

CONSTREÑIMIENTOS, VARIACIÓN EVOLUTIVA Y PLANOS CORPORALES*

MAXIMILIANO MARTÍNEZ**

EUGENIO ANDRADE***

Resumen: En este artículo defendemos la necesidad de reformular los conceptos de *constreñimiento del desarrollo* y *variación* considerando trabajos empíricos y teóricos recientes, principalmente sobre genes Hox, estado filotípico y morfogénesis. Argumentamos que la noción de *variación* isotrópica e ilimitada asociada con las teorías darwinianas y neodarwinianas deben ser reconsideradas a la luz de los aportes recientes de la biología del desarrollo. En esta visión, la variación estaría constreñida y sesgada. Esta reforma del concepto de *variación* coincide con la reformulación del de *constreñimiento*, los cuales serían entendidos como un factor causal positivo en la evolución, en contraposición a como suelen ser entendidos en biología.

PALABRAS CLAVE: *BAÜPLANE*, CONSTREÑIMIENTOS, ESTADO FILOTÍPICO, *EvoDevo*, VARIACIÓN

CONSTRAINTS, EVOLUTIONARY VARIATION AND BODY PLANS

Abstract: *In this article we propose a revision of the concepts of developmental constraints and variation, in consideration of recent empirical and theoretical work,*

* Agradecemos a Diego Rasskin-Gutman por las importantes sugerencias hechas al presente texto. También a los integrantes del Seminario Permanente de Filosofía de la Biología, UAM-C (*Phio-Bio*). Esta investigación fue realizada gracias al “Apoyo a Nuevos PTC”, otorgado por PROMEP-SEP, y al Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia.

** Departamento de Humanidades, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Cuajimalpa, mmartinez@correo.cua.uam.mx

*** Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, leandrade@unal.edu.co

particularly on *Hox* genes, phylotypic stage, and morphogenesis. We argue that the notion of isotropic and unlimited variation associated to Darwinian and Neo-Darwinian theories must be rethought in the light of recent contributions that come from developmental biology: variation would be constrained and biased. This conceptual reformulation of variation goes in hand with a reformulation of the concept of developmental constraints: they should be understood as positive causal factors in evolution, in contrast with the way they are usually understood in biology.

KEY WORDS: BAÜPLANE, CONSTRAINTS, PHYLOTYPIC STAGE, *EvoDevo*, VARIATION

INTRODUCCIÓN

La investigación acerca del papel que los constreñimientos del desarrollo juegan en la evolución ha sido mucho más exhaustiva en las últimas décadas debido a la influencia creciente de la biología evolutiva del desarrollo (*EvoDevo*) (Raff, 1996; Gould, 1989, 2002; Schwenk y Wagner, 2003; Schlosser, 2007; Callebaut, Müller y Newman, 2007; Caponi, 2008, 2012; Etxeberria y Nuño, 2009; Wagner y Draghi, 2010). A pesar de los recientes avances, todavía es necesario clarificar el significado del término *constreñimiento del desarrollo* que se presta a una interpretación ambigua acerca de si los constreñimientos desempeñan un papel positivo encauzador de las variaciones o, si por el contrario, éste es completamente restrictivo o negativo.

En pos de lograr mayor claridad se han seguido dos estrategias: 1) intentar reformar el concepto de *constreñimiento* para capturar el papel causal positivo de los constreñimientos en la evolución (Gould, 1989, 2002, West-Eberhard, 1989), o 2) reemplazarlo por conceptos novedosos que lucirían más apropiados (Arthur, 2000; Salazar-Ciudad, 2006). Esta última propuesta, aunque encomiable, puede crear mayor confusión y su éxito no está garantizado. Por esta razón, nuestro propósito es profundizar en la primera estrategia: reformar el concepto de *constreñimiento del desarrollo* para permitir un mayor grado de especificación y dar cuenta tanto de su papel causal positivo en la evolución, como de su pertinencia en la *EvoDevo*.

Nos concentraremos en los constreñimientos de tipo histórico y estructural, mostrando cómo suponen un cambio en la manera de concebir la

variación desde la perspectiva de la llamada *síntesis neodarwiniana*.¹ Retomaremos el trabajo teórico de Gould, Raff, Maynard-Smith y Szathmáry, asimismo, nos apoyaremos en el hallazgo de los genes Hox y las evidencias sobre la existencia del estado filotípico, así como trabajos experimentales de morfogénesis. Para comenzar veamos en qué medida el concepto mismo de *constreñimiento* se opone a algunos supuestos de la nueva síntesis, principalmente en lo que atañe a la variación evolutiva.²

LOS CONSTREÑIMIENTOS Y EL SESGO SOBRE LA VARIACIÓN

La idea canónica de variación

El asunto de la variación biológica ha sido tema de importantes debates, debido a que es un fenómeno central que enlaza los estudios de la evolución, el desarrollo y la genética de poblaciones (Hallgrímsson, 2003). Concretamente, la idea de una variación aleatoria, isotrópica y no constreñida, que defienden un importante número de autores afines a la *nueva síntesis*, ha sido criticada por varios estudiosos de la biología del desarrollo. Aunque algunos autores de la *nueva síntesis* rechazan la premisa de una variación ilimitada e isotrópica (por ejemplo, Dobzhansky, 1974; Endler, 1986; Williams, 1992), esta perspectiva no es la norma. Por el contrario, diversas afirmaciones de ciertos autores (como Mather, 1955; Futuyma, 1979; Mayr, 1988; Dawkins, 1982; Reeve y Sherman, 1993),

¹ Esta síntesis se construyó en torno a las figuras de R. A. Fisher, T. Dobzhansky, J. B. S. Haldane, S. G. Wright, E. B. Ford, E. Mayr, B. Rensch, S. S. Chetverikov, G. G. Simpson y G. L. Stebbins.

² Diversos autores han señalado la disparidad de programas, métodos y objetivos que existen entre varias de las áreas que conforman la *EvoDevo* (por ejemplo, Hall y Olson, 2003; Müller, 2007). Un análisis sucinto de este tema lo hace Müller (2007), al señalar la existencia de varios programas de investigación en la *EvoDevo*. Uno de los programas más extendidos hace énfasis en la genética y la biología molecular del desarrollo. Otro de los programas, señalados por Müller, estudia las morfologías genéricas básicas del desarrollo a partir de propiedades físico-químicas de la materia. Para el presente análisis retomamos estas dos áreas de investigación.

así como de algunos ecólogos del comportamiento y genetistas de poblaciones contemporáneos (*cfr.* Endler, 1986; Futuyma, 2010, 2011), sugieren que la variación es aleatoria y no tiene límites, otorgando con ello un papel causal prioritario a la selección natural como factor moldeador de la variación en la evolución.³ Quienes se oponen a esta idea, aunque desde presupuestos muy diferentes (como Lewontin, 1978; Alberch, 1982; Saunders, 1989; Kauffman, 1993; Raff, 1996; Arthur, 2000; Salazar-Ciudad, 2001; Gould, 2002; Pigliucci y Müller, 2010), defienden la inclusión de factores causales alternos a la selección en la dirección evolutiva que toma la variación. Para estos autores, la selección natural no exige que la variación sea necesariamente aleatoria e isotrópica. La siguiente cita de Raff presenta esta crítica, señalando a su vez el papel crucial de los estreñimientos en la evolución:

A long standing and important theoretical conception of the relationship between development and evolution is that of developmental constraints. The idea that developmental rules can direct or constrain the course of evolution has two origins. A number of evolutionists, particularly in the generation following Darwin, took antiselectionist positions, and posited that internal forces direct evolution and produce long term trends independent of the external environment. That is not a tenable position, but neither is extreme selectionism. Internal genetic and developmental constraints of various kinds must exist, but as I've documented [...], they are diverse and poorly understood. Yet if internal factors constrain evolution, they are hardly a minor issue. The acceptance of internal constraints

³ Futuyma (2011) señala que autores como Mayr o Dobzhansky afirmaban en ciertos lugares la existencia de limitaciones sobre la variación y en otros su ausencia. Sin embargo, señala que la interpretación con mayor auge desde la década de 1970 fue la de una variación no constreñida (Futuyma, 2010). Este autor cita su influyente texto escolar (1979) como ejemplo: “the ubiquity of genetic variation leads one to wonder whether its amount ever limits a population’s rate of evolution or its ability to adapt to environmental changes” (Futuyma, 2010: 1866). También cita a Mather: “[i]n a long term sense the possibilities of response to selection are limited only by the possibilities of mutation”, but “given time, genes and gene combinations can arise to do anything” (Futuyma, 2010: 1866).

does not mean that Darwinian selection is unimportant, but it does mean that the variation presented to selection is not random. (Raff, 1996: 428)⁴

La tendencia a considerar la variación como ilimitada se remonta a Wallace (Arthur, 2000), quien fue criticado en su momento por Galton. Ahora bien, los recientes descubrimientos de homologías genéticas profundas, *i. e.* genes Hox, en especies muy distantes, contradicen la afirmación de Mayr (1966), quien sostenía que la existencia de genes homólogos podía descartarse *a priori*, dadas la incesante variación genética y la acción permanente de la selección natural (Gould, 2002: 1122; también Gilbert y Burian, 2003: 69). Estos descubrimientos, junto con estudios particulares sobre morfogénesis, donde se evidencia la existencia ancestral de patrones genéricos de organización biológica (Alberch, 1982; Newman y Bhat, 2008), presentan sustento empírico a las críticas mencionadas: los genes Hox, fundamentales en la regulación de los procesos de desarrollo, al igual que diversos patrones genéricos de su organización, se conservan desde el precámbrico. Los genes Hox surgen en los diploblásticos (en el precámbrico), pero su agrupamiento en tándem posibilitó la emergencia de los triploblásticos, durante el cámbrico. Esta evidencia obliga a revisar la noción de variación, puesto que se halla fuertemente constreñida por el desarrollo. De esta manera, los constreñimientos se convierten en uno de los factores capitales en la explicación causal de la evolución, incluso llegando a ser una rica fuente de *input* creativo (Gould y Lewontin, 1979). En resumen, el desarrollo introduce una dirección determinante en las variaciones sobre las que opera la selección natural. Desde este panorama, se debe replantear el problema de la variación, la cual no sería isotrópica ni ilimitada. Por el contrario, la variación estaría parcialmente determinada por los constreñimientos del desarrollo.

