad fenotípica ausente en otro tipo de organismos y, de hecho, el nacimiento de la evo-devo esta ligado al creciente reconocimiento de que la evolución no puede entenderse únicamente como un proceso microevolutivo. En efecto, las redes epigenéticas compartidas por la mayor parte de los metazoos hacen que los fenómenos macroevolutivos puedan interpretarse como cambios en la organización de estas redes que permiten que diferentes partes del cuerpo tengan estructuras y funciones diferentes. La cuestión que se está planteando es cómo se generaron evolutivamente este tipo de procesos.

3.2. **Invirtiendo el orden de la causalidad genética en la evolución**

Como veíamos en el capítulo anterior, varios investigadores, enmarcados en el programa *genérico* de la evo-devo, sugieren que, en un escenario pre-mendeliano, previo al establecimiento de los modernos sistemas de regulación genética de los multicelulares, las formas orgánicas aparecerían a causa de procesos autoorganizativos físico-químicos o “genéricos”—procesos físicos aplicables tanto a sistemas vivos como inertes, tales como adhesión, viscosidad, separación de fase, reacción-difusión (Newman & Comper 1990)— y que posteriormente, mediante diferentes procesos evolutivos, como el efecto Baldwin, o la asimilación genética de Waddington, acabarían siendo integradas genéticamente. Es decir, estos investigadores parecen privilegiar las explicaciones evolutivas en las que la innovación fenotípica precede a la mutación genética responsable de su estabilidad evolutiva¹¹⁰ y, a la vez, ponen de manifiesto el

¹¹⁰ De hecho, hay muchos caracteres de seres vivos modernos que son el producto de interacciones epigenéticas complejas entre el organismo en desarrollo y su entorno. Bajo condiciones normales producen una estructura típica, pero si estas condiciones cambian, pueden modificar el rasgo en cuestión, ajustándolo a las demandas del entorno. Este fenómeno ha sido denominado de diversas formas, entre ellas, “plasticidad del desarrollo” (Gilbert 2001, West-Eberhard 2003) o “integración ontogenética” (Herring 2003). Este tipo de mecanismos pueden producir diferentes fenotipos a partir de los mismos genotipos (que pueden representarse mediante normas de reacción), respondiendo a demandas ambientales, y proporcionando un mecanismo para el cambio adaptativo. Esta plasticidad permite generar cambios adaptativos que posteriormente podrían verse reforzados por redes genéticas (Schlichting & Pigliucci 1998).

extremo oportunismo de la selección natural, capaz de hacer uso de constricciones puramente físico-químicas para generar nuevas formas que permiten explorar nuevas regiones del morfoespacio.

Evolved morphogenesis is largely a matter of molding clusters of dividing cells into physical shapes. Layers, tubes, rods, spheres, etc. are formed by aggregates of cells, mobilizing a wide range of biomechanical forces that result from the different properties of different cell types and their extracellular products. Once these macro-shapes have formed, their macro-properties in turn become important parameters for further development, not only creating geometric templates and barriers, but also controlling gene activity. These higher level physical factors become a part of the developmental program that is not explicitly specified in any inherited code of information. Their existence, however, determines what may result from a developmental system, both in a constraining and a generative manner (Newman & Muller 2000, p. 310).

La concepción heredada tiende a minimizar la importancia de este tipo de situaciones, en las que los caracteres aparecen primero mediante la interacción del organismo con su entorno y son posteriormente incorporadas en el repertorio genético. Pensamos que este rechazo está relacionado con las resonancias “lamarckistas” que este tipo de situación puede traer a la imaginación. La concepción heredada, como ya apuntábamos en el capítulo anterior, muestra una excesiva cautela ante mecanismos aparentemente lamarckistas, que, a nuestro parecer, puede estar impidiendo el desarrollo de nuevas perspectivas sobre el cambio evolutivo capaces de dar cuenta de la complejidad biológica. Esta excesiva cautela, o *complejo lamarckista*, que arrastra la teoría evolutiva moderna puede explicarse, pensamos, como consecuencia de presentar de manera habitual y errónea¹¹¹ al lamarckismo como la teoría rival paradigmática al evolucionismo moderno, y en promover la idea de su superación y rechazo como un criterio de demarcación de la “buena ciencia”. Por otro lado, esto no quiere decir que la hipótesis del mundo pre-mendeliano sea lamarckista, puesto que los mecanismos que estos investigadores proponen no implican una asimilación directa de un rasgo adquirido en su ontogenia, sino simplemente una inversión en el orden en que se suceden los fenómenos de aparición y estabilización genética del mismo.

El escenario que propone Newman permite ver cómo en los organismos ancestrales, cuyas formas dependerían en gran medida de procesos físicos, fenómenos como las

¹¹¹ En efecto, es bien sabido que el propio Darwin hacía uso de argumentos lamarckistas en *El Origen*. La sección titulada *Efectos del aumento del uso y desuso de los órganos en cuanto están sometidos a la selección natural* comienza así: “Por los hechos expuestos en el capítulo primero, creo que no puede haber duda alguna que el uso ha fortalecido y desarrollado ciertos órganos en los animales domésticos, de que el desuso los ha hecho disminuir y de que estas modificaciones son hereditarias” (Darwin 1859 (1992), p. 170). El gran enemigo del darwinismo, no lo olvidemos, era el creacionismo.

V. La evolución del concepto de gen

mutaciones a gran escala no serían perjudiciales, puesto que permitirían a los mismos dotarse de una estructura, una forma, aprovechándose de propiedades puramente físico-químicas. En el mundo pre-mendeliano no existe la integración entre la expresión genética y los procesos morfogenéticos que observamos en los seres vivos modernos, que es resultado de un proceso evolutivo. Este tipo de procesos, como vimos, puede ser relevante además para explicar el origen de las principales innovaciones evolutivas (Newman & Müller 2000). Aunque el papel de los genes sigue siendo relevante en este tipo de propuestas, su “prioridad temporal” se ve reducida, ya que los mecanismos genéticos aparecen después de que la integración funcional se ha producido. Este es el motivo por el que Gilbert considera a estos investigadores como un grupo diferenciado del *corpus* principal de la evo-devo.

Ahora bien, ¿de qué manera concreta puede producirse ese proceso de integración genética de manera que pueda dar lugar a los complejos sistemas jerárquicos de organización de los animales modernos? ¿Son las redes genéticas lo suficientemente robustas para poder soportar mutaciones que sirvan para estabilizar nuevos estados?

3.3 La evolución de las redes genéticas.

Si como afirmamos, el mapa genotipo-fenotipo está en constante evolución, y las redes genéticas relacionan ambos dominios, estas redes también deben a su vez estar sometidas a la dinámica evolutiva. El estudio de la dinámica genética en términos de redes de interacción permite contrastar hipótesis acerca de las capacidades evolutivas de las mismas, uno de los objetivos centrales para la evo-devo ¿Qué tipo de mecanismos pueden permitir a estas redes superar el conflicto entre incrementar su robustez y al mismo tiempo ser capaces de innovar, de generar nuevos tipos de comportamiento? La *redundancia*, es decir, la generación de más copias de la misma ruta de interacción, parecía la vía más probable de generar robustez ya que estaba favorecida por la existencia de duplicaciones genéticas. Sin embargo, esta opción parece estar perdiendo plausibilidad ya que los estudios sobre duplicación genética muestran una divergencia inmediata entre secuencias, lo que implica que la mayor fuente de robustez se encuentra en genes no relacionados. La degeneratividad (*degeneracy*) o la capacidad de elementos que son diferentes estructuralmente para realizar la misma función, parece ser un elemento central para entender la capacidad evolutiva de estas redes. Por otro lado, la existencia de *redes neutrales* (Shuster et al. 1994), redes que realizan la misma función, a partir de cambios puntuales en la secuencia genética que las sustenta, puede dar cuenta de la múltiple realizabilidad de los procesos epigenéticos que muestran los rasgos homólogos (Fernandez & Solé 2003).

Salazar-Ciudad et al. (2001b) sugieren que existe una dinámica de sustitución entre dos tipos de redes que puede estar ampliamente extendida en la evolución del desarrollo¹¹². Sus resultados apoyan la hipótesis de la transición del mundo premendeliano al mundo de los modernos metazoos. Estos investigadores usan modelos realistas de redes genéticas que actúan en el contexto de un sistema multicelular para tratar de ver qué tipos de mecanismos de formación de patrones tienen más probabilidad de aparecer en el curso de la evolución, qué tipos de patrones generan y cómo pueden ser transformados en otros tipos de mecanismos mediante mutaciones. Las propiedades que analizan son características de modelos de redes genéticas que reflejan apropiadamente características moleculares de sistemas de desarrollo conocidos. Variando estas propiedades de la red mediante mutaciones, pueden determinar varios parámetros fundamentales como: i) la probabilidad de que aparezcan ciertos mecanismos específicos, ii) las características de los fenotipos que pueden ser generadas por esos mecanismos, o iii) el grado de conexión entre el genotipo y el fenotipo. Estas características están relacionadas fundamentalmente con la lógica interna de estos mecanismos, y por lo tanto, son biológicamente relevantes a pesar de las necesarias simplificaciones.

En el modelo se han centrado en el estudio de los patrones que pueden aparecer en la interacción celular a través de moléculas de paracrina en difusión. Existen dos tipos fundamentales de mecanismos que usan este tipo de interacción para formar patrones. Los procesos de reacción-difusión, o emergentes, en los que un pequeño número de moléculas en interacción recíproca produce patrones a partir de una perturbación de un estado inicial homogéneo, y los procesos jerárquicos, en los que un número de genes generalmente grande, comparado a los anteriores, se organizan en rutas principalmente unidireccionales que generan patrones a partir de un estado inicialmente heterogéneo. Sin embargo, en el modelo, estos dos tipos de mecanismos no han sido supuestos a priori, sino que aparecen de la dinámica del mismo. El modelo muestra además cómo estos dos tipos de mecanismos aparecen en diferentes momentos de la evolución.

Los resultados sugieren que las redes emergentes son los primeros mecanismos capaces de generar patrones complejos con una complejidad menor al nivel molecular, por lo que aparecerán antes en la evolución. Sin embargo, una vez que aparecen patrones complejos, las redes jerárquicas son favorecidas por la selección ya que pueden combinarse para generar patrones más complejos. "We expect that when complex patterns first appear, their underlying genetic networks will be of the emergent type. However, our results suggest that once certain patterns have emerged, there can be many selective pressures favouring substitution of emergent networks by hierarchic

¹¹² Ver también Newman & Comper 1990, Newman 1993, 1994, Newman & Comper 2000. Este hecho

V. La evolución del concepto de gen

networks capable of producing the same patterns” (Salazar-Ciudad et al. 2001a, p. 92). Esta sustitución puede llevarse a cabo de manera gradual puesto que cada paso en la transición puede ser adaptativo. Una vez que un patrón se ha establecido, por ejemplo, los mecanismos jerárquicos producirán descendencia que puede producir el mismo patrón más a menudo.

Estos resultados, por lo tanto, apoyan la hipótesis de la existencia de un mundo pre-mendeliano en la que la dependencia genotipo-fenotipo no era tan estricta como en los seres multicelulares modernos. Es más, sirven para mostrar cómo el proceso evolutivo puede actuar sobre propiedades organizativas de las redes para producir fenómenos macroscópicos cualitativamente relevantes.

3.4 La inesperada complejidad de los eucariotas

Este mundo pre-mendeliano está referido al periodo durante el cual aparecieron los primeros organismos multicelulares. Sin embargo, el mundo bacteriano ya mostraba una fuerte correspondencia genotipo-fenotipo. De hecho, ha sido el modelo bacteriano de evolución el que ha servido de paradigma de proceso evolutivo, sentando las bases de la denominada microevolución y de lo que Sarkar (1996) denomina el “mito central” de la genética molecular:

Monod is responsible for what should perhaps be called the “Central Myth” of molecular genetics: that what is true for *E. coli* is true for elephants (Sarkar 1996, p. 860)

Los avances en biología molecular que se han producido desde finales de los años sesenta han hecho de esta afirmación una exageración. La “inesperada complejidad” de los genes de los eucariotas hacen que los principios causales que se aplican a los genes bacterianos no sirvan a este caso. Esta complejidad adicional, además de la existencia de redes regulatorias genéticas, viene dada porque: i) el código genético no es universal¹¹³. ii) No todos los segmentos de ADN tienen una función codificante o reguladora. En el genoma humano, por ejemplo, el 95% del ADN puede que no tenga ninguna función. Dentro de un segmento de ADN que, como un todo, tiene una función codificadora, existen regiones codificantes, llamadas “exones”, entremezcladas con regiones no codificantes o “intrones”. En casi todas las eucariotas, las partes de ARN correspondientes a los intrones son eliminadas después de la transcripción. Es más, en ocasiones, a partir de la misma transcripción no creo, digamos que a partir de la misma

proporciona pistas sobre el origen de la canalización del desarrollo (Wagner et al. 1996)

¹¹³ Sin embargo, es cierto que las variaciones no son demasiado grandes y que la mayoría de las diferencias se encuentran en el ADN mitocondrial

secuencia de ADN, se producen diferentes segmentos de ARN, que codifican diferentes proteínas. La existencia de intrones y otros segmentos de ADN no funcionales hace imposible simplemente leer la secuencia de ADN y predecir una secuencia de aminoácidos. iii) En adición a estos mecanismos de corte, existen varios tipos más de edición de ARNm (Shapiro 1991, 1992, Moss 2003). Los segmentos de ADN que producen ARN que son posteriormente editados se denominan “genes crípticos”.

