



El retorno de la ontogenia: un conflicto de ideales de orden natural en la biología evolucionaria actual

Gustavo CAPONI



RESUMEN

En este trabajo procuraré mostrar que la noción de *ideal de orden natural*, enunciada por Stephen Toulmin, podría ser muy útil para caracterizar el conflicto entre el *neodarwinismo ortodoxo* y la *biología evolucionaria desenvolvimental*, o *evo-devo*, que hoy parece conmover los fundamentos de la *nueva síntesis*. Las investigaciones en *evo-devo*, diré, están propiciando un replanteamiento de la relación entre *ontogenia* y *filogenia* que supone *desplazamiento* de lo que caracterizaré como el *ideal de orden natural* del *darwinismo clásico*. Así, después de intentar identificar este último *ideal de orden natural*, procuraré mostrar cual sería el *ideal de orden natural alternativo* al que obedecerían las actuales indagaciones de la *evo-devo*.

PALABRAS-CLAVE • Biología evolucionaria desenvolvimental. *Evo-devo*. Ideal de orden natural. Neodarwinismo. Toulmin.

PRESENTACIÓN

Según una contraposición entre *biología del desarrollo* y *biología evolucionaria* propuesta por Richard Lewontin (2000a, p. 11-2), podríamos pensar que, dadas dos especies emparentadas dentro de un mismo género, supongamos dos *especies hermanas*, el *biólogo del desarrollo* se ocuparía básicamente en desentrañar los mecanismos ontogenéticos involucrados en la conformación de los rasgos estructurales comunes a ambas y el *biólogo evolucionario* se interesaría primariamente en los procesos selectivos que pudiesen explicar las diferencias entre ellas. Para este último, podríamos también decir siguiendo a Lewontin (2000b, p. 17-8), lo relevante sería comprender *por qué* las diferentes especies de pinzones que habitan las Galápagos presentan esa notoria variedad de picos y, para el *biólogo del desarrollo*, lo importante sería saber *cómo*, por la mediación de qué procesos embriológicos, el pico de esos pájaros, e incluso el de todas las aves, es generado.

Sin embargo, si pensamos en los temas que hoy ocupan a quienes trabajan en ese nuevo capítulo de la *biología evolucionaria* que es la *biología evolucionaria desenvolvimienta*,¹ veremos que esa contraposición ya no se sostiene. Ella sólo vale si pensamos a la *biología evolucionaria* en los términos del *darwinismo ortodoxo* consagrado por la *nueva síntesis*. El renovado interés por los efectos evolutivos de los procesos ontogénicos que caracteriza a las investigaciones de esa nueva área de estudios evolucionarios, también conocida como *evo-devo*, parece estar asociado al resurgimiento de un *interés por las semejanzas* morfológicas entre los seres vivos que contrasta con ese *interés por las diferencias* al que Lewontin se refería; y eso puede ayudar a explicar las resistencias y las perplejidades que esos nuevos estudios suscitan entre aquellos que entienden a la *biología evolucionaria* a partir de los parámetros *neodarwinianos* que durante medio siglo, entre 1940 y 1990, rigieron su destino.

Los teóricos de la *evo-devo* quieren imponer una agenda de asuntos y preguntas que, explícita o implícitamente, se suponían ajenos a la *biología evolucionaria*; y ese tipo de innovaciones que, más que revisiones teóricas, implican cambios profundos en los *objetivos explanatorios* de un campo disciplinar, nunca son, ni fácilmente comprensibles, ni rápidamente asimilables. Los *objetivos explanatorios* de un campo disciplinar se definen en virtud de esas presuposiciones fundamentales, a menudo implícitas, y de hecho incuestionables, que Stephen Toulmin (1961, p. 46) llamó *ideales de orden natural*; y me parece que es precisamente a esos *ideales* que debemos remitirnos para entender lo que está en juego en las polémicas que hoy suscita la *biología evolucionaria desenvolvimienta*.

Según espero poder mostrar en este trabajo, las investigaciones que se desarrollan en ese nuevo campo de la *biología evolucionaria* abordan la relación entre *ontogenia* y *filogenia* en función de intereses que suponen un *desplazamiento* de lo que caracterizaré como el *ideal de orden natural* del *darwinismo clásico*. Por eso, después de intentar identificar ese *ideal de orden natural* al que este último responde, procuraré mostrar cuál sería el *ideal de orden natural* alternativo al que obedecerían las indagaciones impulsadas en *evo-devo*. Para conseguir lo primero me remitiré, sobre todo, a la genética de poblaciones y al *principio de Hardy-Weinberg*; y, para conseguir lo segundo, ensayaré una analogía entre los objetivos de la *biología evolucionaria desenvolvimienta* y los objetivos de la *anatomía comparada* cuvieriana.

¹ Considerando que el *Diccionario de sinónimos y antónimos Larousse* reconoce la expresión *desenvolvimiento* como sinónimo de *desarrollo*, he preferido traducir *developmental* por *desvolvimienta* y así evitar la expresión *biología evolucionaria desarrollista* que parece aludir a una posición teórica particular. Cosa que me parecería una inexactitud. Optar por *desarrolla* era, claro, imposible.