⁴ Para críticas similares véanse: Saunders, 1989: 33; Arthur, 2000: 55 y Salazar-Ciudad, 2001: 28.

Sobre el carácter sesgado de la variación

Una de las principales tareas de la ciencia, en todos los campos de investigación, es afinar y reformular conceptos y nociones a la luz de los descubrimientos y avances que permanentemente ocurren. En todo caso, es necesario señalar que en la ciencia no se dan cambios de conceptos aislados, sino que éstos agrupan constelaciones de conceptos. Éste es el caso del concepto *variación*: debe capturar los hechos descubiertos recientemente y que no son considerados en su noción tradicional; al mismo tiempo, debe desechar las características que no corresponden con la fenomenología de la variación natural. En este caso, la variación no siempre reúne las propiedades usualmente atribuidas, por ejemplo: copiosa, gradual e isotrópica. Por el contrario, un análisis factual demuestra que la variación puede estar constreñida, sesgada o encauzada hacia direcciones evolutivas particulares. Como se verá, esto sólo puede explicarse por condicionamientos históricos y estructurales, ampliándose el espectro de causas en la conformación de los rasgos de los organismos.

En otras palabras, si tenemos en cuenta la pluralidad causal en la generación y evolución de la forma orgánica, puede decirse que la selección no es el único factor positivo para determinar la dirección que adoptan las variaciones fijadas en una población, pues los constreñimientos, históricos o estructurales, imponen sesgos sobre aquéllas (Raff, 1996; Gould, 2002). Este hecho trae consigo la necesidad de llevar a cabo una reforma no sólo del concepto de *variación*, sino también de la interpretación no pluralista de la evolución darwinista, lo que incluye al neodarwinismo.⁵ Tal reforma debe reconocer el papel fundamental de los constreñimientos como factor causal (Arthur, 2000; Gould, 2002; Rasskin-Gutman y Esteve-Altava, 2008).⁶ Así, resulta necesario resaltar su aspecto positivo. Al respecto, Gould señala:

⁵ Mientras varios autores del neodarwinismo han asumido generalmente que la variación deriva del plano génico, siendo en este nivel donde actúa la selección natural, otros autores como Okasha (2006) o Mayr (2002) sostienen que la selección natural no se restringe al plano génico, sino que actúa en niveles jerárquicamente diferentes e inclusivos.

⁶ Aunque la idea de variación ilimitada está extendida en diversos ámbitos de investigación, existen varios modelos de selección natural que no le otorgan tal carácter (Dobzhansky,

[...] Darwinians have not balked at negative constructions of constraints as limits and impediments to the power of natural selection in certain definable situations. But they have been far less willing to embrace positive meanings of constraints as promoters, suppliers, and causes of evolutionary direction and change. (2002: 1028)

Concordamos con Gould y consideramos que se debe reformar el concepto de *variación* a partir del concepto de *constreñimiento del desarrollo* y la evidencia empírica mencionada.

LOS CONSTREÑIMIENTOS DEL DESARROLLO COMO FACTOR CAUSAL POSITIVO EN LA EVOLUCIÓN

Hemos señalado que la existencia de constreñimientos promueve un cambio en la manera de entender la evolución. La reforma del concepto de *variación* y otros conceptos asociados obedece, primordialmente, a este hecho. Ahora ahondaremos en estos temas, analizando su repercusión en la conceptualización misma de la idea de *constreñimiento*.

Constreñimiento del desarrollo y sus dos aspectos

Para comprender la importancia de los constreñimientos en la explicación causal de la evolución, se debe aclarar primero lo que de manera usual se entiende en biología evolutiva y del desarrollo por *constreñimiento*. Dicho concepto se ha entendido, confusa e indiscriminadamente, de dos maneras: como una fuerza negativa y/o como una fuerza positiva (Wimsatt y Schank, 1988; West-Eberhard, 1989; Gould, 1989, 2002;

1974; Campbell, 1974; Endler, 1986; Martínez y Moya, 2011). Es útil mencionar la distinción entre *variación ciega* e *isotrópica*: creemos que lo que Darwin y los autores mencionados pretenden señalar, con respecto a la *variación*, es que ésta es *ciega*, es decir, su dirección adaptativa no está predeterminada. Sostener que la *variación* es *isotrópica* es asumir que ésta es equiprobable, esto es, ella puede variar en cualquier sentido y dirección (i. e., todas las variantes tienen las mismas posibilidades de aparecer en la siguiente generación).

Oyama, 1993; Amundson, 1994; Resnik, 1995; Arthur, 2004; Caponi, 2008, 2012). Veamos en qué consisten estas dos perspectivas. La noción negativa del concepto de *constreñimiento* evoca la limitación o restricción de la variación en el tipo y número de fenotipos posibles sobre los cuales actúa la selección natural. En este sentido, *constreñimiento* refiere a la reducción de formas ontogénicamente posibles y funcionales presentadas como variantes a la selección natural. No cualquier variación imaginable es posible, sino sólo aquellas acordes con las restricciones impuestas por el plan de desarrollo. Por el contrario, el sentido positivo del concepto refleja los sesgos que se dan sobre la dirección evolutiva de la forma orgánica, al impulsarla por canales particulares y definidos de desarrollo. Es decir, buena parte de la evolución de la forma es causada por constreñimientos del desarrollo, pues éstos imprimen, tanto dirección a ciertas características particulares de la morfología de los organismos, como impiden el surgimiento de variantes que no son acordes al plan general de desarrollo.

En otras palabras, los constreñimientos se comportan como un factor causalmente pasivo, pues aunque limitan el número de variantes (no todas son posibles, ni en número ni en tipo), es la selección natural la que al final escoge entre ellas, asumiendo ésta el papel causal activo en la dirección que adopta la variación. Por el contrario, el aspecto causalmente activo de los constreñimientos refiere a la existencia de canales establecidos ancestralmente por el desarrollo, aquellos por donde la variación transita. Esta distinción positivo-negativo quedará más clara a continuación. Por lo pronto, es necesario señalar que la ambivalencia en la manera de entender el concepto de *constreñimiento* repercute en una determinación confusa de su referencia factual. Esta confusión representa, como lo han señalado Resnik (1995) y Gould (2002), un freno al avance de la comprensión del papel de los constreñimientos en la evolución. Nuestro propósito es abogar por una comprensión del concepto de *constreñimiento* que resalte su aspecto positivo.

El aspecto causal positivo

Numerosos autores sostienen la idea de desechar el aspecto negativo del término *constreñimiento del desarrollo* para resaltar su causalidad positiva

y creativa en la evolución (Wimsatt y Schank, 1988; West-Eberhard, 1989; Gould, 1989, 2002; Oyama, 1993; Amundson, 1994; Arthur, 2004; Caponi, 2008, 2012; Wagner y Draghi, 2010). Por ejemplo, Mary Jane West-Eberhard (1989) afirma que los *constreñimientos del desarrollo* se han visto como fuerzas restrictivas y conservativas para el cambio evolutivo, lo cual ha nublado su aspecto positivo. A su vez, Wagner (1988) sostiene que los constreñimientos pueden promover la rapidez de los cambios evolutivos. Por su parte, Oyama (1993) afirma que la estabilidad morfológica involucra a los constreñimientos como parte de un proceso formativo, más que como factor limitante de la selección. Caponi (2012), a su vez, asocia los constreñimientos con condiciones coordinativas de la ontogenia que actúan como causas evolutivas.

Ahora bien, aunque existe una diversidad de argumentos en favor de los constreñimientos como un factor causal positivo, no hay todavía un estudio claro y sistemático al respecto, lo cual mantiene la ambivalencia en su comprensión (Antonovics y van Tienderen, 1991; Resnik, 1995; Gould, 2002; Wagner y Draghi, 2010). Preguntas relacionadas tales como: ¿qué son los constreñimientos del desarrollo?, ¿cuántas clases existen?, ¿cómo determinan la variación?, ¿en qué consiste su positividad?, ¿cuál es su relación con los planos corporales (*Bauplane*)?, ¿cómo imponen dirección evolutiva?, están lejos de tener una respuesta unívoca y satisfactoria. Intentando aclarar las tres primeras cuestiones, Martínez (2009) defiende la necesidad de recuperar la clasificación bipartita de los constreñimientos, los cuales separa en globales y locales o, lo que es lo mismo, estructurales e históricos. Veamos brevemente en qué consiste esta clasificación y la definición canónica de los constreñimientos. Después expondremos el tema de su positividad y su relación con los planos corporales.

Constreñimientos estructurales e históricos

Un primer intento de categorizar los constreñimientos aparece en Maynard-Smith *et al.* (1985). Allí se estipula lo que ha sido su definición canónica (Reeve y Sherman, 1993; Amundson, 1994; Caponi, 2012): “Developmental constraints [are] defined as *biases* on the production of variant phenotypes or *limitations* on the phenotypic variability caused by

the structure, character, composition, or dynamics of the developmental system” (Maynard-Smith *et al.*, 1985: 265. Énfasis nuestro).