¿De qué manera puede explicarse toda esta complejidad adicional? ¿Tiene algún sentido toda esa gran cantidad de ADN que no codifica proteínas? ¿Qué repercusiones evolutivas tienen este tipo de fenómenos?

La existencia de procesos de edición del ADN supone la invención de una nueva forma de uso del material genético que ha de tener importantes repercusiones evolutivas. Este tipo de procesos, afirma Sarkar, ponen en cuestión al propio dogma central de la biología molecular.

In the present context, RNA editing is the most interesting facet of eukaryotic genetics: it already shows how the first precept described at the outset of this article (that all information resides in the DNA sequences of the genome) cannot be universally true. Acceptance of the idea that not all information resides in DNA sequences implies the acceptance of the idea that not all information proceeds as a transfer from DNA to RNA to protein, *at least though the conventional coding relationship*. Then, the Central Dogma becomes dubious (Sarkar 1991, p. 861).

La “inesperada complejidad” del genoma se ha visto incrementada por un nuevo protagonista. El hecho de que casi el 98% del genoma de los organismos multicelulares no codifique proteínas había llevado a considerarlo no funcional, un producto secundario de otro tipo de procesos (como por ejemplo al introducción de intrones para fomentar la variabilidad genética). Sin embargo, esta “mayoría silenciosa”, esta población flotante de ARN, piensa Mattick (2001), tiene un papel fundamental en el desarrollo. Puede ser la principal causante de la variabilidad morfológica y de la plasticidad orgánica, de los fenómenos de respuesta real del fenotipo ante las necesidades constructivas del desarrollo, y parece estar involucrado en los fenómenos de modificación epigenéticos que describíamos en el capítulo cuarto, como la metilación de citosina, por ejemplo. De esta manera, la relación entre genes y proteínas podría haber generado un nuevo nivel de complejidad que, en este caso, promueve una mayor fluidez e integración de la dinámica genética, una mayor plasticidad ante los cambios en el entorno, y por lo tanto, una mayor capacidad evolutiva.

4. El final del siglo del gen

La metáfora del desarrollo como un programa (Nijhout 2003) ha venido acompañada de una imagen del mismo como un proceso maquinista, descomponible, y por lo tanto, en último término, inerte. Hemos mostrado cómo los genes, en su funcionamiento, se organizan en redes dinámicas de interacción epigenética, en complejos y enredados módulos de reacciones. Los procesos de construcción de la forma no pueden explicarse en función de moléculas con funciones claramente especificables fuera de la organización en la que actúan, puesto que las redes epigenéticas, los módulos de la construcción orgánica, son sistemas integrados (ver capítulo cuarto). Las células individuales, a su vez, regulan su comportamiento mediante procesos dinámicos, de acuerdo a concentraciones o gradientes de “moléculas mensajeras” que se generan, en múltiples ocasiones como patrones autoorganizados (Solé & Goodwin 2000). El proceso de desarrollo es, por lo tanto, fundamentalmente dinámico y plástico, lo que hace que, a su vez, tenga una gran robustez. La nueva imagen del proceso de desarrollo y de causalidad genética es fundamentalmente fluida, dinámica, viva. Los genes, en cuanto estructura relativamente estable frente al resto de los recursos, están inmersos en una maraña de interacciones, en una compleja red, aislados de la cual perderían todo su poder causal. Sólo es posible otorgar una prioridad causal a los genes con respecto a otro tipo de recursos si se entiende a los mismos como inseparables de esta red (auto)constructiva que los sustenta.

Hasta hace poco, el funcionamiento del ADN se había considerado estrictamente unidireccional. Es decir, el ADN codifica proteínas que mediante variación y selección natural permiten crear nuevas variantes mejor adaptadas. Sin embargo, este tipo de codificación no permite una interacción en *tiempo real* con el contexto en el que se produce el proceso, algo que parece fundamental en sistemas con un complejo proceso de desarrollo. Los procesos de edición de ARN proporcionarían este mecanismo¹¹⁴. El problema al que se enfrenta la evo-devo, por lo tanto, es el de desentrañar la estructura dinámica y en constante evolución del mapa genotipo-fenotipo. El proceso evolutivo ha

¹¹⁴ Rocha (1998, 2001) piensa que se puede pensar en el ADN como una serie de descripciones simbólicas basadas en dos tipos de símbolos: símbolos de *tipo 1* que son expresados en moléculas de ARNm que representan acciones y símbolos de *tipo 2* que son expresados en un tipo de mecanismos de edición que representan ciertos observables contextuales. Sin embargo, este “segundo código” es más bien una abstracción que se refiere al conjunto de mecanismos que ligan mediciones ambientales (tanto externas como internas) con los genes. Este código no funciona como el código habitual, en el que existe una correspondencia explícita entre moléculas de dos tipos definidos. Usa el término de una manera más laxa, para referirse a cualquier mecanismo capaz de relacionar estructuras materiales “inertes” a otras estructuras materiales con una dinámica funcional mediante un cierre organizacional mayor.

dado lugar a organismos en los que esta relación, después de haber pasado por el “cuello de botella” que supone la vida en su mínima expresión pasa a estar determinada por factores contextuales tanto internos, interacciones epistáticas de las redes genéticas, como externos, dependientes del entorno.

Veíamos como la evo-devo, frente a otras posturas críticas a la concepción heredada, no renuncia a dar una relevancia especial a los factores genéticos en la evolución. Sin embargo, la diferencia frente a la visión molecular de la evolución es que, en su postura, la causalidad genética no puede desligarse fácilmente del contexto organizativo en el que se inserta. Es más, la evolucionabilidad de un sistema está ligada tanto a su capacidad de generar variantes no-letales, como a las interacciones permitidas por la organización en la que los componentes están insertos, y esta capacidad depende de propiedades organizativas de todo el sistema, no reducibles a sus componentes particulares.

Como señalaba Pattee (1973), la sorprendente capacidad de ciertos genes para producir transformaciones dramáticas en la forma orgánica ha llevado muchas veces a otorgar a estas moléculas poderes que en realidad no le corresponden en cuanto a molécula, sino en cuanto a componente funcional de toda una organización¹¹⁵. Sin embargo, el desarrollo supone un nuevo tipo de organización en el que la relación entre partes y todo que hasta entonces se modificaba evolutivamente, es capaz de generar variantes de sí misma en tiempo en real, en función del contexto. Explicar cómo ha podido producirse este fenómeno es otro de los grandes retos ante los que se enfrenta la evo-devo.

5. Conclusiones

A pesar de que la evo-devo no es una disciplina homogénea, podemos constatar que el concepto de gen que, en principio, compartirían el programa genético, jerárquico y generativo de la evo-devo cuentan con propiedades cualitativamente diferentes al de la concepción heredada. La más relevante es su carácter explícitamente contextual e integrado, derivado de su necesaria inmersión en una red epigenética de interacción. Este tipo de dependencia sistémica de la actividad genética parece además extenderse ahora para incluir toda una nueva maraña de interacciones con moléculas de ARN no

¹¹⁵ "It may appear that this constraining authority is just one ordinary individual of the group to whom we give a title, such as admiral, president, or policeman, but tracing the origin of this authority reveals that these are more accurately said to be the group constraints that are executed by an individual holding an “office” established by a collective hierarchical organization . In a similar way, developmental controls in cells may be executed by “ordinary” molecules to which we give titles, such as activator, repressor, or hormone, but the control value of these molecules is not an inherent chemical property; it’s a complex relation established by a collective hierarchical organization, requiring the whole organism" (Pattee 1973, p. 78).

V. *La evolución del concepto de gen*

codificante, que dotan al organismo de una especie de primitivo “sistema nervioso” que coordina la interacción entre las diferentes redes genéticas.

La transición de unicelulares a multicelulares, nos permitimos a especular, podría caracterizarse como un salto cualitativo en el aumento de la capacidad organizativa del sistema mediante el establecimiento de un sistema de coordinación intercelular que incrementa su robustez y plasticidad permitiendo una mayor capacidad de respuesta a las demandas del entorno. Esta plasticidad interactiva, dependiente del contexto, está ya presente de una manera muy básica en los seres más simples, de la cual, como vimos, el modelo del operón-lac es un buen ejemplo. Sin embargo, no es comparable a la sofisticación que en esta tarea muestran los seres con un sistema de desarrollo, los cuales son capaces de coordinar los procesos de cambio a nivel macro-estructural, cambios en la forma, con procesos organizativos a nivel micro, cambios en la expresión genética que producen alteraciones de la dinámica de red en la que están insertos, a través del cambiante entorno en el que están situados. El incremento en la adaptabilidad que supone esta nueva capacidad daría a estos sistemas un potencial evolutivo enorme que les permite explorar el espacio de la forma sin modificar las condiciones de su estabilidad estructural.

Este nuevo concepto de gen, más dinámico y fluido, nos ofrece una imagen de los genes más natural, más integrada, en la que la causalidad genética, por lo tanto, no puede ser desligada del estudio de la red de interacciones causales en las que estas macromoléculas están imbricadas, despojándolas de los poderes cuasi-mágicos que parecía atribuirles una interpretación informacional desvinculada del proceso autointerpretativo que los constituye. Una de las tareas para la evo-devo va a ser la de determinar las propiedades que hacen a estas redes capaces de evolucionar para ser capaces de producir la complejidad de los sistemas de desarrollo moderno. Al parecer, es de hecho la organización de estas redes de interacción la que hace posible que la evolución sea eficaz según los estándares del darwinismo. Es decir, la evolución no es abierta *a causa* de la estructura de ciertas moléculas y *a pesar* de ciertas constricciones (auto)organizativas, sino que es *precisamente* la actividad autoconstructiva de la vida la que determina su evolucionabilidad.

El modelo de Kauffman, que fue uno de los pioneros en este tipo de estudios, ha servido para conformar todo un nuevo marco conceptual para entender y visualizar el comportamiento de sistemas con un alto número de componentes e interacciones. La gran abstracción de sus modelos no puede ser un obstáculo para su desarrollo y aplicabilidad en biología evolutiva. No olvidemos que el propio darwinismo se basa también en un modelo explicativo extremadamente sencillo y abstracto, reproducción y variación diferencial heredable, pero que ha generado un programa de investigación increíblemente fecundo.

Recapitulación y conclusiones

A lo largo de este trabajo hemos defendido la conveniencia de un estudio integrado de la evolución y la organización biológica, que sirva para generar una nueva visión de la evolución que supere la dicotomía entre el externalismo y el internalismo. En este sentido, nuestro trabajo, y volviendo a la analogía con la tarea kantiana que mencionábamos en la introducción, toma la forma de una “*crítica de la evolución pura*”, es decir, de una crítica a la visión de la evolución excesivamente idealizada, desvinculada de sus raíces orgánicas— y al mismo tiempo, ligada a metáforas antropocéntricas—de la concepción heredada. Del mismo modo, adoptamos una postura crítica ante planteamientos internalistas extremos que consideran la evolución epifenoménica, no necesaria en último término para entender la organización biológica, o como mera instanciación de leyes físicas más generales.

El sentido del término “crítica” en Kant no sólo tiene la connotación negativa que explotábamos arriba, sino que se refiere también, en su sentido positivo, al estudio de las condiciones de posibilidad de un determinado fenómeno. En este trabajo hemos tratado de mostrar cómo la elaboración de esta visión idealizada de la evolución ha sido posible por un cúmulo de circunstancias—desde las más puramente científicas, como la falta de un conocimiento adecuado del desarrollo, históricas, como la exclusión del desarrollo de la Síntesis Moderna y su progresivo endurecimiento, o filosóficas, como la distinción entre causas próximas y últimas—que llevaron a una separación extrema entre el desarrollo y la evolución.