I EL IDEAL DARWINIANO DE ORDEN NATURAL²

Un hecho es siempre una diferencia que se recorta en un horizonte de permanencia: un hecho es lo diferente que irrumpe en el horizonte de lo mismo. Por eso, para que esa diferencia ocurra, y para que se pueda registrarla como tal, ese horizonte de permanencia debe estar predefinido; y eso es lo que hacen esos principios que Stephen Toulmin (1961, p. 44-6) llamó *ideales de orden natural*. Los mismos son presupuestos que, en un cierto ámbito disciplinar, definiendo *lo que es el caso cuando nada ocurre*, establecen el horizonte de permanencia sobre el cual irrumpen los hechos a ser explicados. Un *ideal de orden natural* podría haber dicho Heidegger (1975, p. 78), instaure “un ámbito en el que se muestran las cosas, es decir, los hechos”. O dicho de otro modo: un *ideal de orden natural* define el estado o el devenir de las cosas que se considera obvio, necesario, *natural*, de por sí comprensible y, por eso, carente de toda necesidad de explicación. Siendo precisamente el desvío o la ruptura de ese orden lo que aparecerá como merecedor de explicación (Toulmin, 1961, p. 45).

Solidamente afinado en la región de lo no discutido, pero no siempre en la de lo implícito, un *ideal de orden natural* define qué es lo que debemos explicar y promueve polémicas sobre las explicaciones alternativas que pueden ser ofrecidas para esos hechos que piden explicación. Los *ideales de orden natural*, podríamos decir, definen el eje sobre el que gira una disciplina y fijan las líneas más generales y fundamentales de su agenda de polémicas. Pero hacen esto, justamente, al abstraer de la región de lo explicable cierto estado de cosas que se considera obvio o *natural*, como prescindente de toda necesidad de explicación.

Así, y como ejemplo paradigmático de *ideal de orden natural*, Toulmin (1961, p. 56) nos propone al *principio de inercia*: *todo cuerpo continúa en estado de reposo, o de movimiento rectilíneo y uniforme, a menos que sea compelido a cambiar dicho estado de movimiento por aplicación de una fuerza*. Esta *primera ley de Newton* nos dice, en efecto, que la permanencia de un cuerpo en cualquiera de esos dos estados es lo esperable, lo *normal*, lo *natural*. Lo que debe ser explicado, por lo tanto, es la salida del reposo o la salida del movimiento rectilíneo uniforme; y toda la física newtoniana nos ofrece el modo de explicar y calcular los desvíos de ese estado en virtud de ciertas fuerzas y principios adicionales como, por ejemplo, la ley de gravitación.

Aunque esta ley hoy nos resulte obvia (cf. Heidegger, 1975, p. 66), desde su aparente trivialidad la misma define, al mismo tiempo, *cómo* son las cosas cuando nada ocurre, *qué* significa que algo ocurra y *cuál* debe ser la naturaleza de la causa de ese

² En esta sección retomo el análisis del *ideal darwiniano de orden natural* propuesto en Caponi 2004a. Allí, comparé ese ideal con aquel de la historia natural cuvieriana. Asunto sobre el cual también volveré en este trabajo.

acontecimiento que ocurre (cf. Kant, 1989 [1786], p. 134). Si un cuerpo está en reposo o en movimiento rectilíneo uniforme, entonces, nada ocurre, nada debe ser explicado. Pero, si él se desvía de ese estado, la teoría define el repertorio de fuerzas que nos permitirían, no solamente explicar y prever ese desvío, sino también calcular su magnitud y su sentido. Las indagaciones deberán versar, entonces, sobre el modo en que ese repertorio de fuerzas habrá de utilizarse, o eventualmente ampliarse o modificarse, para así poder construir esas explicaciones y previsiones.

Pero, al igual que otros aspectos de la gramática científica, los *ideales de orden natural* son regionales: las diferentes disciplinas científicas pueden obedecer a ideales diferentes. Cabe, por eso que nos preguntemos por el *ideal de orden natural* que funda el régimen darwiniano que constituyó y orienta a ese orden disciplinar tan particular que es la *biología evolucionaria*. La pregunta a ser formulada, en este caso, sería la siguiente: ¿qué es un fenómeno evolutivo?, es decir, ¿qué es lo que merece explicación desde el punto de vista evolutivo?, ¿sobre qué horizonte de permanencia se recortan los hechos que la teoría de la selección natural va a explicar? Y, en una primera aproximación a nuestra respuesta, podemos decir que, en el universo darwiniano clásico u ortodoxo que se configura con la llamada *nueva síntesis*, es la variedad de las formas biológicas lo que debe ser explicada y justificada, es decir, son las diferencias entre los seres vivos las que deben ser explicadas como aquello que, en principio, no teníamos porque esperar.

El movimiento rectilíneo uniforme del mundo darwiniano, aquello que en él constituye el *estado natural de las cosas*, su *ideal de orden natural*, es siempre la permanencia de la forma ancestral común; y es el alejamiento de esta forma ancestral aquello que, en cada caso particular, debe ser explicado. En la naturaleza darwiniana *entia non sunt multiplicanda praeter necessitatem*; y es en ese sentido que podemos hablar de un *principio de parsimonia* ontológica que funcionaría como *ideal de orden natural* de la perspectiva darwiniana. Para el darwinismo, en efecto, no hay diferencia que no tenga una *razón de ser*; y esa *razón de ser* debe ser encontrada caso a caso; y es la teoría de la selección natural la que nos enseña a reconstruir, para cada caso particular, ese balance entre ganancias y pérdidas que se constituye en la *razón de ser* de todas las diferencias. Para cada alejamiento de la forma ancestral debe haber alguna explicación que nos muestre que esa diferencia responde a una exigencia de la selección natural.