Dependiendo de ciertas características naturales de la ontogenia de los organismos (como propiedades físico-químicas de las macromoléculas constitutivas, requerimientos estructurales en la interacción célula a célula, patrones propios de los sistemas complejos, etcétera), muchos senderos evolutivos se vuelven menos *transitables* o incluso se *cierran*, disminuyendo de este modo la probabilidad de la aparición de ciertos fenotipos o sesgando las variaciones hacia direcciones morfológicas específicas. Maynard-Smith *et al.* (1985) distinguen concretamente cinco tipos de constreñimientos:

- 1) fenotipos accesibles o no, dado un mecanismo de desarrollo particular;
- 2) fenotipos accesibles o no, dado cualquier mecanismo de desarrollo;
- 3) fenotipos accesibles o no, por razones selectivas; 4) constreñimientos debidos a la selección estabilizadora —una subclase del tipo 3—; y
- 5) genotipos accesibles o no dado el sistema genético presente.

Aunque esta propuesta constituye un apreciable intento de caracterización de los constreñimientos, su alcance es cuestionable, pues no aclara la independencia de éstos respecto de los procesos de selección (Williams, 1992; Reeve y Sherman, 1993). Pero aquí nos interesa resaltar la clasificación bipartita de los constreñimientos de tipo más general allí expuesta: globales y locales.

Esta taxonomía pretende denotar la naturaleza y origen de los constreñimientos, por lo cual resulta útil y esclarecedora (Caponi, 2012). Ahora se trata de especificar a qué grupo de fenómenos se refieren Maynard *et al.*, con cada una de estas dos clases generales de constreñimientos. Por un lado, los constreñimientos globales son de tipo estructural y necesario, impuestos por las leyes de la geometría, la física y la química a las que está sujeto todo objeto material, incluyendo a los seres vivos (por ejemplo, las leyes de proporcionalidad área/volumen, la palanca o las de reacción difusión). Por el contrario, los constreñimientos locales son de carácter histórico, aquellos exclusivos de un taxón particular que surgen como consecuencia de alguna característica contingente fijada filogenéticamente en dicho grupo, en plantas, las palmas son un claro ejemplo: las mono-

cotiledóneas presentan patrones de crecimiento más conservados que las dicotiledóneas en cuanto a la facilidad con que adoptan patrones bifurcados. Esto por accidente histórico más que necesidad estructural (Maynard-Smith *et al.* 1985).

La clasificación que divide a los constreñimientos, en globales y locales, coincide en lo esencial con la división bipartita propuesta por Stephen Jay Gould y Richard C. Lewontin (1979) y Gould (1989, 2002): estructurales e históricos.⁷ Esta coincidencia refuerza su relevancia como clasificación fundamental para considerar en su estudio. Los constreñimientos del desarrollo serían de dos clases: 1) estructurales o globales: son consecuencia directa de las leyes de la física y de la química y se aplican en toda organización natural. Surgen de las propiedades invariantes de ciertos materiales o de la dinámica de sistemas complejos —*i. e.* son propiedades físico-químicas de la materia—; 2) históricos o locales: surgen como consecuencia de alguna característica específica fijada en un taxón particular —*i. e.* son contingencias ancestrales que se han atrincherado filogenéticamente—. Ambos constreñimientos son positivos en cuanto desempeñan un papel determinante como causantes de la dirección y del cambio evolutivo que adopta la forma orgánica, pues imponen canales particulares sobre la variación, al impedir que unas vías de desarrollo habiliten otras.⁸

⁷ Distinción que también puede frasearse en términos de necesidad y contingencia. Sin embargo, aquí utilizamos la distinción *estructural e histórico*, sugerida por Gould (1989, 2002).

⁸ Caponi (2012) hace una importante distinción entre *constreñimientos ontogenéticos de la evolución* y *constreñimientos organizacionales de la ontogenia*. Los primeros tienen que ver con el sesgo en la producción de variación (y explicarían la ocupación discreta del morfoespacio). Los segundos serían su causa. Es decir, según Caponi hay un sesgo en el morfoespacio debido a que la ontogenia constriñe la evolución al sesgar las variaciones. La causa de este sesgo serían los constreñimientos organizacionales de la ontogenia, los cuales pueden ser estructurales o históricos. Ahora bien, aunque Caponi relaciona los *constreñimientos ontogenéticos de la evolución* con las causas remotas y los *constreñimientos organizacionales de la ontogenia* con las causas próximas, consideramos que resulta más útil evadir la dicotomía de Mayr y ver la distinción como una cadena causal o secuencia de eventos de mutua determinación (pues los constreñimientos ontogenéticos de la evolución

Los constreñimientos estructurales

Desde la perspectiva estructuralista (Thompson, 1942; Goodwin, 1994; Newman, Müller y Forgacs, 2006), el desarrollo ontogenético y su organización obedece, en buena medida, a los patrones y leyes físicas que sigue todo sistema complejo, incluyendo los sistemas no biológicos (Alberch, 1982). Si bien Raff (1996), Griffiths (1996) y Gould (2002) critican acertadamente las aproximaciones estructuralistas extremas, es posible afirmar que se han hecho considerables avances en diversos tópicos, principalmente en el intento de identificar las propiedades físicas genéricas del desarrollo temprano y su relación con la evolución (Newman y Müller, 2000; Newman y Bhat, 2008) y en la relación entre autoorganización y selección natural (Kauffman, 1993; Batten, Salthe y Boschetti, 2008).

Con todo, es posible sostener que los constreñimientos estructurales tienen dos causas primordiales: a) son estructuras ordenadas que emergen como consecuencia de las propiedades genéricas físico-químicas de la materia y de la naturaleza dinámica de las fuerzas (Thompson, 1942; Alberch, 1982 y Newman, Müller y Forgacs, 2006, por ejemplo) y; b) *spandrels* o estructuras que emergen colateral y necesariamente de cambios estructurales o funcionales (Gould y Lewontin, 1979). Respecto de los primeros, Newman y sus colaboradores (Newman, Müller y Forgacs, 2006; Newman y Bhat, 2008) afirman que todo proceso de desarrollo es la confluencia causal de propiedades genéricas y genéticas, las primeras son de tipo global, propias de la físico-química, tales como adhesión, efectos gravitacionales, viscosidad, reacción-difusión, inmiscibilidad de fluidos de diferente densidad, etcétera. Propiedades de este tipo habrían sido la causa del origen de características básicas de los planos corporales, como la segmentación o la formación de cavidades.

Las propiedades genéticas (tradicionalmente más estudiadas que las genéricas en la biología del siglo XX) son reacomodamientos e interacciones macromoleculares, de alta especialización, que coevolucionaron

constriñen a su vez el desarrollo de cada nuevo ciclo de vida). Para un análisis de la dicotomía de Mayr y su influencia en la *EvoDevo*, véase Martínez y Andrade, 2011, y también la reformulación de Caponi, 2012.

concertadamente en servicio de una función particular. Según Newman, las propiedades del primer tipo producen morfologías genéricas. Así, la ontogenia controlada por genes habría evolucionado posteriormente para hacer más estables y precisos tales procesos genéricos de morfogénesis. En resumen, para Newman y sus colaboradores muchos de los procesos morfogenéticos emergieron en la evolución por la acción de mecanismos genéricos sobre células y tejidos, cuyos resultados, particularmente favorables, fueron estabilizados gracias a la sobreimposición de posteriores mecanismos genéticos. En este caso, dichas propiedades genéricas constriñen positivamente la variación, haciendo que la conformación primaria de la forma siga patrones específicos de organización (y también impidiendo que lo haga con otros que no son estables). Los mecanismos genéticos (como los que veremos a continuación) habrían evolucionado después en la historia, permitiendo la estabilización y complejización de dichas estructuras. En este sentido, consideramos a los constreñimientos estructurales del desarrollo como factores causales positivos en la evolución de la forma orgánica: orientan rasgos básicos fundamentales de la organización morfológica a senderos establecidos por las propiedades físico-químicas de la materia.⁹

LOS CONSTREÑIMIENTOS HISTÓRICOS

Uno de los puntos centrales que señala Gould (2002: 1025 y ss.) al respecto es el siguiente: si el término *constreñimiento* puede reflejar un aspecto causal positivo, éste necesariamente debe ir ligado con la noción de cambio; el constreñimiento dirige al cambio evolutivo. Por esta razón, el concepto usado en teoría evolutiva debe desligarse de su aspecto negati-

⁹ En sentido estricto, las propiedades físico-químicas de la materia no establecen ni definen completamente la morfología, sino que sólo la posibilitan. Por esta razón, aunque condicionantes, no son determinantes. En otras palabras, hacen que muchas morfologías sean posibles y otras (muchísimas más, lógicamente imaginables) no lo sean. Las propiedades físico-químicas no definen cuáles de entre las formas posibles serán evolutivamente importantes, pues eso depende del factor contingente e histórico de la evolución.

vo usual y entenderse más bien de manera positiva, como “causas de la dirección de cambios evolutivos particulares” (Gould, 2002: 1026). Este punto es, a nuestro modo de ver, de vital importancia para comprender la causalidad que implican los constreñimientos en la evolución.

En la literatura sobre constreñimientos no resulta claro cuál es su papel causal positivo, pues, como señalamos antes, en general se confunden los aspectos positivo (cualitativo) y negativo (cuantitativo). Resulta problemático tratar de comprenderlos como una fuerza positiva mediante un concepto usualmente negativo y restrictivo. Por supuesto, el tópico en discusión no se agota en una elucidación conceptual, sino que involucra la apelación a evidencia empírica que apoye la perspectiva positiva aquí defendida: los hallazgos realizados en las últimas décadas (véanse las secciones “Los constreñimientos estructurales” y “Homologías profundas y genes estructurales”) obligan a considerar causas y factores promotores del proceso evolutivo, presentes en la ontogenia, que anteriormente sólo aparecían como intuiciones sin mayor base factual. Dichos resultados muestran que la variación es, en buena medida, orientada y sesgada por los constreñimientos que actúan en el desarrollo de los organismos, los cuales fueron implantados e incorporados desde hace cientos de millones de años en los procesos de desarrollo orgánico. En la sección anterior vimos cómo los constreñimientos estructurales imprimen direcciones específicas en la generación y evolución de la forma y sus variantes posibles. Veamos ahora en qué consisten los constreñimientos históricos.