En efecto, como vimos en el primer capítulo, el intento de preservar la autonomía de la biología evolutiva como un dominio autónomo del resto de las disciplinas biológicas, llevó a introducir un dualismo causal en la misma que venía a encajar con la división que prefiguraban internalistas e externalistas, y que ahondaba las diferencias entre ambas, resucitando las raíces de la polémica, una de cuyas manifestaciones más claras es la interpretación de la dinámica evolutiva como, respectivamente, un proceso legal o puramente histórico. La llegada de la “nueva física” de la autoorganización, sin embargo, ofrece la posibilidad de pensar la evolución como un fenómeno regido por leyes, aunque, a la vez, plagado de contingencia. Esta es una propiedad genérica de los sistemas no-lineales alejados del equilibrio; su sensibilidad a las condiciones iniciales, que los hace a la vez contingentes y ordenados. El proceso evolutivo, nos dice la teoría de los sistemas dinámicos, aunque quizá completamente determinado por leyes “internas”, puede ser a la vez completamente impredecible y, en ese sentido, histórico, único.

Recapitulación y conclusiones

En el segundo capítulo hemos analizado cómo la teoría de la selección natural, originalmente concebida para explicar el cambio evolutivo de las especies, ha llegado a convertirse en un programa de investigación, el adaptacionismo, que trata de entender cada parte y función de la organización biológica como resultado de la acción de la selección, eliminando de este modo el carácter autoorganizativo de la vida, o simplemente tratándolo como una constrictión a este proceso de optimización. Este tipo de explicación se apoya en un modelo de organización biológica heredado de la teología natural, el modelo del artefacto, en el que cada parte tiene una función dada externamente, y que puede ser determinada mediante un análisis funcional.

A continuación, en el capítulo tercero, explicamos por qué la organización biológica no puede adecuarse a este modelo maquinista de organización. El desarrollo orgánico es una prueba ineludible de la naturaleza integrada, emergente, de la vida, en la que las funciones de las partes están distribuidas en la organización, y para cuya explicación una estrategia puramente analítica, que asume la descomponibilidad del sistema, ha de mostrar grandes limitaciones. Los retos que ofrece este modo de organización a su comprensión son muchos y nada simples. El problema de este tipo de organizaciones integradas es que son resultado de un proceso evolutivo, por lo que sus componentes, habiendo evolucionado de manera conjunta serán muy difícilmente separables. En este capítulo presentábamos diferentes intentos de dar cuenta de la organización de los sistemas de desarrollo, que, aunque con herramientas y presupuestos dispares, compartían la necesidad de entender la vida en función de los mecanismos y procesos próximos que la constituyen, para de esta manera, poder elaborar una visión de la evolución, a su vez, más integrada, y no dependiente únicamente del binomio mutación-selección.

La propuesta positiva que ofrecemos consiste en presentar a la evo-devo como una teoría que contiene los principales ingredientes conceptuales para la construcción de esa síntesis que, pensamos, ofrece una nueva visión de la evolución, en la que ésta se ve como un proceso *a la vez producto y causa* de la organización biológica. Para ello, hemos mostrado cómo la evo-devo recoge aspectos de las críticas internalistas e interaccionistas a la concepción heredada y las integra en una perspectiva, que, firmemente anclada en los presupuestos básicos del darwinismo, les aporta un nuevo vigor, ampliando su rango de aplicación hasta los mismos procesos de construcción orgánica. Esto hace que la evolución, desde esta nueva perspectiva, no pueda interpretarse ya como un “algoritmo” dissociable de la organización biológica sino como un proceso dinámico que emerge de sus propiedades constitutivas mecánico-emergentes más básicas.

La repercusión más importante de esta nueva síntesis es que la vida se muestra más que nunca como especialmente adaptada, pero no tanto, o no sólo, a su entorno local

mediante adaptaciones específicas (o superficiales), como la visión externalista defendía, sino a organizarse *evolutivamente*. Es más, como señalamos en el capítulo cuarto, el gran descubrimiento de la evo-devo, aunque pueda parecer un trabalenguas, es que la desarrollabilidad proporciona evolucionabilidad porque contribuye a la adaptabilidad. Es decir, la selección natural favorecerá propiedades del sistema de desarrollo—propiedades internas, autoorganizativas—que produzcan sistemas robustos, plásticos, adaptables, propiedades que son las que hacen al mismo más propenso a evolucionar, puesto que permiten la generación de variación no-letal. La evolución, por lo tanto, de forma análoga a la vida, se “autoproduce”, en este caso seleccionando sistemas evolucionables. La generación de variabilidad, condición de posibilidad de la evolución, reside en último término en propiedades organísmicas.

<i>VISIÓN EXTERNALISTA</i>	<i>VISIÓN INTERNALISTA</i>
<i>Atomismo</i>	<i>Holismo</i>
<i>Selección natural</i>	<i>Autoorganización</i>
<i>Cambio en las frecuencias génicas</i>	<i>Cambio fenotípico</i>
<i>Programa</i>	<i>Estructura disipativa</i>
<i>Replicación</i>	<i>Reproducción</i>
<i>Información</i>	<i>Organización</i>
<i>Mecánica</i>	<i>Dinámica</i>
<i>Estructura</i>	<i>Proceso</i>

En esta tabla, presentada originalmente en el primer capítulo, resumíamos esquemáticamente algunas de las propiedades o principios que tienden a tener mayor prioridad conceptual en ambos enfoques. La *visión organizativa de la evolución*—denominaremos de este modo a la síntesis entre ambas visiones— deberá de algún modo superar estas distinciones. En efecto, en la evo-devo estas “antinomias” tienden a desvanecerse. Al tomar el desarrollo, modular, jerárquico y autoorganizativo, como principio organizador de la disciplina, el atomismo y el holismo se funden en un interaccionismo epigenético. La selección natural y la autoorganización actúan conjuntamente, es más, son caras de la misma moneda, ya que la selección emerge de las propiedades autoorganizativas de la vida y a la vez, favorece sistemas autoorganizativos que permiten la generación de variación. El cambio en las frecuencias génicas, viejo indicador del cambio evolutivo, deja lugar, en su forma más débil, a un cambio en la expresión genética, además emergente con nuevos niveles. Como comentamos en el capítulo quinto, el rígido programa genético de la visión externalista cobra ahora un dinamicismo que inserta al gen en una red de reacciones. La información genética no puede ser entendida sino en el contexto autoorganizativo en el que, nó solo se originó, sino que sigue funcionando y da pie al origen de novedades evolutivas. El

Recapitulación y conclusiones

concepto abstracto de replicación se corporeiza en el concepto de reproducción, lo que implica que el proceso de copia no pueda separarse de los procesos metabólicos, materiales, de los que depende, para pasar a verse como un proceso dinámico, generado por la dinámica autoconstructiva del organismo. Estamos, por lo tanto, ante una *revolución copernicana* que vuelve a poner al organismo en el centro de la investigación evolutiva.

Darwin logró, mediante una estrategia explicativa basada en presupuestos extremadamente sencillos (poblaciones con individuos variables que se reproducen) convencernos de la existencia de una dimensión evolutiva de la vida hasta entonces sólo intuitiva por algunos. La fecundidad de su método es ahora un hecho incuestionable. Sin embargo, cada vez nos hemos hecho más conscientes de la importancia que tiene profundizar en el estudio de los presupuestos de los que parte. Explicar la existencia, el origen, de una organización capaz de reproducirse variacionalmente es un problema de complejidad enorme¹¹⁶, cuya improbabilidad hace a Monod adoptar una posición filosófica existencialista con respecto al lugar de la vida en el universo. Quizá el concepto de autoorganización explicado elegantemente mediante modelos equivalentemente sencillos al de Darwin, sea la nueva dimensión de la vida, naturalmente intuitiva por todos, pero nunca completamente asimilada en el pensamiento científico, que ayude a completar una imagen del mundo que, como sugiere Kauffman, vuelva a hacer del universo nuestro hogar.

Kant intuyó claramente la vida como un proceso autoorganizativo, interno, por ello, la belleza de la complejidad adaptativa tan admirada por los naturalistas de la época, era para él un fenómeno superficial, o por lo menos, no comparable a la “interior perfección” de la naturaleza.

La belleza de la naturaleza, no siendo añadida a los objetos más que en relación con la reflexión sobre la intuición exterior de los mismos, y por lo tanto, sólo a causa de la forma de la superficie, puede con razón ser llamada un análogo del arte. Pero la interior perfección de la naturaleza, tal como la poseen aquellas cosas que sólo son posibles como fines de la naturaleza, y que por eso se llaman seres organizados, no es pensable ni explicable según analogía alguna con una facultad física, es decir, natural, conocida de nosotros (Kant 1786, pp. 323- 323).

Kant trata de buscar analogías para explicar en qué consiste esa “interior perfección” autoorganizada. No es comparable ni a las más perfectas máquinas diseñadas por el ingenio humano—debido a esa especial relación de dependencia constructiva entre sus

¹¹⁶ Que sin embargo tiende a trivializarse desde posiciones extremadamente idealizadas de los genes, que les otorgan propiedades únicamente asignables a la vida.

partes que mencionábamos—ni tampoco al arte, que podría dar cuenta de la belleza externa, en todo caso, pero no de la interna. La única analogía que encuentra válida para explicar esta propiedad viene a coincidir, en definitiva, con la vida misma.

Más se acerca uno quizá a esa cualidad impenetrable llamándola un *análogo de la vida*; pero entonces hace falta, o dotar a la materia, como mera materia, de una cualidad que contradice su ser (hilozoísmo), o aparejarle un principio extraño que esté en comunidad con ella (un alma). (...) Hablando con exactitud, la organización de la naturaleza no tiene, pues, nada de analógico con ninguna de las causalidades que conocemos (ibid. p. 323).

La física de los tiempos de Kant estaba lejos todavía de poder explicar los fenómenos autoorganizativos, y la biología todavía no contaba ni con la gran aportación de Darwin, ni con nada parecido a una buena teoría sobre el desarrollo. El problema de Kant era la falta de alternativas, el nuestro es el tener que elegir entre uno u otro principio productor de orden ¿Qué habría elegido Kant? Quizá, a la luz de la evo-devo, y dado su carácter integrador, hubiese sugerido que la selección natural selecciona ante todo propiedades (auto)organizativas, y a su vez, que ésta sólo aparece como resultado de la dinámica (auto)organizativa. Quizá hubiese sentenciado algo así como “la evolución sin organización es ciega, la organización sin evolución es vana”.

Bibliografía

- Abouheif, E. (1999) Establishing homology criteria for regulatory gene networks: prospect and challenges. En *Homology*. B. Hall (ed.). J. Willey & Sons (pp. 207–221).
- Alberch, P. (1980) Ontogenesis and Morphological Diversification. *American Zoologist* 20: 653-667.
- Alberch, P. (1982) Developmental constraints in evolutionary processes. En J. Bonner (ed.) *Evolution and Development, Dahlen Konferenzen*. New York: Springer-Verlag
- Alberch, P. (1989) The logic of monsters: Evidence for internal constraints in development and evolution. *Geobios* 12: 21-57.
- Alberch, P. (1991) From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability. *Genetica* 84: 5-11. [Trad. Cast. Del gen al fenotipo: sistemas dinámicos y evolución morfológica en *Revista Española de Paleontología*, 1991, nº extraordinario Julio: 13-19]
- Alberch, P. & Gale, E. A. (1983) Size dependence during the development of the amphibian foot. Colchicine-induced digital loss and reduction. *J. Embryol. exp. Morph.* 76:177-197.
- Alberch, P. & Gale, E. A. (1985) A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibians. *Evolution* 39(1):8-23.
- Allen, C., Beckoff, M. & Lauder, G. (1998) *Nature's purposes. Analyses of function and design in Biology*. Cambridge, MA & London: MIT Press.
- Amundson, R. (1994) Two Concepts of Constraint: Adaptationism and the Challenge from Developmental Biology, *Philosophy of Science* 61: 556-578 (Reimpreso en D. Hull & M. Ruse (eds.) *The Philosophy of Biology*. Oxford University Press, 1998, pp. 93-116).
- Amundson, R. (1998) Typology Reconsidered: Two Doctrines on the History of Evolutionary Biology. *Biology and Philosophy* 13: 153-177.