El mundo darwiniano es *económico* o *parsimonioso* en dos sentidos diferentes pero complementarios. Por un lado, es parsimonioso en formas porque en él no todo lo posible se realiza: el mundo darwiniano no es pleno y, por otro lado, también podemos considerarlo como un mundo cruel y mezquino en donde la vida esta permanentemente asediada por la escasez. Y si la primera forma de frugalidad define el *ideal de orden natural* sobre el cual se recortan los fenómenos de la vida, la segunda define el factor de

cambio que produce esos fenómenos: las formas vivas se diversifican, si es que lo hacen, como respuesta a ese permanente asedio de la escasez. Así como en el caso de la física clásica cabe distinguir entre el *ideal de orden natural* definido por el *principio de inercia* y el repertorio de fuerzas que nos permiten explicar la salida del reposo o del movimiento rectilíneo uniforme que pueda tener lugar; en el caso de la *biología evolucionaria* también podemos distinguir entre ese principio de parsimonia ontológica que define su *ideal de orden natural* específico y el inagotable repertorio de *narraciones adaptacionistas* que nos permitirían explicar cada desvío con relación a la forma ancestral común.

En una primera, pero no del todo exacta aproximación, podríamos decir que, desde la perspectiva darwiniana, si las formas no se diversificasen, nada ocurriría y nada debería ser explicado. Pero las formas se diversifican y es preciso preguntar *¿por qué?* Es decir, *¿por qué toda esa diversidad y ese cambio y no más bien la permanencia de la forma originaria?* Es decir, dado cualquier momento de la historia de una especie, lo esperable, lo obvio, lo natural, lo que en general no demandaría mayores explicaciones, sería que ella permaneciese como está. Dado cualquier proceso de transformación o diversificación de las formas orgánicas, el *ideal de orden natural* del mundo darwiniano puede ser preliminarmente entendido como un estado inicial de identidad de las formas, y es la salida de ese estado lo que deberá ser explicado. Pero, si queremos buscar una formulación realmente clara y explícita de ese ideal darwiniano de orden natural, si queremos encontrar una formulación de la misma que se preste a un análisis filosófico preciso como aquel que posibilita el *principio de inercia* en el caso de la física clásica, debemos remitirnos a la disciplina piloto del neo-darwinismo: la *genética de poblaciones*.

2 EL EQUILIBRIO DE HARDY-WEINBERG

En Caponi (2005), en efecto, el ideal de orden natural de la *biología evolucionaria* aparece enunciado bajo la forma del conocido *principio de Hardy-Weinberg*.³ Según el mismo, si en una población perfectamente aislada e infinitamente grande, se hallan presentes dos, o más, formas alternativas e igualmente viables de un gene en una proporción definida, y esa población es de una especie de reproducción asexuada o, no siendo este el caso, existe cruzamiento al azar, entonces, en ausencia de mutación, las proporciones originales de esas formas alternativas de un gen se mantendrán constantes en todas las generaciones siguientes (cf. Dodson, 1963, p. 310; Dobzhansky *et al.*, 1980, p. 101; David & Samadi, 2000, p. 26). Se trata, claro, de una situación que no puede darse en la

³ Aquí retomo y corrijo el análisis propuesto en Caponi, 2005.

naturaleza: las poblaciones infinitas no existen; y las otras condiciones, sin ser imposibles, son por lo menos bastante improbables (cf. David & Samadi, 2000, p. 26).

Cada una de esas condiciones, sin embargo, tiene un sentido: excluir, para así identificar, un tipo posible de causa del cambio evolutivo. El carácter infinito de la población excluye la deriva genética y su aislamiento excluye la incidencia de las migraciones. La idéntica viabilidad de cada forma alternativa del gen en cuestión excluye la selección natural y el cruzamiento al azar excluye la selección sexual. Por fin, la ausencia de mutaciones excluye la última posibilidad de cambio que restaba. Así visto, el *principio de Hardy-Weinberg* sólo parece decir que, en ausencia de mutación, de deriva genética, de migración, y de selección sexual y natural, la proporción de dos genes alelos al interior de esa población se mantendrá estable. Pero esto, además de darnos una enumeración de las causas del cambio evolutivo (cf. David & Samadi, 2000, p. 26), también nos permite definir ese cambio como una alteración en la frecuencia de genes alternativos para un mismo locus (cf. David & Samadi, 2000, p. 25).

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

Esto es ciertamente algo muy importante: esa definición del fenómeno evolutivo nos da también una medida común para ponderar la intensidad de esos factores de cambio. En genética de poblaciones, “el espacio evolutivo es definido como un campo de frecuencias génicas” (Gayon, 1992, p. 335); y, en el marco de ese teatro matemático, el drama evolutivo es representado como una secuencia de cambios en esas frecuencias cuyas *causas* serán esos factores antes enumerados. Sin embargo, más allá de la heterogeneidad de los mismos, sus respectivas intensidades podrán ser medidas y comparadas en base a una única magnitud que es precisamente aquella definida por las frecuencias génicas; y sus respectivas intensidades podrán ser cuantificadas mensu-

rando el desvío que generan en relación al estado inicial de esas frecuencias (cf. Gayon, 1992, p. 303). Pero, además de posibilitar una formulación matematizada de la biología evolucionaria, el *principio de Hardy-Weinberg* también nos permite una elucidación más acabada de ese ideal de orden natural que antes definí como *permanencia de la forma ancestral*.

Ocurre que esa idea de una *permanencia de la forma ancestral* puede parecer tributaria de un pensamiento *tipologista* contrario a la perspectiva poblacional propia del darwinismo (cf. Mayr, 1976, p. 26-9; 1979, p. 5-12.): podría parecer que estamos diciendo que todo proceso evolutivo tendría como punto de partida un *tipo originario homogéneo* que luego se alteraría y diversificaría por la mediación de la selección natural. Pero, para cualquier proceso evolutivo particular, si definimos esa *forma ancestral* como el estado inicial, en ese proceso, de las proporciones de alelos en una población, esa dificultad se supera y la naturaleza poblacional del *ideal de orden natural darwiniano* puede reconocerse aún en las formulaciones iniciales de la teoría. La *tendencia de las variedades a apartarse indefinidamente del tipo original*, de la que hablaba Wallace (2003) en su artículo de 1858, puede ser así entendida como una *tendencia de las variedades a apartarse indefinidamente de cualquier proporción entre las formas alternativas de un rasgo que en algún momento se dé dentro de una población*; y sería la selección natural, junto a otros factores como migración o mutación, lo que explicaría ese desvío (cf. Amundson, 2005, p. 105). En filosofía de la ciencia, en efecto, la anatomía del hombre puede servir para entender la anatomía del mono.