Homologías profundas y genes ancestrales

¿Qué tipos de constreñimientos se implantaron ancestralmente y condicionaron todo cambio posterior en la evolución de la forma orgánica? La investigación en genética del desarrollo ha mostrado la existencia de genes reguladores compartidos por la mayoría de los grandes taxones de animales [*phyla*], los cuales se encargan de la activación, en el em-

brión, del desarrollo de las estructuras apropiadas para las diferentes regiones de éste. Tales genes se expresan a lo largo del eje corporal en el mismo orden en todos los grupos donde se encuentran presentes, contribuyendo a la organización del plano corporal o *Bauplan* (Raff, 1996; Maynard-Smith y Szathmáry, 1999; Carroll, 2000, 2005; Gould, 2002). Los experimentos demuestran que hay genes Hox homólogos en artrópodos, vertebrados y anélidos, pero se puede generalizar la existencia de esta homología en moluscos, hemicordados, protostomos y deuterostomos (Raff, 1996; Maynard-Smith y Szathmáry, 1999; Amundson, 2005) (ver figura 1). Estos genes actúan como un *control maestro* en el desarrollo embrionario temprano, activando una cascada de genes determinados, necesarios para el desarrollo de las estructuras propias de cada región específica del embrión (Maynard-Smith y Szathmáry, 1999: 120). Lo importante de estos descubrimientos es que se prueba la existencia de una genética homóloga subyacente y compartida desde el precámbrico por la mayoría de los seres del reino animal, a pesar de la gran disparidad morfológica y fenotípica de los diversos grupos. Tal como señalan Maynard-Smith y Szathmáry (1999: 120):

What this must mean is that the common ancestor of flies, mammals and segmented worms, and indeed of all bilaterally symmetrical animals, already possessed, some 500 millions years ago, a series of Hox genes, acting in different regions of the body from head to tail, and controlling the development of appropriate structures in those regions, and that these genes have been conserved ever since. It has been suggested that it is the possession of these Hox genes that is the defining characteristic of animals. (Véase también Raff, 1996: 184-186)

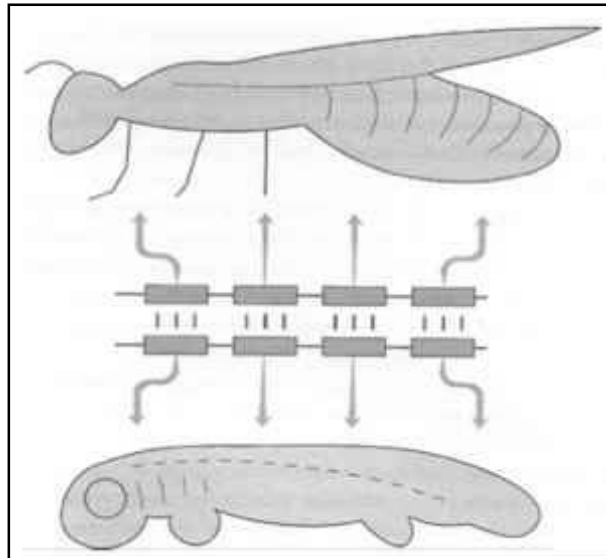


FIGURA 1: LA FAMILIA DE GENES HOX. UNA SERIE DE GENES, ORDENADOS LINEALMENTE A LO LARGO DEL CROMOSOMA DE *DROSOPHILA*, ESTÁN ACTIVOS EN LAS ETAPAS TEMPRANAS DEL DESARROLLO EN DIFERENTES POSICIONES A LO LARGO DEL EJE ANTEROPOSTERIOR, INDUCIENDO EL DESARROLLO DE LAS ESTRUCTURAS APROPIADAS. UNA SERIE DE GENES HOMÓLOGOS ESTÁ ACTIVA EN EL EMBRIÓN DE RATÓN Y TAMBIÉN INDUCEN EL DESARROLLO DE LAS ESTRUCTURAS APROPIADAS, DE MANERA ESPACIO TEMPORAL, SI BIEN LAS ESTRUCTURAS QUE SE DESARROLLAN EN RATONES Y MOSCAS SON MUY DIFERENTES. (MAYNARD-SMITH Y SZATHMÁRY, 1999: 121)

Los genes Hox no son los únicos genes reguladores altamente conservados a través de la evolución. El gen *Pax-6* (identificado en ratones) es fundamental en el desarrollo del ojo de los vertebrados, pues activa una cascada de genes y factores de transcripción que controlan el desarrollo de ciertos tejidos y estructuras. Es interesante cómo un gen homólogo al *Pax-6* de los vertebrados, llamado *eyeless*, controla el desarrollo del ojo en *Drosophila* (Raff, 1996: 185-186; Maynard-Smith y Szathmáry, 1999: 122). Asimismo, el gen *Dlx-1* en vertebrados y el gen *Distal-less* en *Drosophila* resultan homólogos en el desarrollo de apéndices corporales. Lo mismo para *Hox-7* (vertebrados) y *msh* (*Drosophila*). Como afirman

Maynard-Smith y Szathmáry, respecto a lo sorprendente de este hallazgo (en lo que concierne a *Pax-6* y *eyeless*): “if the mouse gene is transferred to *Drosophila*, then, wherever it is activated, it causes an eye to appear. The kind of eye that develops, of course, is a compound eye, not a vertebrate eye” (Maynard-Smith y Szathmáry, 1999: 122).

Este hecho demuestra la profunda conservación de un gen fundamental que activa y orienta el desarrollo del ojo de los vertebrados y de los artrópodos. Esto evidencia que el desarrollo de una estructura funcional como el ojo, el cual se origina y evoluciona de forma contingente en la historia ancestral (contingente porque pudo haber evolucionado, en vez del ojo, una estructura funcional diferente para discriminar detalladamente el ambiente —un sistema de sonar, por ejemplo—), permanece desde entonces y es regulada ontogenéticamente por factores genéticos que, junto con factores ambientales, se encargan de reproducir una estructura particular atrincherada y fijada desde su misma aparición evolutiva.

De igual manera, en plantas, el gen regulador ancestral *LEC* (identificado en *Arabidopsis*) determina el desarrollo de las hojas y da dirección a los cambios posteriores como las hojas compuestas o las flores. Es decir, las estructuras que aparecen de manera tardía pueden ser vistas como derivaciones de la misma estructura ancestral (Gould, 2002). La estructura ancestral permanece de forma derivada en morfologías más complejas y de aparición posterior (ontogenética y filogenéticamente) en el tiempo. Esto permite ver cómo las estructuras de las plantas (*Arabidopsis* y otras angiospermas) derivan y mantienen subyacente dicho patrón ancestral, el cual conserva una dirección determinada sobre todo cambio posterior. En otras palabras, todas las estructuras poshojas de las angiospermas son igualmente *tipo-hoja*: por un lado mantienen tal estructura, pero por otro cambian a partir de ella. Ello no implica que no exista cambio evolutivo estructural, sino que hay cierta direccionalidad en dicho cambio (delimitado y orientado por la estructura implantada históricamente) (Hofer *et al.*, 1997; Theissen y Saedler, 2001; Ma, 2003).¹⁰

¹⁰ La aparición de rasgos similares en linajes evolutivamente lejanos hace necesario que se utilicen técnicas de biología molecular para discriminar entre los casos de evolución paralela con los de evolución convergente.

El punto importante es que los descubrimientos de este tipo de genes reguladores, homólogos en especies separadas hace cientos de millones de años, demuestran que su variación, en sus aspectos relevantes, ha estado fuertemente constreñida a lo largo de la evolución. Es preciso insistir que tales genes revelan no tanto la existencia de una limitación sobre el número y tipo de fenotipos posibles sobre los que actúa la selección (sentido negativo del término *constreñimiento*), sino más bien la existencia de una homología profunda que actúa como canal positivo encauzador de la dirección y cambio evolutivo (sentido positivo del término), contribuyendo de manera decisiva a marcar la pauta causal de la permanencia o modificación de las características fijadas ancestralmente. De esta manera, una de las causas de la coincidencia fenotípica entre especies lejanas sería un caso de paralelismo histórico entre ellas (causado por la posesión de genes ancestrales homólogos), que podría entenderse como un caso de evolución convergente o de selección estabilizadora (las cuales son las explicaciones usualmente esgrimidas de dicho fenómeno). Este tipo de constreñimientos difieren de los estructurales en su naturaleza contingente: sucesos históricos afortunados, que dieron paso a estructuras funcionales especializadas, las cuales se atrincheraron ancestralmente y condicionaron desde entonces toda variación de la forma.

CONSTREÑIMIENTOS Y LA EVOLUCIÓN DE LOS *BAÜPLANE*

Darwin, estado filotípico y esencialismo

¿Cómo se relacionan las homologías genéticas profundas y la aparición de los *Baüplane*? La evidencia sugiere que el conjunto completo de genes Hox ya se encontraba en el ancestro de toda la línea bilateria, en el precámbrico, estableciendo desde entonces el orden fundamental del plan corporal de este linaje (Maynard-Smith y Szathmáry, 1999; Gould, 2002; Raff, 1996; Burke y Brown, 2003). Al momento de la explosión cámbrica ocurrió una radiación morfológica sin precedentes, pues aparecieron la mayoría de los planos corporales actuales. Esta radiación fue causada

presumiblemente por una conjunción entre cambios ambientales e internos a los organismos sobre el plano básico corporal ya presente, hace aproximadamente 530 millones de años (Raff, 1996).¹¹ Así, el periodo Cámbrico se caracteriza por la exploración evolutiva mediante bricolaje (*sensu* Jacob, 1977) de sistemas de desarrollo ya posibilitados al momento de la explosión (Gould, 2002; Duboule y Wilkins, 1998). La mayoría de los planos bilaterales aparecieron en el Cámbrico y, de acuerdo con el registro fósil, en un breve lapso, geológicamente hablando de más o menos 20 millones de años (Rokas, Kruger y Carroll, 2005).