Bibliografía

- Amundson, R. (2001) Adaptation and Development: On the Lack of Common Ground. En *Adaptation and Optimality*, S. H. Orzack and E. Sober (eds.). Cambridge U. Press.
- Amundson, R. & Lauder, G. V. (1994) Function without purpose: The uses of causal role function in evolutionary biology. *Biology & Philosophy*, 9: 443-69. [Reimpreso en D. Hull & M. Ruse (eds) *The Philosophy of Biology*, Oxford University Press, 1998, pp. 227-257]
- Antonovics, J., and van Tienderen, P. H. (1991) Ontoecogenophyloconstraints? The chaos of constraint terminology. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 166-168.
- Anderson (2002) Self-Organization in Relation to Several Similar Concepts: Are the Boundaries to Self-Organization Indistinct? *Biological Bulletin* 202: 247-255.
- Appel, T. (1987) *The Cuvier-Geoffroy Debate: French Biology in the Decades Before Darwin*. Oxford University Press.
- Ariew, A. (2003) Ernst Mayr's Ultimate/Proximate Distinction Reconsidered and Reconstructed. *Biology and Philosophy* 18 (4): 553-565.
- Arms, K., & Camp, P. S. (1987). *Biology*. CBS College Publishing.
- Arthur, W. (1997) *The Origin of Animal Body Plans: A Study in Evolutionary Developmental Biology*. CUP. Cambridge.
- Arthur, W. (2000) The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms. *Evolution and Development* 2(1): 49-57.
- Arthur, W. (2002) The emerging conceptual framework of Evolutionary Developmental Biology. *Nature* 415: 757-764.
- Ashby, W. R. (1956) *An introduction to cybernetics*. London: Chapman & Hall.
- Ashby, W. R. (1962) Principles of the Self-Organizing System. En *Principles of Self-Organization*, H. Von Foerster and G. W. Zopf (eds.) New York: Pergamon Press.
- Atlan, H. & Koppel M. (1990), The cellular computer DNA: program or data. *Bulletin of Mathematical Biology*. **52**(3):335-343.
- Baguñá, J. & García-Fernández, J. (2003) Evo-devo .The Long and Winding Road. *International Journal of Developmental Biology* 47: 705-713.

- Bak, P. (1996) *How nature works: the science of self-organized criticality*. New York: Springer-Verlag.
- Baldwin, J. M. (1896) A New Factor in Evolution. *American Naturalist* 30: 441-451.
- Bechtel, W. & Richardson, R. C. (1993) *Discovering complexity* Princeton: Princeton University Press.
- Bedau, M. A (1996) The Nature of Life. En M. Boden, (ed.) *The Philosophy of Artificial Life*. Oxford University Press (pp. 332-357).
- Bertalanffy, L. von (1933) *Modern Theories of Development: An Introduction to Theoretical Biology*. Oxford .
- Bertalanffy, L. von (1968) *Teoría general de los sistemas: Fundamentos, desarrollo, aplicaciones*. [1976] Mexico: FCE.
- Beurton, P.J., Falk, R., & Rheinberger, H. J. (eds.) (2000) *The Concept of the Gene in Development: Historical and epistemological perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bigelow, J & Pargetter, R. (1987) Functions. *Journal of Philosophy* 84: 181-196.
- Blitz, D. (1992) *Emergent evolution: qualitative novelty and the levels of reality*. Dordrecht. Kluwer Academic Publishers.
- Bonner, J. T. (1982) *Evolution and Development*. Berlin. Springer-Verlag.
- Bonner, J.T. (1988) *The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection*. Princeton. Princeton University Press
- Bowler, P. (1982) *The Eclipse of Darwinism: Anti-Darwinian evolutionary theories in the decades around 1900*. Johns Hopkins University Press.
- Bowler, P. (1984) *Evolution: The History of an Idea*. Berkeley: University of California Press.
- Brigandt, I. (2002) Homology and the origin of correspondence. *Biology and Philosophy* 17: 389-407.
- Brooks, D. R. (1998) The Unified Theory and Selection Processes. En *Evolutionary Systems: Biological and Epistemological Perspectives on Selection and Self-Organization*, Van der Vijver, G., Salthe, S. & Delpo, M. Eds. Dordrecht: Kluwer (pp. 113-128).

Bibliografía

- Brooks, D. R. & Wiley, E. O. (1986) *Evolution as entropy: Toward a Unified Theory of Biology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Bullock, S. (2002) Will Selection for Mutational Robustness Significantly Retard Evolutionary Innovation in Neutral Networks? En *Artificial Life VIII*, Standish, Abbass, Bedau (eds). MIT Press. (pp 192–201).
- Bunge, M. (1969) La metafísica, epistemología y metodología de los niveles. En *Las estructuras jerárquicas*, 1973, L.L. Whyte, A.G. Wilson, D., Wilson (eds.). Madrid: Alianza (pp. 33-72).
- Burian, R. M. (1983) Adaptation. En *Dimensions of Darwinism*, M. Grene Ed. Cambridge University Press (pp. 287-314).
- Burian, R. & Richardson, R. C. (1996) Form and Order in Evolutionary Biology. En *The Philosophy of Artificial Life*, M. Boden (ed.). Oxford: Oxford Univ. Press (pp. 146-172).
- Cadevall i Soler, M. (1988) *La estructura de la teoría de la evolución* Barcelona: Universidad Autónoma de Barcelona.
- Carroll, S. B., Grenier J. K., & Weatherbee S. D. (2001). *From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design*. Malden, Mass: Blackwell Science.
- Callebaut, W. & Müller, G. B. (2002) Epistemological and Practical Aspects of the Developmental Synthesis: Streamlining the Naturalistic Agenda. (draft)
- Cassirer, E. (1979) *El problema del conocimiento IV*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Casti, J. L. (1994) *Complexification: Explaining a Paradoxical World Through the Science of Surprise*. HarperCollings Publishing.
- Chung, C. (2003) On the origin of the typological/population distinction in Erns Mayr's changing views of species, 1942-1959. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 34: 277-296.
- Collier, J. D. (1986) Entropy in Evolution. *Biology and Philosophy* 1: 5-24.
- Collier, J. (1988) The Dynamics of Biological Order. En *Entropy, Information, and Evolution*. Weber, B., Depew, D. & Smith, J. Eds., MIT Press (pp. 227-242).
- Conrad, M. (1990) The geometry of evolution. *BioSystems* 24: 61-81

- Conrad, M. (1998) Towards High Evolvability Dynamics. En: *Evolutionary systems: Biological and Epistemological Perspectives on Selection and Self-Organization*, G. van der Vijver, S. Salthe & M. Delpos (eds.). Dordrecht, Kluwer (pp. 33-43).
- Crick, F. H. C. (1970) Central Dogma of Molecular Biology. *Nature* 227, 561-563.
- Crick, F. H. C. (1981) *Life Itself*. New York: Simon and Schuster.
- Cummins, R. (1975) Functional Analysis. *The Journal of Philosophy* 72: 741-765.
- Curtis, H. & Barnes, N. S. (1989) *Biology*. NY: Worth Publishers
- Davidson, E. H. (2001) *Genomic Regulatory Systems. Development and Evolution*. Academic Press.
- Darwin, C. (1859) *El origen de las especies*. [1992]. Barcelona: Planeta.
- Dawkins, R. (1976a) Hierarchical organisation: a candidate principle for ethology. En *Growing points in ethology*, P.P.G.Bateson, & R.A.Hinde (eds.). Cambridge: Cambridge University Press (pp. 7-49)
- Dawkins, R. (1976b) *The Selfish Gene*. New York: Oxford University Press. [Trad. Cast. *El gen egoísta*, 1979, Labor. Madrid]
- Dawkins, R. (1982) *The extended phenotype*. Oxford University Press.
- Dawkins, R. (1986) *The blind watchmaker*. Longman.
- Dawkins, R. (1988) The Evolution of Evolvability. En *Artificial Life*, C. Langton (ed.) Addison-Wesley Publishing Company (pp. 201-220).
- Dawkins, R. (1992) Universal biology. *Nature* 360: 25-26.
- Dawkins, R. (1998) *Escalando el monte improbable*. Tusquets. Barcelona.
- Dennett, D. C. (1987) *The intentional instance*. MIT Press.
- Dennett, D. (1999) *La peligrosa idea de Darwin*. Barcelona: Galaxia Gutemberg.
- Depew, D. (1998) Darwinism and Developmentalism. En *Evolutionary systems: Biological and epistemological perspectives on selection and self-organization*, G. van der Vijver, S. Salthe & M. Delpos (eds.). Kluwer, Dordrecht (pp. 21-32).
- Depew, D. & Weber, B. (1988) Consequences of Nonequilibrium Thermodynamics for the Darwinian Tradition. En *Entropy, Information and Evolution*. D. Weber, B. Depew and R. Smith (eds.) MIT Press.

Bibliografía

- Depew, D. & Weber, B. (1995) *Darwinism Evolving. Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection*. Cambridge, MA & London: MIT Press.
- Depew, D. & Weber, B. (1998) What Does Natural Selection Have to be Like in Order to Work with Self-Organization? *Cybernetics and Human Knowing* 5(1): 18-31.
- Dobzhansky (1973) *Nothing in biology makes sense except in the light of Evolution*. *American Biology Teacher* 35:125-129.
- Donoghue M. J., (1992) Homology. En *Keywords in evolutionary biology*, E. F. Keller and E. A. Lloyd (eds.), Cambridge, Mass: Harvard University Press (pp 170–179).
- Eldredge, N. (1985). *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. Oxford U.P.
- Eldredge, N. & Gould, S.J. (1972) Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism. Reimpreso en *Time Frames: The Evolution of Punctuated Equilibria*, N. Eldredge (ed.), 1985, Princeton, NJ: Princeton University Press (pp. 193-229).
- Emmeche, C. (1992) Life as an Abstract Phenomenon: is Artificial Life Possible? En *Toward a Practice of Autonomous Systems*, F. Varela & P. Bourguine (eds.). MIT Press, Cambridge, Mass. (pp. 466-474).
- Emmeche, C. (1999) The Sarkar challenge to biosemiotics: Is there any information in a cell?. *Semiótica* 127(1/4), 273-293.
- Etxeberria, A. (2002) Artificial Evolution and lifelike creativity. *Leonardo* 35 (3): 275-281.
- Etxeberria, A. (2004) Autopoiesis and Natural Drift. Genetic Information, Reproduction and Evolution Revisited. *Artificial Life* 10: 347-360.
- Etxeberria, A. & Garcia Azkonobieta, T. (2004) Sobre la noción de información genética: semántica y excepcionalidad. *Theoria* 50: 209-230.
- Etxeberria, A y Moreno, A. (2001) From Complexity to Simplicity: Nature and Symbols, *Biosystems* 60 (1-3): 143-157.

- Etxeberria, A. & Umerez, J. (2005) Organización y organismo en la Biología Teórica ¿Vuelta al organicismo 50 años después?. En Adelaida Ambrogi (Ed.) *Medio siglo de doble hélice*. Universidad de las Islas Baleares. En prensa.
- Feibleman, J.K. (1954) Theory of integrative levels. *The British Journal for the Philosophy of Science* 5 (17): 59-66.
- Fernandez, P. & Solé R.V. (2003) The Role of Computation in Complex Regulatory Networks. Santa Fe Working Paper. To appear in "Scale-free Networks and Genome Biology", E. Koonin et al. (eds.), Landes Bioscience.
- Fontdevila, A. y Moya, A. (2003) *Evolución. Origen, adaptación y divergencia de las especies*. Editorial Síntesis.
- Fogel, D.B. (1995) *Evolutionary Computation*. IEEE Press.
- Furusawa, C. & Kaneko, K. (2003) Robust development as a consequence of generated positional information. *Journal of Theoretical Biology* 224: 413-435.
- Frautschi, S. (1988) Entropy in an expanding universe, En *Entropy, Information and Evolution*, Weber B. H., Depew D. J. & Smith J. D. (eds.). Cambridge, Mass. MIT Press.
- Gayon, J. (2000) From Measurement to Organization: A Philosophical Scheme for the History of the Concept of Heredity. En *The Concept of the Gene in Development: Historical and epistemological perspectives*, P. J. Beurton, R. Falk & H. J. Rheinberger (eds.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Gerhart, J. & Kirschner, M. (1997) *Cells, Embryos, and Evolution*. Blackwell Science.
- Gerhart, J. & Kirschner, M. (2003) Evolvability. En B. K. Hall & W. M. Olson (eds.).
- Gilbert, S. F. (1982) Intellectual Traditions in the Life Sciences: *Molecular Biology and Biochemistry. Perspectives in Biology and Medicine* 26 (1): 151-162.
- Gilbert, S. F. (1988) *Developmental Biology* [1997, 5ª edición] Sunderland (MA): Sinauer.
- Gilbert, S. F. (1996). Enzyme adaptation and the entrance of molecular biology into embryology. En *The Philosophy and History of Molecular Biology: New Perspectives*. S. Sarkar (ed.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 101 - 123.