Pero cuidado: para comprender cabalmente la naturaleza del *equilibrio de Hardy-Weinberg* siempre debemos tener presente que los *ideales de orden natural* no aluden a nada que pueda darse en la experiencia. Los *ideales de orden natural* son condición de posibilidad de esa experiencia y no descripciones de hechos que efectivamente ocurran. Todo lo que en esa experiencia se dé no podrá ser otra cosa que un desvío de ese estado ideal que esos principios postulan. Por eso no debe sorprendernos la inverosímil posibilidad, la definitiva imposibilidad, de una población infinita no sometida ni a mutaciones, ni a migraciones, ni a deriva genética, ni a presiones selectivas de ninguna naturaleza que es postulada por el *principio de Hardy-Weinberg*. Como Koyré decía del *principio de inercia*, nosotros también podemos decir que el *principio de Hardy-Weinberg* nos permite “explicar lo que es a partir de lo que no es, de lo que *no es* nunca. E incluso a partir de lo que *no puede nunca ser*” (1977, p. 195). Como si dijésemos: lo real es un desvío de lo imposible.

Por eso, los estados de equilibrio que eventualmente puedan encontrarse en la naturaleza no podrán ser nunca explicados *por la ley de Hardy-Weinberg*. Esos equilibrios realmente existentes sólo podrán ser explicados como resultantes de fuerzas de cambio que se neutralizan mutuamente (cf. Sober, 1984, p. 34-5). Pero, así mismo,

cada una de esas fuerzas será definida por contraste con el propio equilibrio de *Hardy-Weinberg*. Del mismo modo en que el *principio de inercia* no alude a una *fuerza inercial* (cf. Kant, 1989 [1786], p. 144), sino a la ausencia de fuerzas, la *ley de Hardy-Weinberg* no alude a una propensión al equilibrio que se resistiría al cambio; y, por eso, no podemos citarla como explicación de ningún estado de equilibrio que efectivamente se verifique en la naturaleza. Si no fuese así, estos principios dejarían de ser *ideales de orden natural* y se transformarían en meras leyes del acaecer.

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

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

Así, dada una población en la cual, en un momento dado, para cada ocho mariposas blancas encontramos dos negras, la selección natural y los otros posibles factores de cambio evolutivo podrán producir dos escenarios posibles. En uno, ellos alterarán la frecuencia inicial de esas alternativas: podrán reducir aún más la proporción de las negras o podrán incrementarla. En otro escenario, mientras tanto, esos factores podrán conjugarse de una forma tal que el resultado sea la estabilidad de esa frecuencia relativa de una y otra alternativa; y ahí tendremos una situación muy común en la naturaleza. Esa estabilidad, con todo, no es un corolario del *principio de Hardy-Weinberg*, es un efecto, un hecho, explicado por la mutua neutralización de las propias fuerzas de cambio que actúan en la naturaleza o, tal vez, por la acción de la *selección natural estabilizadora*; las poblaciones se encuentran, por lo general, en un *pico adaptativo* del cual no es fácil salir.

3 NATURALEZA Y CONDICIÓN DE POSIBILIDAD DE UN HECHO EVOLUTIVO

Puede decirse, entonces, que, en términos de análisis filosófico, el mayor servicio que nos presta el *principio de Hardy-Weinberg* es el de permitirnos definir con claridad qué es lo que constituye un fenómeno evolutivo y cuáles son las condiciones generales que deben cumplirse para que él pueda ocurrir. Así, en lo atinente a la primera cuestión, queda claro que, definido en términos de la genética de poblaciones, un hecho evolutivo es siempre una alteración en la frecuencia relativa de dos genes alelos; y, bajo ese mismo punto de vista, puede decirse que la condición de posibilidad de ese hecho es la existencia de por lo menos dos alelos posibles para un mismo locus. Pero esa misma idea puede formularse con una generalidad que nos permita proyectarla más allá del dominio de la genética de poblaciones. Puede decirse, en efecto, que definido en su forma más general, un hecho evolutivo es siempre un cambio, o una sucesión acumulativa de cambios, en la frecuencia de dos, o más, formas o variantes alternativas al interior de una población; y, bajo ese mismo punto de vista, puede decirse que la condición de posibilidad de ese hecho es la existencia de por lo menos dos más formas alternativas para algún rasgo morfológico, funcional o comportamental. Dándose siempre por supuesto, claro, que esas variaciones son hereditariamente transmisibles.

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

Pero pensemos ahora en una situación no contemplada en el caso anterior. Pensemos en el caso de una característica, o conjunto de características, cuya frecuencia al interior de la población, o conjunto de poblaciones, se mantiene siempre invariante, es decir, nunca surge, en ninguna generación, cualquier mínimo desvío en relación a ella. Tal podría ser el caso, por ejemplo, del número de segmentos en alguna especie o género particular de ciempiés. En este caso, es obvio, la selección no tiene nada que hacer: no hay alternativas cuya frecuencia alterar o mantener. Tal vez ella estuvo involucrada en el proceso que llevó a esa situación. Podría ser un caso de lo que Waddington llamó *selección natural canalizadora* (cf. Maynard-Smith *et al.*, 1985, p. 270). De todos

modos, sea cual sea la causa de ese estado de cosas, lo cierto es que, una vez llegado a ese punto, para ese rasgo particular, no hay proceso selectivo posible; a no ser, claro, que por mutación se cree una nueva variante. Pero, mientras eso no ocurra, lo cierto es que, para esa característica específica, ya no hay materia prima de variación sobre la cual la selección pueda actuar y, por lo tanto, no hay fenómeno evolutivo a explicar.