En consecuencia, todos los animales triploblásticos serían variaciones de un mismo arquetipo o plan fundamental.¹² Este plano corporal, o *Bauplan*, se construye durante el desarrollo embrionario y en el *estado*

¹¹ Hay tres hipótesis acerca de la estabilidad de los *Bauplane* desde la explosión cámbrica (Raff, 1996: 179 y ss.): la primera es de carácter adaptativo; puede que hayan surgido nuevos planos corporales luego del Cámbrico, pero éstos tuvieron desventajas en la competencia con los ya firmemente establecidos. La segunda es de carácter probabilístico (Kauffman, 1993); ciertos picos adaptativos que se encontraban cerca el uno al otro en el Cámbrico fueron ocupados por los planos corporales originales. Ocurrido esto, el salto hacia picos más adaptativos (pero geográficamente más lejanos) disminuyó de manera ostensible en probabilidad. La tercera hipótesis (atribuida a Jacob y Gould por Raff) es de carácter contingente histórico; los programas genéticos y de desarrollo que subyacen a cada tipo corporal están estrechamente integrados desde su origen, haciendo que los cambios significativos en su estructura estén fuertemente constreñidos. Esta hipótesis, según Raff, es la que goza hoy día de mayor evidencia. Refiriendo a los constreñimientos históricos, dice Raff (1996: 180): “The developmental constraints argument implies that once an integrated body plan is assembled, it can’t be reintegrated without fatally disrupting ontogeny”, lo que implica, “the very interesting idea that the integration of genetic and developmental controls during the evolution of a body plan is irreversible”. Este aspecto de irreversibilidad evolutiva lo denomina McNamara (1990) *trinquete (ratchet) evolutivo*, y coincide en lo esencial con los conceptos de *atrincheramiento generativo* (Wimsatt, 1986, 2007) y *carga (burden)* (Riedl, 1978).

¹² Saint Hilaire sostenía (1822), basado estrictamente en datos morfológicos, que había una relación de inversión entre los planos corporales de vertebrados e invertebrados (en Rasskin-Gutman, 2009: 73).

filotípico exhibe todas las características definitorias del plano adulto.¹³ Raff define el plano corporal como un patrón básico de organización anatómica compartido por un grupo de animales, al nivel taxonómico de mayor rango, el *phylum* (véase figura 2). Según este autor, el estado filotípico es la referencia objetiva del *Bauplan*, puesto que contiene la asociación más conservada de elementos constructivos (Raff, 1996. Véase también Rieppel, 2006).

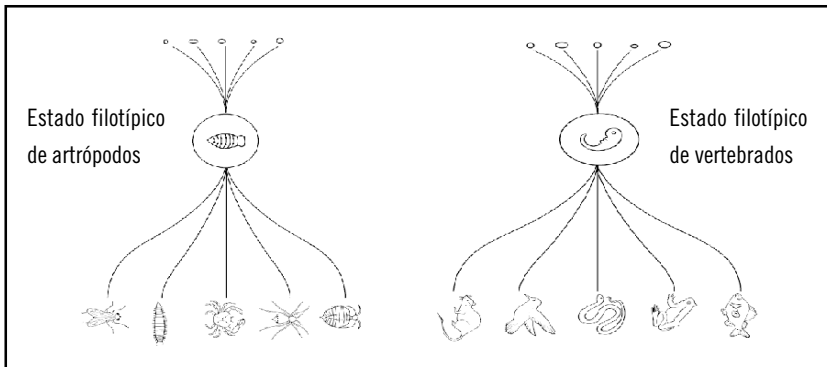


FIGURA 2: ESTADO FILOTÍPICO EN ARTRÓPODOS (BANDA SEGMENTADA) Y EN CORDADOS (FARÍNGULA), A PARTIR DEL CUAL LAS ONTOGENIAS DIFIEREN (BARBIERI, 2003: 198).

El estudio comparado de las ontogenias contrasta la divergencia en las etapas tempranas y tardías del desarrollo con la similitud de las etapas intermedias, las cuales se reconocen como *filotípicas*, puesto que en este estado todos los miembros del *phylum* lucen igual (Duboule, 1994; Hall, 1999; Rieppel, 2006). La emergencia del estado filotípico es un proceso convergente donde a partir de diferentes tipos de huevo y distintos patrones de división, se llega a una estructura altamente constreñida que exhibe el patrón corporal común a todos los miembros del mismo grupo taxonómico, en su forma más simple, a partir del cual se diferencian las ontogenias pertenecientes a cada una de las clases del *phylum*. El estado

¹³ Slack (2003: 309) define *estado filotípico* como: “un estadio del desarrollo en el cual todos los miembros de un *phylum* lucen igual”.

filotípico es la manifestación física del lazo entre ontogenia y filogenia (Hall, 1997). Para Darwin, esta estructura era una reminiscencia de un ancestro común, el cual debió existir alguna vez en vida libre y fue retenido por su adaptación a las condiciones locales de existencia donde se desempeñó y a partir del cual se dio la modificación y diversificación, dejando intactas ciertas características comunes:

By the unity of type is meant that fundamental agreement in structure, which we see in organisms of the same class, and which is quite independent of their habits. On my theory the unity of type is explained by the unity of descent. (Darwin, 1997: 179)

This process, whilst it leaves the embryo almost unaltered, continually adds, in the course of successive generations, more and more difference to the adult. Thus the embryo comes to be left as a sort of picture, preserved by nature, of the ancient and less modified condition of each animal. (Darwin, 1997: 283-284)

El reconocimiento de la ley de semejanza embrionaria a partir del cual se acumulan mínimas variaciones funcionales, retenidas por selección natural, hizo que la tesis de la recapitulación ejerciera una fuerte influencia en la formulación del planteamiento darwiniano y que, a su vez, todavía hoy en día nos preguntemos sobre su incidencia en las propuestas teóricas actuales:

By birth the successive modifications of structure being added to the germ, at a time (as even in childhood) when the organization is pliable, such modifications become as much fixed, as if added to old individuals, during thousands of centuries, —each of us then is as old as the oldest animal, have passed through as many changes as has every species. (Darwin, 1997: 84)

Para que la recapitulación ocurra se necesitan dos condiciones: 1) la posibilidad de agregar etapas o pasos de mayor diferenciación y especificación; 2) una *actividad compresora* que haga que los caracteres en la descendencia aparezcan en una etapa anterior a la que aparecieron por primera vez en el ancestro. En consecuencia, los caracteres funcionales seleccionados en el ancestro se convierten luego de muchas generaciones en caracteres estructurales embrionarios de la descendencia. De

acuerdo con este enfoque, las formas ancestrales de vida en sus etapas juveniles determinaron rutas evolutivas por medio de cambios de hábito y comportamiento, estructuralmente determinados, que constituyeron respuestas a las exigencias del medio ambiente. A medida que estas modificaciones fueron apareciendo en estadios de desarrollo más tempranos se convirtieron en parte del plano corporal de las especies descendientes. Es decir, el arquetipo común a los vertebrados, representado por el estado filotípico, era no sólo una estructura generada por factores físicos, sino una imagen del ancestro común que realmente vivió y estaba dotado de tales características estructurales, las cuales resultaron adaptadas a las condiciones de entonces, y logró sobrevivir en un pasado remoto para dar descendencia modificada que hoy corresponde a las distintas clases de vertebrados.

Para Karl von Baer, el *Bauplan* era la causa que guía u orienta, o mejor, que constriñe positivamente, la embriogénesis de acuerdo con la ley ontogenética, desde lo más general hasta lo más específico, mientras que para Darwin se trataba de un resultado seleccionado por funcionalidad en el ancestro común (Richards, 1992). Por tanto, la *esencia* biológica ya no radica en la posesión de características ideales platónicas compartidas por todos los miembros de una clase, sino que la existencia de planos corporales compartidos es consecuencia de una historia evolutiva a lo largo de la cual fueron diferenciándose a partir de un ancestro común.

Desde nuestra perspectiva, este hecho permite sostener la existencia de clases naturales históricamente contingentes.¹⁴ De esta manera, el *Bauplan* siempre obedece a leyes físicas, aunque no por eso deja de ser histórico y nada impide que rasgos del mismo hayan sido seleccionados en un contexto funcional. Por ejemplo, los vertebrados se originaron a partir de los *Urochordata* o *Tunichata* marinos que en su estado larval presentan una estructura primitiva (notocordio) que le sirve de eje corporal, la cual se absorbe en el estado adulto cuando el organismo adopta el estado sésil. A partir de este grupo evolucionaron los cefalocordados (*amphioxus*) las cuales tienen forma de gusano con cabeza y cola, aunque todavía

¹⁴ Concordando con Griffiths, 1999 y Okasha, 2002, quienes defienden la existencia de clases naturales en biología a partir de esencias históricas. Véase también Martínez y Andrade, 2011

no han desarrollado la estructura ósea del cráneo. Existe una semejanza entre las formas adultas de los cefalocordados y las formas larvales de los tunicados. Este fenómeno neoténico, denominado *paedomorfosis*, se explica como un proceso evolutivo donde no hay necesidad de completar el ciclo de vida de los ancestros, puesto que la reproducción se da en una etapa juvenil. La aparición del *phylum* se definió entonces en las condiciones contingentes de vida en que la selección natural retuvo a las variantes de tunicados que presentaban un adelantamiento en la capacidad de reproducción y, por tanto, dejaban descendencia antes de concluir el ciclo de vida de sus predecesores. Esto demuestra que una situación históricamente contingente abrió la vía para la evolución de los vertebrados, los cuales se diversificaron conservando el mismo tipo o arquitectura fundamental.