Bibliografía

- Gilbert, S. F. (1998) Wormholes: A commentary on K. F. Schaffner's "Genes, behavior, and developmental emergentism". *Philosophy of Science* 65: 259-266.
- Gilbert, S. F. (2000) Genes classical and genes developmental: the different use of genes in evolutionary syntheses. En *The Concept of the Gene in Development: Historical and epistemological perspectives*, P.J. Beurton, R. Falk, & H. J. Rheinberger (eds.) Cambridge: Cambridge University Press.
- Gilbert, S. F. (2001) Ecological developmental biology: Developmental biology meets the real world. *Developmental Biology* 233: 1-12.
- Gilbert, S. (2003) Evo-devo, devo-evo, and Devgen-Popgen, *Biology and Philosophy* 18: 347-352.
- Gilbert, S. F. y Sarkar, S. (2000) Embracing complexity: organicism for the 21st century, *Developmental Dynamics* 219: 1-9.
- Gilbert, S.F, Opitz, J.M, & Raff, R.A. (1996), Resynthesizing evolutionary and developmental biology, *Developmental Biology* 173: 357-372.
- Glansdorff, P. and Prigogine, I., (1971) *Thermodynamic Theory of Structure Stability and Fluctuations*. Wiley and Sons. London.
- Godfrey-Smith, P. (1994), A modern history theory of functions. *Noûs* 28: 344-362.
- Godfrey-Smith, P. (1999) Genes and Codes: Lessons from the Philosophy of Mind?. En *Biology Meets Psychology: Constraints, Conjectures, Connections*, C. Hardcastle (ed.). MIT Press.
- Godfrey-Smith, P. (2000), On the Theoretical Role of "Genetic Coding", *Philosophy of Science* 67: 26-44.
- Godfrey-Smith, P. (2000a), Information, arbitrariness and selection: Comments on Maynard Smith. *Philosophy of Science* 67, 202-207.
- Godfrey-Smith, P. (2000c) The Replicator in Retrospect. *Biology and Philosophy* 15: 403-423.
- Godfrey-Smith, P. (2001) Three kinds of adaptationism. En Orzak & Sober (eds) (2001).
- Goldschmidt, R. (1940) *The material basis of evolution* [1982]. Yale University Press.
- Goodwin, B. C. (1982) Development and Evolution. *Journal of Theoretical Biology* 97: 43-55.

- Goodwin, B. C. (1987) Developing Organisms as Self-Organizing Fields. En *Self-Organizing Systems: The Emergence of Order*. F. E. Yates (ed.) (1987). New York and London:Plenum Press.
- Goodwin, B. C. (1989) Evolution and the generative order. En B. Goodwin . & P. T. Saunders, (eds.) *Theoretical biology. Epigenetic and evolutionary order from complex systems*. London. The Johns Hopkins University (pp. 89-100).
- Goodwin, B. C. (1994) *Las manchas del leopardo* [1998]. Barcelona.Tusquets.
- Goodwin, B. C. & Saunders, P. T. (eds.) (1989) *Theoretical biology. Epigenetic and evolutionary order from complex systems*. London. The Johns Hopkins University.
- Gould, S. J. (1977), *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, Mass: Harvard University Press.
- Gould, S. J. (1980) The evolutionary biology of constraint. *Daedalus* 109 (2): 39—53.
- Gould, S. J. (1982) The meaning of punctuational evolution and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. En *Perspectives on Evolution*. R., Milkman, (ed.) Sunderland. Sinauer.
- Gould, S. J. (1983) The Hardening of the Modern Synthesis. En Marjorie Grene, ed., *Dimensions of Darwinism*. Cambridge UK. CUP (pp. 71-93).
- Gould, S.J. (1984) Darwin's Untimely Burial. Reimpreso en *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, E.Sober (de.), Cambridge MA & London, MIT Press (pp. 31-35)
- Gould, S. J. (1989a): *Wonderful life*. Cambridge, Mass :HUP
- Gould, S. J. (1989b), A developmental constraint in *Cerion*, whith comments on the definition and interpretation of constraint in evolution. *Evolution* 43(3): 516-539.
- Gould, S. J. (1996) *Full House: The Spread of Excellence from Plato to Darwin*. Harmony Books, NY).
- Gould, S. J. (1997) Darwinian Fundamentalism. *The New York Review of Books* 44 (10) [Versión electrónica en <http://www.nybooks.com/articles/1151>].
- Gould, S. J. (2002) *The structure of evolutionary biology*. Harvard University Press. Cambridge, MA.

Bibliografía

- Gould, S.J. & Eldredge, N. (1993) Punctuated equilibrium comes of age. *Nature* 366.
- Gould, S. J & Lewontin, R. C. (1979) The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proceedings of the Royal Society of London* B205: 581-598. [Reimpreso en Mirarrrr!!!! cap. 15]
- Gould, S.J. & Vrba, E.S. (1982), Exaptation—A missing term in the Science of Form. *Paleobiology* 8/1: 4-15. [Reimpreso en D. Hull & M. Ruse (eds) *The Philosophy of Biology*, Oxford University Press, 1998, pp. 52-71].
- Griesemer, J. R. (2000a) Reproduction and the Reduction of Genetics en P. Beurton, R. Falk, and H-J. Rheinberger (eds.), *The Concept of the Gene in Development and Evolution, Historical and Epistemological Perspectives*. Cambridge University Press, pp. 240-285.
- Griesemer, J. (2000b), Development, culture, and the units of inheritance. *Philosophy of Science* 67: S348-S368.
- Griesemer, J. R. (2002) What is "Epi" about Epigenetics? *Annals of the New York Academy of Sciences* 981:97-110
- Griffiths, P. E. (1996) The Historical Turn in the Study of Adaptation. *British Journal for the Philosophy of Science* 47: 511-532.
- Griffiths, P. E. (2001) Genetic Information: A Metaphor in Search of a Theory. *Philosophy of Science* 68: 394-412.
- Griffiths, P. E. & Gray, R.D. (1994) Developmental Systems and Evolutionary Explanation. *Journal of Philosophy* 91: 277-304.
- Griffiths, P. E. & Gray, R.D. (2000) Darwinism and Developmental Systems. En Oyama, S., Griffiths, P.E., Gray, R.D. (eds.) *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*, Cambridge: MIT Press.
- Griffiths, P. E., & Gray, R. D. (2004) The Developmental Systems Perspective: Organism-environment systems as units of evolution. En *The Evolutionary Biology of Complex Phenotypes* Preston, K & Pigliucci, M (Eds.) Oxford and New York: Oxford University Press. [Disponible en internet en <http://philsci-archive.pitt.edu/archive/00000859/>]
- Griffiths, P. E. & Knight, R. D. (1998), What is the Developmental Challenge? *Philosophy of Science* 65: 253-258.

- Haken, H. (1988) *Information and self-organization*. Springer-Verlag, Berlin.
- Halder, G., Callaerts, P., and Gehring, W.J. (1995) Induction of ectopic eyes by targeted expression of the eyeless gene in *Drosophila*. *Science* 267: 1788-1792.
- Hall, B. K. (1992) *Evolutionary developmental biology* [2^a Edición 1999]. Kluwer Academic Publishers
- Hall B. K. (ed.) (1994) *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*. Academic Press. San Diego (pp. 273–299).
- Hall, B. K. (2000) Evo-devo or devo-evo—does it matter?. *Evolution and Development* 2(4): 177-178.
- Hall, B. K. (2001) Organic Selection: Proximate Environmental Effects on the Evolution of Morphology and Behaviour. *Biology and Philosophy* 16: 215-237.
- Hall, B. K. & Oslen, W. M. (eds.) (2003) *Keywords and concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Harvard University Press.
- Hamburger, V. (1980) Embryology and the Modern Synthesis in evolutionary theory. En E. Mayr and W. Provine (eds.), *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. New York: Cambridge University Press. (pp. 97–112)
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behavior I and II. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-16.
- Haraway, D. J. (1976) *Cristals, Fabrics, and Fields: Metaphors of Organicism in Twentieth-Century Developmental Biology*. New Haven and London: Yale University Press.
- Hardcastle, V (ed.) *Where Biology Meets Psychology: Philosophical essays*. MIT Press.
- Herring, S. (2003) Ontogenetic Integration of Form and Function. En B. K. Hall & W. M. Olson (eds.), (pp. 275-279).
- Hendry, A.P. & Kinnison M. P. (2001) An introduction to microevolution: rate, pattern, process. *Genetica* 112-113:1-8.
- Hoffmeyer, J. (1997) Biosemiotics: Towards a New Synthesis in Biology. *European Journal for Semiotic Studies* 9 (2): 355-376.

Bibliografía

- Hoffmeyer, J. & Emmeche C. (1991) Code-duality and the semiotics of nature. En *On semiotic modeling*, M. Anderson & F. Merrell (eds.). New York: Mouton de Gruyter (pp. 117-166).
- Hofstadter, D.R (1987) *Godel, Escher, Bach*, Barcelona: Tusquets Editores.
- Holland, J. H. (1992) *Adaptation in Natural and Artificial Systems*. MIT Press/Bradford Books. Cambridge, MA.
- Horgan, J. (1995) From Complexity to Perplexity. *Scientific American* 6/ 95: 74-79.
- Hull, D. L. (1965) The Effects of Essentialism on Taxonomy: Two Thousand Years of Stasis. *The British Journal for the Philosophy of Science* 15:314-326
- Hull, D. L. (1970) Contemporary Systematic Philosophies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:19-53. [Reimpreso en *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species*, M. Ereshefsky (ed.), 1992, Cambridge MA & London: MIT Press (pp. 295-330).
- Hull, D. (1974) *The Philosophy of Biological Science*. Prentice-Hall.
- Hume, D. (1786) *Diálogos sobre religión natural*. [1974] Ediciones Sígueme. [Traducción de Miguel Quintanilla de T.H. Green & T.H. Hodge (eds.) David Hume: The Philosophical Works]
- Jablonka, E. (2002) Information: Its Interpretation, Its Inheritance, and Its Sharing. *Philosophy of Science* 69: 578-605.
- Jablonka, E. & Lamb, M. (1995) *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*. Oxford/New York: Oxford University Press.
- Jacob, F. (1970) *La lógica de lo viviente: una historia de la herencia*. Tusquets.
- Jacob, F. (1977) Evolution and Tinkering. *Science* 196: 1161-1166.
- Jacob, F & J Monod (1961) Genetic Regulatory Mechanisms in the Synthesis of Proteins. *Journal of Molecular Biology* 3:318-356.
- Jacobs, J. (1986) Teleology and Reduction in Biology. *Philosophy of Biology* 1: 389-399.
- Johnstone, T. D. & Gottlieb, G. (1990) Neophenogenesis: A Developmental Theory of Phenotypic Evolution. *Journal of Theoretical Biology* 147: 471-495
- Jonas, H. (2000) *El principio vida*. Trotta, Madrid.

- Kaneko, D. (2003) Organization through Intra-Inter Dynamics. En Muller & Newman (eds.) (pp. 195-220)
- Kaneko, D. & Tsuda, I. (2000) *Complex Systems: Chaos and Beyond*. Springer.
- Kauffman, S. (1986) Autocatalytic Sets of Proteins. *Journal of Theoretical Biology* 119, 1-24.
- Kauffman, S. (1989) Origins of order in evolution: self organization and selection. En B. Goodwin & P. Saunders (eds.) *Theoretical biology: epigenetic and evolutionary order from complex systems*. London: The Johns Hopkins University. (pp. 67-78).
- Kauffman, S. (1993) *The origins of order: self-organization and selection in evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Kauffman, S. (2000) *Investigations*. Oxford University Press.
- Kay, L. E. (1997) Cybernetics, Information, Life: The Emergence of Scriptural Representations of Heredity. *Configurations* 5: 23-91.
- Kay, L. E. (2000) *Who Wrote the Book of Life : A History of the Genetic Code*, Stanford: Stanford University Press.
- Keller, E. F. (1995) *Refiguring life: metaphors of twentieth-century biology*. New York: Columbia Univ. Press.
- Keller, E. F. (2000a) *The century of the gene*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Keller, E. F. (2000b) Decoding the genetic program: or, some circular logic in the logic of circularity. En *The concept of gene in development and evolution*, P. J. Beurton, R. Falk & H.J. Rheinberger (eds.)
- Keller, E. F. (2000c) Is There an Organism in This Text? En *Controlling Our Destinies: Historical, Philosophical, Ethical, and Theological Perspectives on the Human Genome Project*. Phillip Sloan (ed.), Notre Dame (IN): University of Notre Dame Press.
- Kimura, M. (1983) *Neutral Theory of Molecular Evolution*. New York: Cambridge University Press..
- King, M.C. & Wilson, A.C. (1975). Evolution at two levels in Humans and Chimpanzees. *Science* 188: 107-116.