Si no hay forma alternativa para un rasgo, entonces su permanencia no tiene por qué ser explicada (cf. Amundson, 2001, p. 318). Una vez instalada, se dirá, la permanencia de esa constancia morfológica no precisa de ninguna explicación, porque allí no puede ocurrir ninguna divergencia. No hay alternativas cuya frecuencia relativa debamos explicar; y, en ese sentido, no hay fenómeno evolutivo posible. Lo que hay es sólo un fenómeno hereditario, un asunto para la teoría que explique la transmisión de las características orgánicas de padres para hijos, pero no se trata de nada que represente un fenómeno a ser explicado por las fuerzas de cambio previstas por la propia teoría de la evolución. Esto puede parecer extraño, pero es lo que se desprende de considerar al fenómeno evolutivo como alteración o preservación de las frecuencias relativas de formas alternativas al interior de una población; y así es como la teoría neodarwiniana de la evolución trata a los resultados de los procesos evolutivos pasados que hoy limitan el margen de maniobra de la selección natural.

Ellos aparecen como meros *constraints* o *constricciones*, cuya permanencia no constituye un asunto a ser discutido por la propia teoría. Si en el pasado de una población esa restricción no existía, la teoría podrá explicar cómo fue que la selección natural y otros factores del cambio evolutivo acabaron por producirla, pero una vez instalada, la permanencia de esa limitación escapará al campo de aplicación de la teoría. Ella, al final de cuentas, es una teoría del cambio entendido precisamente como una opción entre dos, o más, alternativas efectivamente presentes en una población. Desde esa perspectiva, todo cambio evolutivo de gran escala deberá ser entendido como una suma de esas *opciones* producidas por la selección natural; y es por eso que para el darwinismo la variabilidad de todas las poblaciones es un presupuesto central, un dato poblacional primitivo. Sin esa variabilidad, sin esa oferta de alternativas, no hay fenómeno evolutivo posible; y esto es lo mismo que repetir aquello sobre lo cual Darwin (1859, p. 127) y Wallace (1891, p. 158) tanto insistieron: la variación es condición de la evolución.

O para decirlo de otro modo: no habiendo alelos cuya eficacia biológica pueda cambiar, no hay alteración o constancia posible de sus frecuencias relativas que merezca explicación. Un rasgo que no varía no puede evolucionar, porque la evolución no es otra cosa que la preservación o alteración de la proporción de las variantes de un rasgo al interior de una población. Allí ni siquiera la estabilidad de la población merece ser explicada, porque no había ningún cambio que pudiese ocurrir; y es por eso que puede decirse que, en ese caso, no se cumplen las condiciones de posibilidad del fenó-

meno evolutivo tan claramente explicitadas por el *principio de Hardy-Weinberg*. El *grado cero* del fenómeno evolutivo al que éste alude es un estado en donde ya existen variantes alternativas en una determinada proporción que podría ser alterada; y por eso tampoco puede confundirse esa situación con el efecto de la selección natural estabilizadora o con la mutua neutralización de diversas fuerzas de cambio.

Cuando hablamos de un rasgo invariante estamos hablando de aquello a lo que Darwin (1859, p. 206) aludía con la expresión *unidad de tipo*; y esa *unidad de tipo* no se explica por ninguna fuerza que, por definición, actúe, preservando o alterando, la frecuencia de variantes alternativas. La *unidad de tipo* simplemente se explica por *comunidad de descendencia*, es decir, como el *arrastre* hereditario de una forma ancestral resultante de procesos evolutivos anteriores, pero que ahora, en la medida en que permanezca invariante, quedará excluida de esos procesos (cf. Sterelny & Griffiths, 1999; Amundson, 2005, p. 206). Para ella, no habrá fenómeno evolutivo posible; y es por eso que puede decirse que, bajo la perspectiva del darwinismo ortodoxo, la *unidad de tipo*, la ausencia de variantes alternativas, es solo un factor limitante y no un factor positivamente actuante en la evolución (cf. Amundson, 2001, p. 318; 2005, p. 8).

4 OTROS FACTORES EVOLUTIVOS

Claro, esa discriminación entre un *puro límite* y un factor *positivamente actuante* no es en absoluto *neutral*. Ella está comprometida con ese *ideal de orden natural particular* según el cual los hechos evolutivos son desvíos o divergencias a partir de una forma o estado inicial. Nadie puede negar, sin embargo, que esas constricciones o limitaciones a las que nos estamos refiriendo inciden de hecho en el curso de la evolución. Ésta, en definitiva, tendrá que tomar los caminos que esas constricciones no le prohíban o aquellas que éstas le propongan. Por lo tanto, la pregunta “qué es lo que determina que esas *constricciones* se establezcan” y la pregunta “qué es lo que determina que en algunas circunstancias esas constricciones sean abolidas” pueden resultar altamente relevantes para entender la senda y la secuencia de los procesos evolutivos.

El *darwinismo clásico* siempre nos llevó a preguntarnos por el por qué de la divergencia, pero también puede ser interesante que nos preguntemos por aquello que determina y establece el espacio de las divergencias posibles (cf. Amundson, 2001, p. 317). Y no se trata solamente de una interrogación por los factores que limitan el cambio, sino también de una pregunta por los factores que abren o crean nuevas alternativas de cambio. Se trata, en síntesis, de la pregunta por aquellos factores que determinan, obturando o abriendo, las trayectorias posibles de los fenómenos evolutivos. Muchos de esos factores tienen que ver con constricciones puramente físicas: lo

biológicamente posible está siempre antes determinado por lo físicamente posible. Otras son constricciones de índole fisiológica que pueden recordarnos a las *leyes de coexistencia de los órganos* postuladas por Cuvier: hasta donde sabemos, la evolución nunca podría producir un animal de sangre caliente con respiración branquial.