Ahora bien, aunque algunos autores han cuestionado la existencia del estado filotípico (Richardson *et al.*, 1997; Bininda-Emonds, Jeffery y Richardson, 2003; Hazkani-Covo, Wool y Graur, 2005), trabajos recientes en genómica comparativa refuerzan la existencia de dicha etapa del desarrollo en insectos y vertebrados (Kalinka *et al.*, 2010; Domazet-Lošo y Tautz, 2010; Irie y Sehara-Fujisawa, 2007. *Cfr.* Prud-Homme y Gompel, 2010). La identificación de este estado en diversos animales permite investigar los procesos y genes que están evolutivamente constreñidos y cómo éstos canalizan las variaciones posibles en el plan corporal básico de los animales. Esta convergencia se debe a varios factores: 1) constreñimientos estructurales —como los mencionados antes—; 2) re-edición de condiciones ambientales previas que estabilizan la estructura mediante la influencia de los sistemas de herencia epigenética (Andrade, 2007; Buss, 1987); 3) presiones selectivas en ausencia de modularidad (Galis y Metz, 2001); 4) información genética (Irie y Sehara-Fujisawa, 2007; Galis y Metz, 2001).¹⁵

Concretamente, podemos decir que la formación del estado filotípico depende, en igual medida, de patrones físicos (*i. e.* constreñimientos estructurales) no codificados en el ADN, como difusión, adhesión diferencial, oscilación y procesos conjuntos de reacción-difusión, que determinan

¹⁵ Marion Blute (2010: 146-148) defiende que un factor igualmente importante en la convergencia del estado filotípico son los efectos maternos.

la agregación de células y tejidos en proceso de diferenciación. Estas propiedades generativas autoorganizativas persisten en el desarrollo de todos los seres vivos, siendo causas básicas de la aparición de rasgos como formación de cavidades, compartimentos, capas múltiples, segmentación, etcétera (Newman, Müller y Forgacs, 2006). Asimismo, la conservación del estado filotípico depende de las presiones selectivas en favor de la persistencia de las características funcionales, puesto que, debido a la alta interconectividad de los distintos componentes, en ausencia de modularidad, cualquier modificación en alguno de ellos afectaría nocivamente a los otros y, por tanto, la coherencia o ajuste funcional se perdería. En el estado filotípico todavía no se han generado subunidades semiautónomas o módulos que amortigüen los efectos de las variaciones al circunscribirlos a una determinada zona corporal. En consecuencia, la presión selectiva estabilizante es intensa en favor de la constancia del patrón estructural, cuya formación básica obedece a propiedades físico-químicas, reforzadas posteriormente por factores genéticos.

La alta vulnerabilidad de estas etapas (como se afirma en Galis y Metz, 2001) sería el factor que favoreció la organización de los genes Hox: ellos actuaron como refuerzo estabilizante surgido como consecuencia de la selección del patrón de organización morfológico correspondiente al estado filotípico. Los embriones actuales, a diferencia de las formas ancestrales de vida inestables y sensibles a las influencias del medio, poseen un registro genético que amortigua las influencias externas. Este cerramiento estructural es el resultado evolutivo de la internalización de información medioambiental en los genes (Andrade, 2007).

En consecuencia, la morfogénesis (en general) y la conservación del estado filotípico (en particular) están altamente constreñidas como consecuencia de una pluralidad de factores que inciden de manera causal en los procesos, tanto físico-químicos y genéticos, como medioambientales. No obstante, las modificaciones al plan estructural por la acción de factores internos y externos no pueden escapar a los constreñimientos estructurales e históricos, constituyendo una nueva especificación sobre un tipo general existente.

Patrones de organización

La plasticidad morfológica existe en todos los niveles de la organización biológica. Cuando se dice que un rasgo constituye una modificación funcional objeto de la selección natural, no significa que sea independiente de los factores físicos que determinaron su estructura básica fundamental y su potencial de variación. Más bien, queremos decir que todas las variaciones son especificaciones adicionales a la estructura de partida, pues están constreñidas y contenidas dentro de las muchas posibilidades de la estructura ancestral. Queremos resaltar que la aparición de las formas particulares está histórica y estructuralmente determinada y depende de una *escogencia* entre especificaciones adicionales posibles habilitadas en las condiciones locales e inmediatas de existencia, las cuales en cuanto se dan en el contexto de una gran cantidad de factores interrelacionados, bien podemos atribuirlos al azar. La adición de una nueva especificación morfológica se podría entender como una bifurcación en el paisaje epigenético de Waddington (1957).

De acuerdo con el modelo de Waddington, una bola situada en la parte superior representa una célula indiferenciada, y las posiciones en la parte inferior corresponden a las células diferenciadas. Los valles profundos corresponden a caminos de desarrollo estables altamente constreñidos y las bifurcaciones a puntos de desequilibrio, donde pequeñas perturbaciones provocadas por factores del medio o por mutaciones genéticas pueden hacer que el sistema opte por una vía u otra. En el caso del desarrollo celular, los umbrales se sobrepasan por interacción con factores químicos presentes en el medio ambiente intracelular, pero una vez que se estabiliza una configuración determinada, el camino se profundiza y cada vez se hace más difícil regresar a la configuración anterior. Para acceder a un mayor grado de diferenciación, es decir, para obtener una nueva especificación, hay que sobrepasar los puntos inestables de bifurcación, mediante una elección azarosa, pero siempre dependiente del trayecto recorrido. Así, desde este enfoque, la evolución y el desarrollo son irreversibles, pero nuevas bifurcaciones con sus correspondientes valles y caminos son susceptibles de aparecer. De modo que los tipos y variantes contingentes del futuro emergen a partir de las posibilidades

plásticas de los tipos del presente, las cuales corresponden a mayores grados de especificación de los existentes.

Tenemos entonces que el estado filotípico y los tipos en general no corresponden a esencias platónicas fijas, pero son globales y necesarios en cuanto dependen de leyes físico-químicas. Sin embargo, podemos afirmar que son contingentes en cuanto fueron retenidos en el contexto de ciertas condiciones específicas, mediante la selección de las interacciones con el entorno que los estabilizan (Martínez y Andrade, 2011). Los prejuicios que impiden aceptar el carácter positivo de los constreñimientos se eliminan al descartar la noción esencialista de tipo. Desde nuestra perspectiva, el plano corporal obedece a la conjunción de las características generadas físicamente por autoorganización, más las características adquiridas evolutivamente que se manifiestan en el transcurso de la ontogenia y que surgieron como adaptaciones funcionales o modificaciones dependientes de las condiciones de vida en los ancestros. El punto a destacar consiste en que antes de surgir como adaptaciones funcionales deben haber surgido como posibilidades factibles dentro del plano de desarrollo. Los constreñimientos estructurales aseguran grados de estabilidad dependiente de la organización física y constitución genética, los cuales permiten, no obstante, rangos de plasticidad que posibilitan la exploración de nuevos comportamientos, hábitos, modos de vida, alimentación y exaptación o cooptación de estructuras existentes para nuevos usos. La interacción del desarrollo con el ambiente provoca ajustes fenotípicos que activan y/o reprimen los genes presentes a la vez que crean condiciones de estabilización para nuevos patrones de regulación y exaptación genética, donde los genes existentes son cooptados para nuevas tareas.

Podríamos recapitular lo expuesto en esta sección diciendo que, concordando con Seilacher (1974) y Gould (2002), el *Bauplan* sería el resultado de la acción conjunta de constreñimientos estructurales, históricos y de la selección natural (*i. e.* de la autoorganización, de la contingencia y de la adaptación), dependiendo de la interacción de factores internos y externos que se expresan como respuestas funcionales o ajustes estructurales. Las variaciones estructurales estarían determinadas por los umbrales más o menos flexibles que la canalización permite. En este sentido, entendemos que las relaciones entre los constreñimientos y la selección

natural son de implicación recíproca. La ontogenia constituye una fuente copiosa de variaciones evolutivas dado el papel positivo desempeñado por los constreñimientos.

De esta forma, sostenemos que tanto el concepto de *variación* como el de *constreñimiento* deben ser reformulados: la *variación* debe entenderse como condicionada y sesgada por los constreñimientos del desarrollo. Éstos, a su vez, deben comprenderse como un factor causal positivo que, desde el precámbrico y mediante el desarrollo en cada nuevo ciclo de vida, imprimen dirección evolutiva sobre la forma orgánica. Seguir defendiendo que la *variación* es isotrópica e ilimitada equivale a otorgar a los constreñimientos un papel meramente negativo y cuantitativo, lo cual no sólo desatiende a los exitosos trabajos empíricos y teóricos de las últimas tres décadas, sino que también genera una visión distorsionada y anacrónica del proceso evolutivo. La *EvoDevo*, como disciplina que propone una integración entre evolución y desarrollo, promueve la superación de estos errores.

CONCLUSIONES

A lo largo de estas páginas hemos defendido la necesidad de revisar el concepto de *variación* a partir de la importancia que los constreñimientos del desarrollo tienen en la evolución de la forma orgánica. La evidencia experimental obliga a reconceptualizar la noción canónica de *variación*. Esta última evoca, erróneamente, la idea de *variación* isotrópica e ilimitada sobre la cual operaría la selección natural. Sin embargo, la existencia de constreñimientos estructurales e históricos muestran que, por el contrario, la *variación* está parcial y positivamente constreñida y que la evolución de la forma es guiada por senderos específicos conformados conjuntamente por factores históricos, estructurales y selectivos.