Bibliografía

- Kirschner, M., Gerhart, J. & Mitchison, T. (2000) Molecular "Vitalism". *Cell* 100: 79-88.
- Kitcher, P. (1984) 1953 and all that: a tale of two sciences. *The Philosophical Review* 93(3): 335-372.
- Kitcher, P. (2001) Battling the Undead: How (and How Not) to Resist Genetic Determinism. En *Thinking about Evolution: Historical, Philosophical, and Political Perspectives, vol. 2.*, R. S. Singh, K. Krimbas, D. Paul, J. Beatty (eds.) Cambridge: Cambridge University Press (pp.396-414).
- Ko, E.P., Yomo, T., & Urabe, I. (1994). Dynamic clustering of bacterial population. *Physica D* 75:81-88
- Koza, J. R. (1992) *Genetic Programming: On the Programming of Computers by Means of Natural Selection*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Küppers, B-O. (1995) Understanding complexity. En *Chaos and Complexity: Scientific perspective on divine action*, R. J. Russell, N. Murphy & A. R. Peacocke (eds.). Vatican Observatory and The Center for Theology and the Natural Sciences, Berkeley, Calif.
- Langton, C. G. (1989a) Artificial Life. En: *Artificial Life I (Proceedings of the First Conference on Artificial Life, Los Alamos, September, 1987)*, C. G. Langton, (ed.). Redwood City: Addison-Wesley.
- Langton, C. G. (ed.) (1989b) *Artificial Life I (Proceedings of the First Conference on Artificial Life)*. Redwood City: Addison-Wesley.
- Langton, C. G., Taylor, C., Farmer, J. D. & Rasmussen, S. (eds.) (1992) *Artificial Life II, Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity Proceedings, Vol. X*. Redwood City: Addison-Wesley.
- Laubichler, M. D. (2000) Homology in Development and the Development of the Homology Concept. *American Zoologist* 40: 777-788.
- Lehrman, D. S. (1953) A Critique of Konrad Lorenz's Theory of Instinctive Behaviour. *The Quarterly Review of Biology* 28: 337-363.
- Levins, R. & Lewontin, R. (1985) *The dialectical biologist* Cambridge, Mass: Harvard University Press.

- Lewens, T. (2000) Function Talk and the Artefact Model. *Stud. Hist. Phil. Biol. & Biomed. Sci.* 31(1): 95-111.
- Lewens, T. (2001) No End to Function Talk in Biology. , *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 32(1): 179-190.
- Lewens, T. (2002) Adaptationism and Engineering. *Biology and Philosophy* 17: 1-31.
- Lewin, R. (1992): *Complexity: Life at the Edge of Chaos*. New York: MacMillan..
- Lewontin, R. C. (1970): "The units of selection". *Annual Review of Ecology and Systematics* 1, 1-18.
- Lewontin, R. C. (1974) *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. New York: Columbia University Press..
- Lewontin, R. C. (1982) Organism and environment. En *Learning, Development, and Culture*, H. C. Plotkin (ed.). John Wiley & Sons Ltd (pp. 151-170).
- Lewontin, R. C. (1998) *Genes, organismo y ambiente* [2000]. Barcelona, Gedisa.
- Lewontin, R. C. (2001) *The Triple Helix: Gene, Organism, and Environment*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Love, A. C. (2003), Evolutionary Morphology, innovation, and the synthesis of Evolutionary and Developmental Biology. *Biology and Philosophy* 18: 309-345.
- Lovelock, J. (1979): *Gaia: A new look at life on Earth*. New York: Oxford Univ. Press.
- Machamer, P., Darden, L. & Craven, C. F. (2000) Thinking about mechanisms. *Philosophy of Science* 67: 1-25.
- Mahner, M. & Bunge, M. (1997) *Foundations of Biophilosophy*. Springer. [<http://www.uottawa.ca/publications/interscientia/inter.4/bunge/life.html>]
- Mahner, M. & Bunge, M. (2001) Function and Functionalism: A Synthetic Perspective. *Philosophy of Science* 68: 75-94.
- Maienschein, J. (1992) Gene: Historical perspectives. En E.F. Keller y E.A. Lloyd Eds. *Keywords in evolutionary biology*, Cambridge MA: Harvard University Press, pags. 122-127.
- Mainzer, K. (1994, 3ª edición 1997) *Thinking in Complexity: The Complex Dynamics of Matter, Mind, and Mankind*. Springer

Bibliografía

- Margulis, L. & Sagan, D. (1986): *Microcosmos. Four billion years of evolution from our microbial ancestors*. New York: Summit Books.
- Margulis, L. & Sagan, D. (1995) ¿Qué es la vida? [1996] Barcelona: Tusquets.
- Mattick, J. S. (2001) Noncoding RNAs: the architects of eukaryotic complexity. *EMBO Rep.*, 2: 986-991.
- Mattick, J. S. (2003) Challenging the dogma: the hidden layer of non-protein-coding RNAs in complex organisms. *BioEssays* 25: 930-939.
- Mattick, J. S. & Gagen, M.J. (2001) The evolution of controlled multitasked gene networks: the role of introns and other noncoding RNAs in the development of complex organisms. *Mol. Biol. Evol.* 18: 1611-1630.
- Maturana, H. & Varela, F. J. (1980): *Autopoiesis and Cognition. The Realization of the Living*. Dordrecht: D. Riedel Publishing Company.
- Maturana, H. & Varela, F. J. (1984) *El árbol del conocimiento*. Santiago: Editorial Universitaria.
- Maynard Smith, J. (1971) The origin and maintenance of sex. En *Group Selection* (G.C. Williams, (ed.). Aldine Atherton (pp 163-171).
- Maynard Smith, J. (1975) *The Theory of Evolution*. Penguin. New York.
- Maynard Smith, J. (1982) *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J. (1984) Optimization Theory in Evolution. Reimpreso en *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, E. Sober (ed.), Cambridge MA & London: MIT Press.
- Maynard Smith, J. (1986): *Los problemas de la biología*. [1987] Madrid: Cátedra.
- Maynard Smith, J. (1995) Life at the Edge of Chaos? *The New York Review of Books* 42-4.
- Maynard Smith, J. (2000a) The concept of information in biology. *Philosophy of Science* 67: 177-194.
- Maynard Smith, J. (2000b) Reply to commentaries. *Philosophy of Science* 67: 214-218.
- Maynard Smith, J. (2000c) *La construcción de la vida : genes, embriones y evolución*. Barcelona: Crítica.

- Maynard Smith, J. & Szathmáry, E. (1995): *The major transitions in evolution*. Freeman & Co., Oxford.
- Maynard Smith, J., Burian, R., Kauffman, S. Alberch, P., Campbell, J, Goodwin, B., Laude, R., Raup, D. & Wolpert, L. (1985), Developmental constraints and evolution: A perspective from the Mountain Lake Conference on development and evolution. *Quarterly reviews of Biology* 60: 265-287.
- Mayr, E. (1961) Cause and Effect in Biology. *Science* 134: 1501-1506.
- Mayr, E. (1980) Prologue: Some thoughts on the history of the evolutionary synthesis. En *The evolutionary synthesis* E. Mayr, & W. B. Provine (eds.) CUP.
- Mayr, E. & Provine, W. B. (1980) *The evolutionary synthesis*. Cambridge, Mass. Harvard Univ. Press.
- Mayr, E. (1982) *The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance*, Cambridge MA: Harvard University Press.
- Mayr, E. (1985) How Biology Differs from the Physical Sciences. In D. Depew and B. Weber (Eds.) *Evolution at a Crossroads: The New Biology and the New Philosophy of Science*, Cambridge, MA: MIT Press (pp. 43-63).
- Mayr, E. (1988) *Toward a new Philosophy of Biology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr, E. (1998) *Así es la biología*. Madrid: Debate.
- McShea, D. (1996) Metazoan Complexity and Evolution: Is There a Trend? *Evolution* 50(2):477-492.
- Millikan, R. (1989) In defense of proper Functions. *Philosophy of Science* 56:288-302. (Reimpreso en Millikan, R. *White Queen Psychology and other essays for Alice* , MIT Press, 1993.).
- Mills, S & Beatty, J. (1984) The Propensity Interpretation of *Fitness*. Reimpreso en *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, E. Sober (ed.), Cambridge MA & London: MIT Press.(pp.37-57).
- Minelli, A. (1998) Molecules, Developmental Modules, and Phenotypes: A Combinatorial Approach to Homology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9 (3): 340-347.

Bibliografía

- Mishler, B. & Donogue, M.J. (1982) Species Concepts: A Case for Pluralism. *Zoology* 31: 491-503. [Reimpreso en *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species*, M. Ereshefsky (ed.), 1992, Cambridge MA & London: MIT Press.(pp. 217-232)]
- Monod, J. (1971) *El azar y la necesidad*. [1988, 4ª edición] Barcelona: Tusquets.
- Montero, R. & Morán (1992) *Biofísica: Procesos de autoorganización en biología*. Eudema Universidad.
- Morange, M. (2000) The developmental gene concept. En P. J. Beurton, R. Falk & H.J. Rheinberger (eds.) (2000)
- Morange, M. (2001) *The Misunderstood Gene*. Harvard University Press
- Moreno, A. & Fernández, J. (1990): “Structural limits for evolutive capacities in molecular complex systems”. *Biology Forum* 83 (2/3), 335-347.
- Moreno, A., Etxeberria, A. & Umerez, J. (1994): “Universality without matter?”, en: *Artificial Life IV (Proceedings of the 4th International Workshop on the Synthesis and Simulation of Living Systems)*, A. R. Brooks & P. Maes (eds.). London: MIT Press (pp. 406-410).
- Moss, L. (2003) *What Genes Can't Do*. Cambridge: The MIT Press
- Moya, A. & Peretó, J. 1998. Pere Alberch (1954-1998). The passion for understanding evolution and development. *Internatl. Microbiol.* 1: 159-160.
- Müller G.B. (1990) Developmental mechanisms at the origin of morphological novelty: A side-effect hypothesis. En: *Evolutionary Innovations*. M.H. Nitecki (ed.) Chicago Press, Chicago (pp 99-130).
- Müller, G. B. (2003) Homology: The Evolution of Morphological Organization. En *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*, G. B. Muller & S. A. Newman (eds.) MIT Press.
- Müller, G. B. & Newman, S. A. (1999) Generation, integration, autonomy: three steps in the evolution of homology. En *Homology*. Chichester, Wiley. pp. 65-79
- Müller, G. B. & Newman, S. A. (eds.) (2003) *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. MIT Press.

- Müller, B. B. & Olsson, L. (2003) Epigenesis and Epigenetics En *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. B. K. Hall & W. M. Olson (eds.) HUP (pp. 114-124).
- Müller, G. B. & Wagner, G. P. (1991) Novelty in evolution: restructuring the concept. *Annual Review of Ecological Systems* 22: 229-256.
- Nagel, E. (1961) *La estructura de la ciencia*. [1973] Buenos Aires: Paidós
- Nanjundiah, V. (2003) Phenotypic Plasticity and Evolution by Genetic Assimilation. En *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. G. B. Müller, & S. A. Newman (eds.) MIT Press (pp. 245-265),
- Neander, K. (1991) Functions as selected effects: The conceptual analyst's defense. *Philosophy of Science* 58: 168-184.
- Newman, S.A. (1994) Generic physical mechanisms of tissue morphogenesis: A common basis for development and evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 7: 467—488.
- Newman, S. A. (2002) Developmental mechanisms: putting genes in their place. *Journal of Bioscience* 27(2): 97-104.
- Newman, S. A. (2003) From Physics to Development: The Evolution of Morphogenetic Mechanisms. En *Origination of Organismal Form*. G. B. Müller and S. A. Newman (eds.). MIT Press. (pp. 221-240)
- Newman, S. A. & Comper, W. D. (1990) “Generic” physical mechanisms of morphogenesis and pattern formation. *Development* 110: 1-18.
- Newman, S. A & Müller, G. B. (2000) Epigenetic Mechanisms of Character Origination. *Journal of Experimental Zoology* 288: 304-317.
- Nicolis, G. & Prigogine, Y. (1977) *Self-organization in Non-equilibrium Systems*. Wiley, New York.
- Nicolis, G. (1989) Physics of far-from-equilibrium systems and self-organisation, en: *The new physics*, P. Davies (ed.). Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Nijhout, H.F. (1990) Metaphors and Role of Genes in Development *BioEssays* 12(9): 441-446.