Pero estas constricciones son puramente negativas: nos informan sólo sobre lo que nunca podría ocurrir y nos dicen muy poco sobre las sendas posibles de la evolución. No parece ocurrir lo mismo, sin embargo, con las *constricciones desenvolvimentales* (“developmental constraints”) que hoy ocupan a la *biología evolucionaria desenvolvimental*; en ese caso, se trata de factores cuyo estudio podría contribuir a explicar la dirección y la secuencia de los cambios evolutivos (cf. Hall, 1992, p. 77; Wilkins, 2002, p. 383). Las *constricciones desenvolvimentales* serían *constricciones positivas* y no meramente negativas o limitantes; serían genuinas *fuerzas evolutivas* que, concomitantemente con otros factores como la selección natural, irían pautando el curso de la evolución (cf. Gould, 2002, p. 1028; Wilkins, 2002, p. 384).

Para entender esas *constricciones*, debemos pensar en lo siguiente: toda innovación evolutiva posible, toda variación que pueda ofrecerse al escrutinio de la selección natural, tiene que poder corporizarse antes en una alteración ontogenética viable (Amundson, 2001, p. 314; Schwenk & Wagner, 2003, p. 59). Para que una variación fenotípica surja y pueda entrar en competencia darwiniana con otras, algo en el proceso de la ontogénesis tiene que ser atrofiado o hipertrofiado, agregado o suprimido, transpuesto o deformado, postergado o anticipado;⁴ y es ahí en donde encuentra su relevancia aquello que Ron Amundson ha llamado *principio de completud causal*: “Para producir una modificación en la forma adulta, la evolución debe modificar el proceso embriológico responsable por esa forma. Por eso, para comprender la evolución es necesario comprender el desarrollo” (2005, p. 176).

Pero, sea cual sea la índole de esa alteración, ella tiene que cumplir con dos requisitos fundamentales: en primer lugar, ella tiene que ser *accesible* para el sistema en desarrollo (Maynard-Smith *et al.*, 1985, p. 269; Raff, 2000, p. 78), es decir, tiene que tratarse de una alteración pasible de ser producida en y por ese mismo proceso ontogénico (cf. Arthur, 1997, p. 48; Azkonobieta, 2005, p. 118); y, en segundo lugar, ella tiene que ser tal que, ni aborte ese proceso, ni genere un monstruo totalmente inviable (Amundson, 2001, p. 320). Además de física o fisiológicamente posible, un cambio

⁴ Arthur (2002, p. 760; 2004, p. 216) enumera cuatro tipos posibles de *reprogramación ontogenética*: *heterocronía* (postergación o anticipación de una fase de la ontogénesis), *heterometría* (atrofia o hipertrofia de una estructura), *heterotopía* (alteración de la localización de una estructura) y *heterotípía* (la producción de una genuina novedad). Las *heterotípías* son, por lo general, las *reprogramaciones ontogenéticas* más difíciles de explicar y suelen ser las de mayores consecuencias evolutivas.

evolutivo tiene que ser ontogenéticamente posible (cf. Amundson, 2005, p. 231; Azkonobieta, 2005, p. 118): la ontogénesis puede o no recapitular a la filogénesis, pero, con seguridad, la limita y la orienta (cf. Hall, 1992, p. 11; Wilkins, 2002, p. 384).

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

La selección natural, ya lo sabemos, siempre opera sobre una oferta previa de alternativas viables (si no fuesen viables no podrían entrar en competición y no cabría hablar de *selección natural*), y el estudio de las *constricciones ontogenéticas* puede permitirnos explicar la composición de esa oferta (cf. Amundson, 1998, p. 108; 2001, p. 326). Una *constricción desenvolvimienta*, tal como ya fue definida en el *consensus paper*, organizado por Maynard-Smith, Dick Burian y Stuart Kauffman en 1985, sería justamente “un sesgo en la producción de variantes fenotípicas o una limitación de la variabilidad fenotípica, causada por la estructura, carácter, composición, o dinámica del sistema desenvolvimienta” (Maynard-Smith *et al.*, 1985, p. 266); y ese sesgo, obviamente, definiría el margen de juego de la selección natural. En cierta forma, esto parece lo de siempre: la variación propone y la selección natural dispone, pero ésta sólo dispone dentro de un abanico restringido de alternativas que aquella insiste en proponer (cf. Arthur, 2004, p. 131, 195).

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

Pero, además de permitirnos explicar la oferta de variaciones que pueden darse en una determinada población, el estudio de los procesos de desarrollo también puede permitirnos entender la secuencia de las innovaciones evolutivas. La ontogénesis es un proceso necesariamente secuencial: una estructura solo surge cuando existen otras estructuras previas que le sirven de base;⁵ y el estudio de esas etapas puede permitirnos determinar cuáles fueron los pasos que siguió la propia evolución. Si, en la ontogénesis, un órgano A surge por la diferenciación de las células que componen el tejido de un órgano B ya parcialmente conformado, entonces podemos inferir que A es una innovación evolutiva posterior a B. La filogénesis puede hacer muchas cosas con A y con B, pero, si las células de A son una especialización de las células de B, ella necesariamente tuvo que producir a B antes que a A. La ontogénesis, lo vemos otra vez, pauta y ordena los pasos de la filogénesis (Hall, 1992, p. 11; Amundson, 2005, p. 90).