Como hemos argumentado a lo largo del artículo, el origen y la evolución de los planos corporales, representados en el estado filotípico, obedecen a una multiplicidad de factores causales que interactúan sinérgicamente en los diversos niveles de organización y a diferentes escalas de tiempo. Este hecho obliga a reformar el concepto de *variación* para que incluya la estabilidad positiva que le imprimen a ella los

constreñimientos del desarrollo. A su vez, hemos defendido que los constreñimientos, tanto estructurales como históricos, se refieren a mucho más que una mera limitación del número de fenotipos y sus variaciones posibles; pues ellos establecen canales de dirección que guían la evolución de la forma biológica por senderos particulares. Eso justamente es lo que se desprende del trabajo sobre morfogénesis genérica, genes Hox y estado filotípico que revisamos. Por su parte, las nuevas concepciones de *variación y constreñimiento del desarrollo* deben hacernos repensar la manera en cómo opera la evolución.

BIBLIOGRAFÍA

- Alberch, Pere (1982), "Developmental constraints in evolutionary processes", en John Tayler Bonner (ed.), *Evolution and Development*, Berlín, Springer-Verlag, pp. 313-332.
- Amundson, Ron (2005), *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Amundson, Ron (1994), "Two concepts of constraint", *Philosophy of Science*, vol. 61, núm. 4, pp. 556-578.
- Andrade, Eugenio (2007), "A semiotic framework for evolutionary and developmental biology", *BioSystems*, vol. 90, núm. 22, septiembre, pp. 389-404.
- Antonovics, Janis y Peter van Tienderen (1991), "Ontoecogenophiloconstraints? The chaos of constraints terminology", *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 6, núm. 5, mayo, pp. 166-169.
- Arthur, Wallace (2004), "The effect of development on the direction of evolution: Toward a twenty-first century consensus", *Evolution and Development*, vol. 6, núm. 4, pp. 282-288.
- Arthur, Wallace (2000), "The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms", *Evolution and Development*, vol. 2, núm. 1, pp. 49-57.
- Barbieri, Marcelo (2003), *The Organic Codes: An Introduction to Semantic Biology*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Batten, David, Stanlet Salthe y Fabio Boschetti (2008), "Visions of evolution: Self-organization proposes what natural selection disposes", *Biological Theory*, vol. 3, núm. 1, pp. 17-29.
- Bininda-Emonds, Olaf, Jonathan Jeffery y Michael Richardson (2003), "Inverting the hourglass: Quantitative evidence against the phylotypic stage in vertebrate development", *Proceedings Biological Sciences*, vol. 270, núm. 1513, febrero, pp. 341-346.
- Blute, Marion (2010), *Darwinian Sociocultural Evolution: Solutions to Dilemmas in Cultural and Social Theory*, Cambridge, Cambridge University Press.

- Burke, Anne C. y Susan Brown (2003), "Homeotic genes in animals", en Brian K. Hall y Wendy M. Olson (eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*, Cambridge, The MIT Press, pp. 174-184.
- Buss, Leo W. (1987), *The Evolution of Individuality*, Princeton, Princeton University Press.
- Callebaut, Werner, Gerd B. Müller y Stuart A. Newman (2007), "The organismic systems approach", en Roger Samson y Robert Brandon (eds.), *Integrating Evolution and Development*, Cambridge, The MIT Press, pp. 25-92.
- Campbell, Donald (1974), "Downward causation in hierarchically organized biological systems", en Francisco Ayala y Theodosius Dobzhansky (eds.), *Studies in the Philosophy of Biology*, Londres, MacMillan, pp. 179-186.
- Caponi, Gustavo (2012), *Réquiem por el centauro. Aproximación epistemológica a la biología evolucionaria del desarrollo*, México, Centro de Estudios Filosóficos Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano.
- Caponi, Gustavo (2008), "Selección interna: el control de la filogenia por la ontogenia en una perspectiva variacional", *Theoria*, vol. 23, núm. 62, pp. 195-218.
- Carroll, Sean B. (2005), *Endless Forms Most Beautiful: The New Science of Evo Devo and the Making of the Animal Kingdom*, Nueva York, Norton.
- Carroll, Sean B. (2000), "Endless forms: The evolution of gene regulation and morphological diversity", *Cell*, vol. 101, núm. 6, pp. 577-580.
- Darwin, Charles (1997 [c. 1859]), *The Origin of Species*, Londres, J. Murray.
- Darwin, Charles (1838), "Notebook E, MS", en *Transmutation of species (1838-1839)*, *Darwin Online*, [<http://darwin-online.org.uk/>], consultado: 15 de octubre de 2012.
- Dawkins, Richard (1982), *The Extended Phenotype*, Oxford, Oxford University Press.
- Dobzhansky, Theodosius (1974), "Chance and creativity in evolution", en Francisco Ayala y Theodosius Dobzhansky (eds.), *Studies in the Philosophy of Biology*, Londres, MacMillan, pp. 179-186.
- Domazet-Lošo, Tomislav y Diethard Tautz (2010), "A phylogenetically based transcriptome age index mirrors ontogenetic divergence patterns", *Nature*, vol. 468, núm. 7325, diciembre, pp. 815-818.
- Duboule, Denis (1994), "Temporal colinearity and the phylotypic progression: A basis for the stability of a vertebrate *Bauplan* and the evolution of morphologies through heterochrony", *Development*, suplemento, pp. 135-142.
- Duboule, Denis y Adam Wilkins (1998), "The evolution of bricolage", *Trends in Genetics*, vol. 14, núm. 2, pp. 54-59.
- Endler, John (1986), *Natural Selection in the Wild*, Princeton, Princeton University Press.
- Etxeberría, Arantza y Laura Nuño (2009), "A world of opportunity within constraint: Pere Alberch's early Evo-Devo", en Diego Rasskin-Gutman y Miquel de Renzi (eds.), *Pere Alberch. The Creative Trajectory of an Evo-Devo Biologist*, Valencia, Universidad de Valencia, pp. 21-44.

- Futuyma, D. (2011), "Expand or revise? the evolutionary synthesis today", *Quarterly Review of Biology*, 86, núm. 3, pp. 203-208.
- Futuyma, D. (2010), "Evolutionary constraint and ecological consequences", *Evolution*, vol. 64, núm. 7, pp. 1865-1884.
- Futuyma, D. (1979), *Evolutionary Biology*, Sunderland, Estados Unidos, Sinauer.
- Galis, Fretson y Johan Metz (2001), "Testing the vulnerability of the phylotypic stage: On modularity and evolutionary conservation", *Journal of Experimental Zoology*, vol. 291, núm. 2, pp. 195-204.
- Geoffroy Saint-Hilaire, Etienne (1822), "Considerations générales sur la vertebre", *Mémoires du Muséum National d' Histoire Naturelle*, vol. 9, pp. 89-119.
- Gilbert, Scott F. y Richar M. Burian (2003), "Developmental genetics", en Brian K. Hall y Wendy M. Olson (eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*, Cambridge, The MIT Press, pp. 68-74.
- Goodwin, Brian (1994), *How the Leopard Changed its Spots. The Evolution of Complexity*, Nueva York, Charles Scribner's Sons.
- Gould, Stephen Jay (2002), *The Structure of Evolutionary Theory*, Cambridge, Harvard University Press.
- Gould, Stephen Jay (1989), "A developmental constraint on cerion", *Evolution*, vol. 43, núm. 3, pp. 516-539.
- Gould, Stephen Jay y Richard C. Lewontin (1979), "The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm", *Proceedings of the Royal Society of London*, vol. 205, núm. 1161, septiembre, pp. 581-598.
- Griffiths, Paul E. (1999), "Squaring the circle: Natural kinds with historical essences", en Robert A. Wilson (ed.), *Species: New Interdisciplinary Essays*, Cambridge, The MIT Press, pp. 209-228.
- Griffiths, Paul E. (1996), "The historical turn in the study of adaptation", *British Journal for the Philosophy of Science*, vol. 47, núm. 4, diciembre, pp. 511-532.
- Hall, Brian K. (1999), *Evolutionary Developmental Biology*, Dordrecht, Kluwer.
- Hall, Brian K. (1997), "Phylotypic stage or phantom: Is there a highly conserved embryonic stage in vertebrates?", *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 12, núm. 12, diciembre, pp. 461-463.
- Hall, Brian K. y Wendy M. Olson (2003), "Introduction: Evolutionary developmental mechanisms", en Brian K. Hall y Wendy M. Olson (eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*, Cambridge, Harvard University Press, pp. XIII-XVI.
- Hallgrímsson, Benedikt (2003), "Variation", en Brian K. Hall y Wendy M. Olson (eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*, Cambridge, Harvard University Press, pp. 368-377.
- Hazkani-Covo, Einat, David Wool y Dan Graur (2005), "In search of the vertebrate phylotypic stage: A molecular examination of the developmental hourglass model and von Baer's third law", *Journal of Experimental Zoology*, vol. 304, núm. 2, marzo, pp. 150-158.