Bibliografía

- Nijhout, H. F. (2003) Gradients, Diffusion, and Genes in Pattern Formation. En G. B. Müller & S. A. Newman (eds.) (pp. 165-182)
- Oster, G. F. & Alberch P. (1982) Evolution and bifurcation of developmental programs. *Evolution* 36 (3): 444-459.
- Oster, G. F. & Murray J. & Miani M. (1985) A model for chondrogenic condensations in the developing limb. The role of extracellular matrix and cell fractions. *Journal of Embryology and Experimental Biology* 89: 93-112.
- Oster, G. F, Shubin, N, Murray JD, and Alberch, P. (1988) Evolution and morphogenetic rules: the shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny. *Evolution* 42(5):862-884.
- Oyama, S. (1985): *The ontogeny of information. Developmental systems and evolution.* Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Oyama, S (1995) The accidental chordate: Contingency in developmental systems. *South Atlantic Quarterly* 94: 509-526.
- Oyama, S. (2000), Causal democracy and causal contributions in Developmental Systems Theory. *Philosophy of Science* 67: S332-S347.
- Oyama, S., Griffiths, P. E. & Gray, R. D. (eds.) (2001) Cycles of contingency: Developmental systems and evolution. Cambridge MA: MIT Press.
- Panchen, A.L. (2001) Etienne Geoffroy St.-Hilaire: father of "evo-devo"? *Evolution & Development* 3(1):41-46.
- Pattee, H. H. (1969) How does a molecule become a message?. *Developmental Biology* Supplement 3, 1-16.
- Pattee, H. H. (1972) Laws and Constraints, Symbols and Languages. En *Towards a Theoretical Biology 4, Essays*, C. H. Waddington (ed.). Edinburgh: Edinburgh University Press (pp. 248-258).
- Pattee, H. H. (1973) The Physical Basis and Origin of Hierarchical Control. En *Hierarchy Theory*, H. H. Pattee (ed.). New York: Braziller (pp. 73-108).
- Pattee, H. H. (1977) Dynamic and linguistic modes of complex systems. *International Journal of General Systems* 3, 259-266.
- Pattee, H. H. (1979a) The complementarity principle and the origin of macromolecular information. *BioSystems* 11: 217-226.

- Pattee, H. H. (1979b), Complementarity vs. reduction as explanation of biological complexity. *American Journal of Physiology* 236(5): R241-R246.
- Pattee, H. H. (1982), Cell psychology: an evolutionary approach to the symbol-matter problem. *Cognition and Brain Theory* 5(4): 325-341.
- Pattee, H. H. (1987) Instabilities and Information in Biological Self-Organization. En *Self-Organizing Systems: The Emergence of Order*, F. E. Yates (ed.) Plenum Press (pp.325-338).
- Pattee, H. H. (1995) Evolving self-reference: matter, symbols, and semantic closure. *Communication and Cognition - Artificial Intelligence* 12 (1-2): 9-28.
- Pattee, H. H. (1997), The physics of symbols and evolution of semiotic controls. En *Workshop on control mechanisms for complex systems: Issues of measurement and semiotic analysis*, M. Coombs (ed.). New México State University. [<http://www.ssie.binghamton.edu/pattee/semiotic.html>]
- Phillips, D. C. (1970) Organicism in the late nineteenth and early twentieth centuries. *Journal of the History of Ideas* 31: 413-432.
- Pittendrigh, C. (1958) Adaptation, natural selection and behavior. En *Behavior and Evolution*. Roe & Simpson (eds.). Yale Univ. Press.
- Polanyi, M. (1968) Life's Irreducible Structure. *Science* 160: 1308-1312.
- Pourquié, O. (2003) A Biochemical Oscillator Linked to Vertebrate Segmentation. En G. B. Müller & S. A. Newman (eds.) (pp. 183-194)
- Prigogine, I. (1980) *From being to becoming: time and complexity in the physical sciences*. Freeman, New York.
- Prigogine, I. (1983) *¿Tan solo una ilusión? Una exploración del caos al orden*. Tusquets
- Prigogine, I. & Stengers, I. (1984). *Order out of Chaos: Man's New Dialogue with Nature*. New York: Bantam.
- Prigogine, I. & Stengers, I. (1979) *La nueva alianza. Metamorfosis de la ciencia*. [1983] Madrid: Alianza Editorial.
- Provine, W. B. (1971). *The Origins of Theoretical Population Genetics*. University of Chicago Press.

Bibliografía

- Ray, T. (1992) An approach to the synthesis of life. En *Artificial Life II*, Langton et al. (eds.) (pp. 371-408).
- Raff, R. A. (1997) *The Shape of Life: Genes, Development and the Evolution of Animal Form*. University of Chicago Press.
- Rechenberg, I. (1994) *Evolutionsstrategie*. Frommann-Holzboog Verlag, Stuttgart.
- Reeve, H. K. & Sherman, P. W. (1993) Adaptation and the Goals of Evolutionary Research. *The Quarterly Review of Biology* 68 (1): 1-32.
- Reif, W., Junker, T. & Hoßfeld, U. (2000) The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis. *Theory in Biosciences* 119: 41-91.
- Resnik, D. (1995) Developmental constraints and patterns: Some pertinent distinctions, *Journal of Theoretical Biology* 173: 231-240.
- Resnik, D. (1997) Adaptationism: Hypothesis or heuristic? *Biology and Philosophy* 12: 39-50.
- Richards, R. (1992) *The Meaning of Evolution*. University of Chicago Press.
- Richardson, R. C. (2000), The organism in development. *Philosophy of Science* 67: S312-S321.
- Richardson, R. C. (2001) Complexity, Self-Organization and Selection. *Biology and Philosophy* 16: 655-683.
- Riedl, R. (1978) *Order in Living Systems: A Systems Analysis of Evolution*. New York: Wiley.
- Ridley, M. (1985): *The problems of evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Robert, J. S. (2001) Interpreting the Homeobox: Metaphors of Gene Action and Activation in Development and Evolution. *Evolution and Development* 3
- Robert, J. S. (2002) How Developmental is Evolutionary Developmental Biology? *Biology & Philosophy* 17(5): 591-611.
- Robert, J. S. (2004) *Embryology, Epigenesis, and Evolution: Taking Development Seriously*. CUP.
- Robert, J. S., Hall, B. H. & Olson, W. M (2001) Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology. *BioEssays* 23: 954-962.

- Rocha, L. M. (1998) Selected Self-Organization: And the Semiotics of Evolutionary Systems. En *Evolutionary Systems. Biological and Epistemological Perspectives on Selection and Self Organization*, G. Van der Vijver, S. Salthe, & M. Delpo (eds.) Dordrecht: Kluwer.
- Rocha, L. M. (2001) Evolution with material symbol systems . *BioSystems* 60: 95-121.
- Rosen, R. (1991) *Life itself: A comprehensive inquiry into the nature, origin and fabrication of life*. New York: Columbia Univ. Press.
- Rosen, R. (1999) *Essays on Life Itself*. New York: Columbia Univ. Press
- Rosenberg, A. (1985) *The Structure of Biological Science*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.
- Rosenblueth, A. Wiener, N. & Bigelow, J. (1943) Behavior, Purpose, and Teleology. *Philosophy of Science* 10: 18-24.
- Rosenblueth, A. & Wiener, N. (1950) Purposeful and Non-Purposeful Behavior. *Philosophy of Science* 17: 318-326 (reimpreso en??)
- Roth, V.L. (1984) On homology. *Biological Journal of the Linnean Society*. 22: 13-29.
- Ruse, M. (1977) Karl Popper's philosophy of biology. *Philosophy of Science* 44: 638—661.
- Ruse, M (1979) *The Darwinian Revolution: Science red in tooth and claw*. University of Chicago Press.
- Ruiz-Mirazo, K., Etxeberria A. ,Moreno, A. & Ibañez, J. (2000) Organism and their place in biology. *Theory Biosci.* 119: 209-233.
- Ruiz-Mirazo K, Pereto J, Moreno, A. (2004) A universal definition of life: Autonomy and open-ended evolution. *Origins of life and the evolution of the biosphere* 34 (3): 323-346.
- Russell, E. S. (1916) *Form and Function. A contribution to the History of Animal Morphology*. The University of Chicago Press. Chicago & London.
- Salazar-Ciudad, I. , Garcia-Fernández, J. & Solé, R. V. (2000) Gene Networks Capable of Pattern Formation: From Induction to Reaction-Diffusion. *Journal of Theoretical Biology* 205: 587-603.

Bibliografía

- Salazar-Ciudad, I. , Newman, S. A. & Solé, R. V. (2001a) Phenotypic and dynamical transitions in model genetic networks I. Emergence of patterns and genotype.phenotype relationships. *Evolution & Development* 3(2): 84-94.
- Salazar-Ciudad, I. ., Solé, R. V. & Newman, S. A (2001b) Phenotypic and dynamical transitions in model genetic networks II.Application to the evolution of segmentation mechanisms. *Evolution & Development* 3(2): 95-103.
- Salthe, S. (1985) *Evolving Hierarchical Systems: Their Structure and Representation*. Columbia U.P.
- Salthe S. (1993) *Development and evolution*. MIT Press, Cambridge, Mass.
- Salthe, S.N. (1998) The role of natural selection theory in understanding evolutionary systems. En *Evolutionary Systems. Biological and Epistemological Perspectives on Selection and Self-organization*, Van der Vijver, G., Salthe, S. & Delpos, M. (eds.). Dordrecht: Kluwer (pp. 13-20).
- Sansom, R. (2003) Constraining the adaptationism debate. *Biology and Philosophy* 18: 493-512.
- Sapp, J. (1990) The Nine Lives of George Mendel. En *Experimental Inquiries*, H. E. Le Grand (ed.) Kluwer Academic Publishers (pp. 137-166).
- Sapp, J. (2003) Inheritance: Extragenomic. En B. K. Hall & W. M Olson (eds.) (pp. 201-209)
- Sarkar, S. (1996a) Biological information: a skeptical look at some central dogmas of molecular biology. En *The philosophy and history of molecular biology: New perspectives*, S. Sarkar (ed.). Dordrecht, Kluwer Academic Publishers (pp. 187-231).
- Sarkar, S. (ed.) (1996b) *The philosophy and history of molecular biology: new perspectives*, S. Sarkar (ed.) Dordrecht: Kluwer.
- Sarkar, S. (1997) Decoding “coding” – information and DNA. *Bioscience* 46 (11): 858-864.
- Sarkar, S (1998) *Genetics and Reductionism*. Cambridge University Press.
- Sarkar, S. (2000) Information in genetics and developmental biology: Comments on Maynard Smith. *Philosophy of Science* 67: 208-213.
- Sarkar, S. and Robert, J S (2003) Introduction. *Biology and Philosophy* 18: 209-217.

- Schaffner, K. F. (1993) *Discovery and Explanation in Biology and Medicine*. University of Chicago Press.
- Schaffner, K. F. (2000) Behavior at the organismal and molecular levels: the case of *C. elegans*. *Philosophy of Science* 67: S273-S278.
- Schaffner, K. F. (1998) Genes, behavior, and developmental emergentism: one process, indivisible?. *Philosophy of Science* 65: 209-252.
- Schaffner, K. F. (1998), Model organism and behavioral genetics: a rejoinder. *Philosophy of Science* 65: 276-288.
- Schank, C. J. & Wimsatt, W. (1987), Generative entrenchment and evolution. En A. Fine & P. Machamer, Eds. *PSA 1986*, vol. 2, East Lansing, Michigan, pp. 33-60.
- Schank, C. J. & Wimsatt, W. (2001) Evolvability Adaptation and Modularity. En *Thinking about Evolution: Historical, Philosophical, and Political Perspectives, vol. 2.*, R. S. Singh, K. Krimbas, D. Paul, J.Beatty (eds.) Cambridge: Cambridge University Press (pp.322-335).
- Schuster, P.; Fontana, W.; Stadler, P. F.; and Hofacker, I. L. 1994. From sequences to shapes and back: A case study in RNA secondary structures. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 255:279–284.
- Schwenk, K. & Wagner, G. P. (2003) Constraint. En B. K. Hall & W. M. Olson (eds.) (pp. 52-61)
- Schrödinger, E. (1944) *What is Life?* Cambridge: Cambridge University Press (Traducido al castellano (1983). *¿Qué es la vida?*, Barcelona: Tusquets).
- Shannon, C. E. & Weaver, W. (1949) *The mathematical theory of communication*. *Inform. Systems* 8 (1), 51-62
- Shapiro, J. A (1991) Genomes as smart systems. *Genetica* 84: 3-4.
- Shapiro, J. A. (1992) Natural genetic engineering in evolution. *Genetica* 86: 99-111.
- Shubin, N. H. & Alberch, P. A. (1986) Morphogenetic Approach to the Origin and Basic Organization of the Tetrapod Limb. *Evolutionary Biology* 20: 319-387.
- Simon, H. A. (1962) The Architecture of Complexity. *Proceedings of the American Philosophical Society* 106:467. [Reimpreso en (preguntar Jon)] Smith, K.