De modo semejante, si descubrimos que en el desarrollo de los animales segmentados, el surgimiento y la separación de estos segmentos es anterior a su diferenciación morfológica y funcional, podremos concluir que la evolución primero produjo seres modulares, fragmentando o repitiendo una estructura preexistente, y luego comenzó a *trabajar* esos segmentos por separado. Y será el propio estudio del desarrollo el que nos permitirá saber si lo que hubo fue la fragmentación o la repetición de una estructura preexistente. La selección natural, claro, habrá de ser siempre el tribunal que juzgará la conveniencia y la oportunidad de cada una de esas innovaciones, pero ella no podrá alterar su secuencia. Y esto es muy importante para entender y reconstruir la senda efectivamente seguida por la evolución.

Todo esto, lo sé, puede resultar demasiado obvio; y hasta se podría sospechar que nada hay de nuevo en estas consideraciones. Lo que en cierto modo es verdad. Los evolucionistas del siglo XIX ya habían intentado aplicar el criterio embriológico para reconstruir el árbol de la vida. Darwin (1859, p. 439 ss.) así lo propuso y su propuesta fue tomada muy seriamente por Fritz Müller y Ernst Haeckel (cf. Hobfeld & Olsson, 2003, p. 287-90; Papavero, 2003, p. 39-43). Pero, por razones teóricas e históricas que aquí no cabe analizar, la embriología fue dejada de lado en esa gran refundación del darwinismo que conocemos como *nueva síntesis* (cf. Hamburger, 1980).

La disciplina piloto de esta síntesis fue, como ya dije, la genética de poblaciones, y esta disciplina puede ser entendida como el resultado de la convergencia entre la teoría de la selección natural y la genética morgamiana de la transmisión (cf. Amundson,

⁵ "Se llama *secuencial* a una sucesión de estadios en la que cada uno es necesario, en la que cada uno es, pues, resultado necesariamente del anterior (salvo el primero), y prepara el siguiente (salvo el último). En el campo de la embriogénesis de los metazoos así parece ser, puesto que los grandes estadios se vuelven a encontrar siempre y en un orden constante" (Piaget, 1969, p. 17).

2005, p. 26, 151). Un matrimonio feliz y proficuo en lo que respecta a la producción de resultados empíricos y a la clarificación de muchos problemas conceptuales del darwinismo; pero que se basa en la misma indiferencia para con los fenómenos del desarrollo que caracterizaban a la genética de Morgan (cf. Amundson, 2005, p. 139-40).

Indiferencia, por otro lado, bastante útil, porque permitía estudiar los fenómenos evolutivos sin aguardar por la siempre postergada clarificación de los procesos ontogenéticos. Éstos podían ser dejados en la misma *caja negra* en que Morgan los había puesto; y la evolución podía estudiarse considerando sólo el *in-put* genético y el *out-put* fenotípico que entraba y salía de esa caja misteriosa y todavía envuelta en brumas vitalistas. Los beneficios de esa *decisión metodológica* fueron muchos, pero también es cierto que, de ese modo, una parte importante de la biología evolucionaria del siglo XIX fue archivada y hasta proscripta. Y esa situación sólo comenzó a revertirse en los últimos veinte años con el surgimiento de una nueva *biología del desarrollo* pertrechada por los recursos conceptuales y experimentales de la *biología molecular*. Esos instrumentos permitieron abrir y explorar la *caja negra de Morgan* y; al mismo tiempo en que los procesos del desarrollo comenzaron a ser mejor comprendidos y analizados, también comenzaron a surgir algunos descubrimientos relevantes para la propia *biología evolucionaria*.

En el estudio de la ontogénesis, se comenzaron a encontrar algunas claves importantes para el estudio de la filogénesis.⁶ Nació así la *biología evolucionaria desenvolvimienta* y con ella se recuperaba una parte importante de la propia tradición darwiniana.⁷ Pero ese *retorno de la ontogenia* no podía dejar de ser problemático. La emergencia de la *evo-devo* implica una reformulación de la agenda darwiniana y hasta parece exigir una reformulación o una refundación de la *nueva síntesis*: algunos, sin muchos pruritos literarios, hablan incluso de una *nueva nueva-síntesis*. Las *constricciones ontogenéticas* se ofrecen ahora como una nueva fuerza evolutiva y sus defensores pretenden que ellas sean consideradas en el mismo plano que la selección natural. Es decir, como un factor sin el cual no se puede comprender, ni la dirección, ni la secuencia de los cambios evolutivos. Y no faltan los *extremistas maximalistas* que sugieren que la selección natural tendría que ser dejada en un segundo plano vista la importancia que podrían revertir esas coerciones ontogenéticas.

6 El gran pionero de esta *refocalización* de las relaciones entre ontogenia y filogenia es Stephen Jay Gould. Su obra *Ontogeny and phylogeny* (Gould, 1977) puede ser considerada como el *relanzamiento oficial* de la *biología evolucionaria desenvolvimienta* (cf. Ricqlès, 2005, p. 16).

7 Esto puede ser motivo de controversia historiográfica. Ron Amundson (2005, p. 105), por ejemplo, tiende a desestimar el valor que Darwin le confería a la embriología. Wallace Arthur (2004, p. 32), en cambio, prefiere considerar que este renovado interés de la biología evolucionaria por los procesos ontogenéticos es un retorno al espíritu original del darwinismo (Arthur, 2004, p. 192).