- Hofer, Julie, Lynda Turner, Roger Hellens, Mike Ambrose, Peter Matthews, Anthony Michael y Noel Ellis (1997), "Unifoliata regulates leaf and flower morphogenesis in pea", *Current Biology*, vol. 7, núm. 8, agosto, pp. 581-587.
- Irie, Naoki y Atsuko Sehara-Fujisawa (2007), "The vertebrate phylotypic stage and an early bilaterian-related stage in mouse embryogenesis defined by genomic information", *BMC Biology*, vol. 5, núm. 1 [DOI, 10.1186/1741-7007-5-1] [<http://www.biomedcentral.com/1741-7007/5/1>], consultado: 2 de diciembre de 2012.
- Jacob, François (1977), "Evolution and tinkering", *Science*, vol. 196, núm. 4295, pp. 1161-1166.
- Kalinka, Alex T., Karolina M. Varga, Dave T. Gerrard, Stephan Preibisch, David L. Corcoran, Julia Jarrells, Uwe Ohler, Casey M. Bergman y Pavel Tomancak (2010), "Gene expression divergence recapitulates the developmental hourglass model", *Nature*, vol. 468, núm. 7325, diciembre, pp. 811-814.
- Kauffman, Stuart A. (1993), *The Origins of Order*, Oxford, Oxford University Press.
- Lewontin, Richard C. (1978), "Adaptation", *Scientific American*, vol. 239, núm. 3, pp. 156-169.
- Ma, Hong (2003), "Homeotic genes in flowering plants", en Brian K. Hall y Wendy M. Olson (eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*, Cambridge, The MIT Press, pp. 184-191.
- Martínez, Maximiliano (2009), "Los constreñimientos del desarrollo y la integración EvoDevo", *Acta Biológica Colombiana*, vol. 14, suplemento, pp. 151-168.
- Martínez, Maximiliano y Andrés Moya (2011), "Natural selection and multilevel causation", *Philosophy and Theory in Biology*, vol. 3, mayo, pp. 1-14 [DOI: <http://dx.doi.org/10.3998/ptt.6959004.0003.062>].
- Martínez, Maximiliano y Eugenio Andrade (2011), "A contingência dos padrões de organização biológica: superando a dicotomia entre pensamento tipológico e populacional", en Paulo Abrantes (ed.), *Filosofia da Biologia*, Porto Alegre, Artmed, pp. 145-161.
- Mather, K. (1955) "Response to selection: synthesis", *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, vol. 20, pp. 158-165.
- Maynard Smith, John y Eörs Szathmáry (1999), *The Origins of Life*, Oxford, Oxford University Press.
- Maynard Smith, John, Richard M. Burian, Stuart A. Kauffman, Pere Alberch, J. Campbell, Brian C. Goodwin, R. Lande, David Raup, Lewis Wolpert (1985), "Developmental constraints and evolution", *Quarterly Review of Biology*, vol. 60, núm. 3, septiembre, pp. 265-287.
- Mayr, Ernst (2002), *What Evolution is*, Nueva York, Basic Books.
- Mayr, Ernst (1988), *Toward a New Philosophy of Biology: Observations of an Evolutionist*, Cambridge, Harvard University Press.
- Mayr, Ernst (1966), *Animal Species and Evolution*, Cambridge, Belknap.
- McNamara, Kenneth J. (1990), *Evolutionary Trends*, Tucson, Arizona University Press.

- Müller, Gerd B. (2007), "Evo-Devo: Extending the evolutionary synthesis", *Nature Reviews Genetics*, vol. 8, diciembre, pp. 943-949.
- Newman, Stuart y Gerd B. Müller (2000), "Epigenetic mechanisms of character origination", *Journal of Experimental Zoology*, vol. 288, núm. 4, pp. 304-317.
- Newman, Stuart, Gerd B. Müller y Gabor Forgacs (2006), "Before programs: The physical origination of multicellular forms", *International Journal Developmental Biology*, vol. 50, núms. 2-3, pp. 289-299.
- Newman, Stuart y Ramray Bhat (2008), "Dynamical patterning modules: Physico-genetic determinants of morphological development and evolution", *Physical Biology*, vol. 5, núm. 1, marzo, [DOI: 10.1088/1478-3975/5/1/015008].
- Okasha, Samir (2006), *Evolution and the Levels of Selection*, Nueva York, Oxford University Press.
- Okasha, Samir (2002), "Darwinian metaphysics: Species and the question of essentialism", *Synthese*, vol. 131, núm. 2, pp. 191-213.
- Oyama, Susan (1993), "Constraints and development", *Netherlands Journal of Zoology*, vol. 43, núms. 1-2, pp. 6-16.
- Pigliucci, Massimo y Gerd B. Müller (2010), "Elements of an extended evolutionary synthesis", en Massimo Pigliucci y Gerd B. Müller (eds.), *Evolution. The Extended Synthesis*, Cambridge, The MIT Press.
- Prud-Homme, Benjamin y Nicolas Gompel (2010), "Genomic hourglass", *Nature*, vol. 468, núm. 7325, diciembre, pp. 768-769.
- Raff, Rudolf A. (1996), *The Shape of Life: Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*, Chicago, University of Chicago Press.
- Rasskin-Gutman, Diego (2009), "Contrasting views: Molecular Evo-Devo: The path not taken by Pere Alberch", en Diego Rasskin-Gutman y Miquel de Renzi (eds.), *Pere Alberch. The Creative Trajectory of an Evo-Devo Biologist*, Valencia, Universidad de Valencia.
- Rasskin-Gutman, Diego y Borja Esteve-Altava (2008), "The multiple directions of evolutionary change", *Bioessays*, vol. 30, núm. 6, pp. 521-525.
- Reeve, Houdson y Paul Sherman (1993), "Adaptation and the goals of evolutionary research", *The Quarterly Review of Biology*, vol. 68, núm. 1, pp. 1-32.
- Resnik, David (1995), "Developmental constraints and patterns: Some pertinent distinctions", *Journal of Theoretical Biology*, vol. 173, núm. 3, abril, pp. 231-240.
- Richards, Robert J. (1992), *The Meaning of Evolution*, Chicago, University of Chicago Press.
- Richardson, Michael, James Hanken, Mayoni Gooneratne, Claude Pieau, Albert Raynaud, Lynne Selwood y Glenda Wright (1997), "There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: Implications for current theories of evolution and development", *Anatomy and Embryology*, vol. 196, núm. 2, julio, pp. 91-106.

- Riedl, Rupert (1978), *Order in Living Organisms: A Systems Analysis of Evolution*, Nueva York, Wiley.
- Rieppel, Oliver (2006), "'Type' in morphology and phylogeny", *Journal of Morphology*, vol. 267, núm. 5, pp. 528-535.
- Rokas, Antonis, Dirk Kruger y Sean B. Carroll (2005), "Animal evolution and the molecular signature of radiations compressed in time", *Science*, vol. 310, núm. 5756, diciembre, pp. 1933-1938.
- Salazar-Ciudad, Issac (2006), "Developmental constraints vs. variational properties: How pattern formation can help to understand evolution and development", *Journal of Experimental Zoology*, vol. 306, núm. 2, marzo, pp. 107-125.
- Salazar-Ciudad, Issac (2001), *Genetic Network Models in Embryonic Development and Evolution*, tesis doctoral en Genética, Barcelona/Cataluña, Universidad de Barcelona/Universidad de Cataluña.
- Saunders, Peter (1989), "The evolution of form and pattern", *Leonardo*, vol. 22, núm. 1, pp. 33-38.
- Schlösser, Gerhard (2007), "Functional and developmental constraints on life-cycle evolution", en Roger Sansom y Robert Brandon (eds.), *Integrating Evolution and Development*, Cambridge, The MIT Press, pp. 113-172.
- Schwenk, Kurt y Günter P. Wagner (2003), "Constraints", en Brian K. Hall y Wendy M. Olson (eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*, Cambridge, Harvard University Press, pp. 52-61.
- Seilacher, Adolf (1974), "Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie", *Lethaia*, vol. 3, núm. 4, octubre, pp. 393-396.
- Slack, Jonathan M. W. (2003), "Phylotype and zootype", en Brian K. Hall y Wendy M. Olson (eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*, Cambridge, Harvard University Press, pp. 309-318.
- Theissen, Günter y Heinz Saedler (2001), "Plant biology. Floral quartets", *Nature*, vol. 409, núm. 6819, enero, pp. 469-471.
- Thompson, D'Arcy W. (1942), *On Growth and Form*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Waddington, Conway (1957), *The Strategy of the Genes: A Discussion of Some Aspects of Theoretical Biology*, Londres, Allen & Unwin.
- Wagner, Günter P. (1988), "The influence of variation and of developmental constraints on the rate of multivariate phenotypic evolution", *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 1, núm. 1, enero, pp. 45-66.
- Wagner, Günter P. y Jeremy Draghi (2010), "Evolution of evolvability", en Massimo Pigliucci y Gerd B. Müller (eds.), *Evolution. The Extended Synthesis*, Cambridge, The MIT Press.
- West-Eberhard, Mary Jane (1989), "Phenotypic plasticity and the origins of diversity", *Annual Review of Ecological Systems*, vol. 20, noviembre, pp. 249-278.

- Williams, George C. (1992), *Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges*, Oxford, Oxford University Press.
- Wimsatt, William C. (2007), *Re-Engineering Philosophy for Limited Beings*, Cambridge, Harvard University Press.
- Wimsatt, William C. (1986), "Developmental constraints, generative entrenchment, and the innate-acquired distinction", en William Bechtel (ed.), *Integrating Scientific Disciplines*, Dordrecht, Nijhoff, pp. 185-208.
- Wimsatt, William C. y Jeffrey Schank (1988), "Two constraints on the evolution of complex adaptations and the means for their avoidance", en Matthew H. Nitecki (ed.), *Evolutionary Progress*, Chicago, Chicago University Press, pp. 231-273.

Maximiliano Martínez: Profesor-Investigador del Departamento de Humanidades de la Universidad Autónoma Metropolitana, unidad Cuajimalpa, en la Ciudad de México. Doctor en Filosofía por la Universidad Nacional de Colombia. Sus áreas de investigación son la filosofía de la biología, la filosofía de la ciencia y la metaética.

Eugenio Andrade: Profesor titular e investigador del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá. Magister en genética molecular de la Universidad Católica de Louvain (Bélgica). Áreas de investigación en biología teórica (proyecto sobre la noción de información), y en filosofía y epistemología de la biología (proyecto sobre el desarrollo actual de las teorías evolutivas y perspectiva bio-semiótica).

D.R. © Maximiliano Martínez, México D.F., enero-junio, 2014.

D.R. © Eugenio Andrade, México D.F., enero-junio, 2014.