Bibliografía

- (1992) Neo-Rationalism Versus Neo-Darwinism: Integrating Development and Evolution. *Biology and Philosophy* 7: 431-451. Sober, E. (1984a): *Conceptual issues in evolutionary biology: An anthology*. Cambridge, Mass. MIT Press. [2^a ed.: (1993)]
- Schlichting, C. D. & Pigliucci, M. (1998) *Phenotypic Evolution. A Reaction Norm Perspective*. Sunderland, Mass: Sinauer.
- Smith, K. C. (1992) Neo-Rationalism versus Neo-Darwinism: Integrating Development and Evolution. *Biology and Philosophy* 7: 431-451.
- Sober, E. (1984) *Conceptual issues in evolutionary biology: An anthology*. Cambridge, Mass. MIT Press. [2^a ed.: (1993)]
- Sober, E. (1993) *Filosofía de la Biología* [1996]. Alianza Editorial. Madrid.
- Sober, E (1998) Six Sayings about Adaptationism En *The Philosophy of Biology*. D. Hull and M. Ruse (eds) Oxford: Oxford University Press.
- Solé, R. V. & Goodwin, B. (2000) *Signs of Life: How Complexity Pervades Biology*. New York: Basic Books.
- Solé, R. V. & Manrubia, S. C. (1996): *Orden y Caos en Sistemas Complejos*. Politex, UPC, Barcelona.
- Solé R. V., Miramontes, O. & Goodwin, B. C. (1993): Oscillations and Chaos in Ant Societies. *Journal of Theoretical Biology* 161, 343-357.
- Spiegelman, S. (1967): An *in vitro* análisis of a replicating molecule. *American Scientist* 55, 221-264.
- Spivak, E. (2001) La langosta invertida *Ciencia hoy* 11 (62) [<http://www.ciencia-hoy.retina.ar/ln/hoy62/>]
- Stearns, S. C. (1986) Natural selection and fitness, adaptation and constraint.: En D.M.Raup e D.Jablonski (eds.) *Patterns and processes in the history of life*. Springer-Verlag. New York.
- Stebbins, G. L. & Ayala, F. J. (1981) Is a New Evolutionary Synthesis Necessary? *Science* 213: 967-971.
- Sterelny, K. (2000) Development, evolution, and adaptation. *Philosophy of Science* 67: S369-S387.
- Sterelny, K. (2001) *Dawkins vs Gould :Survival of the Fittest*. Duxford: Icon Books.

- Sterelny, K. & Griffiths, P. E. (1999), *Sex and death. an introduction to Philosophy of Biology*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Streicher J. and Müller G.B. (1992) Natural and experimental reduction of the avian fibula: Developmental thresholds and evolutionary constraint. *Journal of Morphology* 214: 269-285.
- Striedter, G. F. (1998) Stepping into the Same River Twice: Homologues as Recurring Attractors in Epigenetic Landscapes. *Brain, Behaviour and Evolution* 52: 218-231
- Strohman, R. C. (1997) The coming Kuhnian revolution in biology. *Nature Biotechnology* 15: 194-200.
- Swenson, R. (1989) Emergent attractors and the law of maximum entropy production: Foundations to a theory of general evolution. *Systems Research* 6, 187-197.
- Swenson, R. (1997) Evolutionary Theory Developing: The Problem(s) With Darwin's Dangerous Idea. *Ecological Psychology* 9 (1): 47-96.
- Swenson, R. (1998) Spontaneous Order, Evolution, and Autocatakinetics: The nomological basis for the emergence of meaning. En *Evolutionary systems: Biological and epistemological perspectives on selection and self-organization*, G. van der Vijver, S. Salthe & M. Delpo (eds.). Dordrecht: Kluwer (pp. 155-180).
- Swenson, R. (2000) Spontaneous Order, Autocatakinetic Closure, and the Development of Space-Time. *Annals New York Academy of Sciences* 911: 311-319.
- Szathmáry, E. & Maynard Smith, J. (1997) From replicators to reproducers: the first major transitions leading to life. *Journal of Theoretical Biology* 187: 555-571.
- Thom, R. (1975) *Structural stability and morphogenesis*. Reading, Mass: Benjamin.
- Thompson, D'Arcy W. (1942) *On Growth and Form*. Cambridge University Press.
- Turing, A. M. (1952) The chemical basis of morphogenesis. *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B.* 237, 37-72.
- Ulanowicz, R. E. (1997): *Ecology, the ascendent perspective*. New York: Columbia Univ. Press.

Bibliografía

- Umerez, J. (1995) Semantic Closure: A Guiding Notion to Ground Artificial Life. F. Morán, A. Moreno, J.J. Merelo y P. Chacón (eds.) *Advances in Artificial Life*, Berlin: Springer Verlag, pp. 77-94.
- Umerez, J. (2001) Howard Pattee's theoretical biology: a radical epistemological stance to approach life, evolution and complexity. *BioSystems* 60: 159-177.
- Varela, F. (1979) *Principles of Biological Autonomy*, New York: Elsevier.
- Varela, F. J. (2000): *El fenómeno de la vida*. Ediciones Dolmen, Santiago.
- Varela, F. J., Maturana, H. & Uribe, R. (1974): Autopoiesis: the organization of living systems, its characterization and a model. *BioSystems* 5: 187-196.
- Varmus, (1999) The impact of physics on biology and medicine. *Physics Web*. [<http://physicsweb.org/articles/world/12/9/10>]ç
- Vijver G. Van der, Speybroeck, L., de Waele, D. (2002) Epigenetics: A Challenge for Genetics, Evolution, and Development? *Annals of the New York Academy of Sciences* 981:1-6
- Vijver, G. Van der, Salthe, S. & Delpo, M. (eds.) (1998) *Evolutionary Systems. Biological and Epistemological Perspectives on Selection and Self Organization*. Dordrecht: Kluwer.
- von Dassow G. & Munro E. (1999) Modularity in animal development and evolution: elements of a conceptual framework for EvoDevo. *Journal of Experimental Zoology* 285:307-25.
- von Förster (1962)
- von Newman, J. (1951) The General and Logical Theory of Automata. En *Cerebral Mechanism in Behaviour*, L. Jeffers (ed.) Hofner Publishing Company (pp. 1-41)
- von Neumann, J. (1966) *Theory of self-reproducing automata*. A. W. Burks (ed.). University of Illinois, Urbana.
- Waddington, C. H. (1953) Epigenetics and Evolution. In *Symposia of the Society for Experimental Biology: Evolution*, New York: Academic Press, pp. 186-199.
- Waddington, C. H. (1957) *The Strategy of the Genes: A Discussion of Some Aspects of Theoretical Biology*. New York: The Macmillan Company.

- Waddington, C. H. (1968) *Towards a Theoretical Biology, vol. 1: Prolegomena*. Edinburgh: Edinburgh University Press.
- Wagner, G. (1989a) The Biological Homology Concept. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 51-69.
- Wagner, G. (1989b) The origin of morphological characters and the biological basis of homology. *Evolution* 43(6): 1157-1171.
- Wagner, G. P. (1994) Homology and the mechanisms of development. En Hall B. K. (ed.) *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*. Academic Press. San Diego (pp. 273–299).
- Wagner, G. P. & Altenberg, L. (1996) Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50 (3): 967-976.
- Wagner, G.P., Chiu, C, & Laubichler M. (2000) Developmental Evolution as a mechanistic science: the inference from developmental mechanisms to evolutionary processes. *American Zoologist* 40: 819-831.
- Wake, D. B. (1994) Comparative terminology. [Review of] *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology* (B. K. Hall, ed.). *Science* 265: 268-269.
- Wake, D. B. & Larson, A. (1987) Multidimensional Analysis of an Evolving Lineage. *Science* 238: 42-48.
- Waldrop, M. M. (1992) *Complexity: The emerging science at the edge of order and chaos*. Simon & Schuster, New York
- Watson, J. D. & Crick, F. H. (1953a) Molecular structure of nucleic acids: A structure for DNA. *Nature* 171: 737-738.
- Watson, J. D. & Crick, F. H. (1953b) Genetic implications of the structure of DNA. *Nature* 171: 964-967.
- Weber, A. & Varela, R. J. (2002) Life after Kant: Natural purposes and the autopoietic foundations of biological individuality. *Phenomenology and the Cognitive Sciences* 1 (2): 97-125.
- Weber, B. H. & Depew D. J. (1996) Natural selection and self-organization. *Biology and Philosophy* 11, 33-65.

Bibliografía

- Weber, B. H. & Depew, D. J. (1988) Consequences of Nonequilibrium Thermodynamics for Darwinism. En B. H. Weber, D. J. Depew, & J. D. Smith (eds.) *Entropy, Information and Evolution*. MIT Press, Cambridge (pp. 317-354).
- Weber, B. H. & Depew D. J. (2001), Developmental systems, darwinian evolution, and the unity of science. En *Cycles of Contingency*, S. Oyama, R. Gray and P. Griffiths (eds.), MIT Press.
- Weber, B. H., Depew D. J. & Smith J. D. (eds.) (1988): *Entropy, Information and Evolution*. MIT Press, Cambridge, Mass.
- Webster, G. & Goodwin, B. C. (1982) The origin of species: a structuralist approach. *Journal of Social and Biological Structures* 5: 15-47.
- Weele, C. N. Van der (1995), *Images of development: environmental causes in ontogeny*. Utrecht: Van der Weele, C. N.
- Weiss, K. M. (2003) Phenotype and Genotype. En B. K. Hall & W. M. Olson (eds.), (pp. 275-279).
- West-Eberhard, M. J. (1998a) Adaptation: Current Usages. En *The Philosophy of Biology* D. L. Hull & M. Ruse (eds.). Oxford Readings in Philosophy.
- West-Eberhard, M. J. (1998b) Evolution in the light of developmental and cell biology and *vice versa*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences USA* 95: 8417-8419.
- West-Eberhard, M. J. (2003) *Developmental plasticity and evolution*. New York: Oxford University Press.
- Winsor, M. (2003) Non-essentialists methods in pre-Darwinian taxonomy. *Biology and Philosophy* 18: 387-400.
- Wicken, J. S. (1987), *Evolution, thermodynamics and information. Extending the darwinian program*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Wicken, J. S. (1988), Thermodynamics, evolution and emergence. Ingredients for a new synthesis. En *Entropy, Information and Evolution*, Weber B. H., Depew D. J. & Smith J. D. (eds.). Cambridge, MIT Press (pp. 140-169).
- Wiener, N. (1948): *Cybernetics (Or control and communication in the animal and the machine)*. New York: John Wiley & Sons..

- Willey, E. O. & Brooks, D. R. (1982), Victims of history: A non equilibrium approach to evolution. *Systematic Zoology* 31(1): 1-24.
- Williams, G.C. (1966) *Adaptation and natural selection*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press.
- Wilson, D.S. (1992) Group Selection. En *Keywords in Evolutionary Biology*, E.F. Keller & E.Lloyd (eds.), Cambridge MA & London: Harvard University Press (pp. 145-148).
- Wilson, J.A. (2000), Ontological butchery: organism concepts and biological generalizations. *Philosophy of Science* 67: S301-S311.
- Wimsatt, W. C. (1973) Teleology and the logical structure of function statements. *Studies in History and Philosophy of Science*. 3 (1): 1-80.
- Wimsatt, W. C. (2001) Generative Entrenchment and the Developmental Systems Approach to Evolutionary Processes. En *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*, S. Oyama, R. Gray & P. Griffiths (eds.) Cambridge: MIT Press (pp. 219-237).
- Winsor, M. (2003) Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy. *Biology & Philosophy* 18: 387-400.
- Wray, G. A. (1999) Evolutionary dissociations between homologous genes and homologous structures. En *Homology* B. Hall (ed.). Wiley, Chichester: Novartis Foundation Symposium (pp. 189-206).
- Wright, L. (1973) "Functions", *The Philosophical Review*, 82: 139-168. (Reimpreso en Sober, E. (ed.) *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, MIT Press, 1984:347-368).
- Wright, S. (1932) The Roles of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and Selection in Evolution. *Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics* 1:356-366. [Reimpreso en *Genes, Organisms, Populations*, R.Brandon & R.Burian (eds.), 1984, Cambridge MA & London: MIT Press (pp. 29-39)].
- Yates, F. E. (ed.) (1987) *Self-Organizing Systems: The Emergence of Order*. New York & London:Plenum Press.