Pero, más allá de esta última cuestión, a mi entender sólo resoluble en el plano empírico y con el transcurso del tiempo, lo cierto es que la *evo-devo* está proponiendo un nuevo cuestionario para la *biología evolucionaria* (cf. Amundson, 2001, p. 325); y ahí es en donde reside su peculiaridad. Ahora ya no se trata de sólo preguntar por qué las frecuencias de ciertas variantes se alteraron o se preservaron. De lo que se trata es de saber por qué las variantes eran las que eran y no otras. La selección natural y las otras fuerzas evolutivas operan siempre sobre un menú limitado de alternativas y de lo que se trata es de saber cómo se configura y se altera ese menú que, forzosamente, empuja a la evolución en unas direcciones y no en otras. La variación posible de la información hereditaria puede ser isotrópica como Wallace (1891, p. 158) quería, pero, de hecho, la oferta de alternativas a ser seleccionadas ciertamente no lo es (cf. Arthur, 1997, p. 251; 2004, p. 90). Entre la variación genética y la selección natural parece estar operando otro filtro: aquél que discrimina entre alteraciones viables y alteraciones no viables de la ontogénesis. De lo que se trata es de comprender cómo es que ese filtro funciona (cf. Arthur, 1997, p. 218; 2004, p. 122); y de eso se están ocupando los investigadores que trabajan en *evo-devo*.

Pero, si lo que nos interesa es una caracterización epistemológica general de la naturaleza de esos filtros, creo que la propuesta que al respecto ha hecho Wallace Arthur me parece particularmente bien encaminada. Para caracterizar ese filtro al que acabamos de aludir, este autor nos propone volver al concepto de *selección interna* propuesto por Lancelot Law Whyte (1965) en la primera mitad de los años 1960 (cf. Arthur, 2000, p. 54; 2004, p. 121).⁸ Según Whyte (1965, p.7-8), la *selección interna o desenvolvimienta* podría definirse de dos formas complementarias: una sería como “selección interna de mutantes a nivel molecular, cromosómico y celular en función de su compatibilidad con la coordinación interna de un organismo”, y la otra sería como “restricción de las direcciones hipotéticamente posibles del cambio evolutivo por factores organizacionales internos”. En el primer caso, me atrevo decir, la *selección desenvolvimienta* parece tomada como una *causa próxima* que actúa en los procesos ontogénicos individua-

⁸ Arthur no menciona el hecho de que la obra de Whyte también había sido citada por Arthur Koestler (1969, p. 163) para aludir al mismo asunto que hoy está en discusión: el de las coerciones ontogénicas que limitan la oferta de variaciones sobre la que después actuaría la selección darwiniana. Tal vez sea porque Koestler no es un autor en cuya compañía los biólogos profesionales gusten de ser sorprendidos. Y a este respecto no deja de ser interesante que Koestler (1969, p. 17, 144) haya trazado la misma analogía entre *darwinismo ortodoxo* y *conductismo* que ahora es propuesta por Ron Amundson (1998, p. 113; 2006, p. 10). Para ambos autores, el conflicto entre el *darwinismo ortodoxo* y la *evo-devo* es análogo al que existe entre una *explicación conductista* y una *explicación cognitivista* del comportamiento animal. Darwinistas ortodoxos y conductistas estarían pasando por alto la existencia de filtros o controles internos que limitarían y ordenarían el abanico de variaciones, fenotípicas o comportamentales, que después deberían ser seleccionadas o reforzadas.

les abortando o revirtiendo modificaciones inviables; en el segundo caso, ella parece considerada como una *causa remota* que actuaría sobre la evolución filética.

Así, del mismo modo en que la selección natural darwiniana puede ser considerada como el efecto transgeneracional de ciertos factores ecológicos que actúan sobre una población, la *selección desenvolvimental*, en cuanto que fuerza evolutiva, puede ser considerada como el efecto filogenético de factores organizacionales que actúan sobre los procesos ontogenéticos. Pero, más allá de la conceptualización precisa que finalmente pueda hacerse del *estatuto causal* de esas *constricciones ontogenéticas* que limitan o sesgan la oferta de variaciones, creo que la importancia epistemológica inmediata del surgimiento de la *evo-devo* radica en el hecho de que esas nuevas preguntas que ella nos lleva a plantear parecen estar poniendo en acto un nuevo *ideal de orden natural*.

5 LOS LÍMITES DE LO POSIBLE

Quien sigue el cuestionario de la *evo-devo* ya no quiera saber cuáles son las fuerzas que puján por alterar la permanencia de la forma ancestral. Su pregunta típica no es: *¿por qué el cambio y no más bien la constancia de la forma?*; su pregunta típica parece ser esta: *¿por qué éstas y no más bien otras alternativas de cambio?* El darwinista clásico se sorprende por la variedad de las formas; y la *evo-devo* nos llama la atención sobre aquello que, a cada etapa del proceso evolutivo, parece restringir esa variedad. *No todo es posible*, parece constatar el teórico de la *evo-devo* y nos llama a preguntarnos *por qué* (cf. Sterelny & Griffiths, 1999, p. 232); y, en este sentido preciso y limitado, su programa y sus objetivos guardan cierta analogía con los de la *anatómica comparada* cuvieriana.⁹

⁹ Sé que cuando propongo esta analogía estoy yendo en la contramano de lo que usualmente se hace. Lo común es aproximar el punto de vista de la *evo-devo* con las tesis de Etienne Geoffroy Saint-Hilaire y considerar a Cuvier como una suerte de adaptacionista pre-darwiniano (por ejemplo, Amundson, 2001, p. 307-8). Creo, sin embargo, que se trata de un error: las visiones de Geoffroy pueden tener algo que ver con la moderna *evo-devo*; pero Cuvier no tenía nada de adaptacionista. Lo que a él le interesaban eran las leyes que presidían la organización de los seres vivos; sólo que el pensaba esa organización a la manera de un fisiólogo: la consideraba como *modo de funcionamiento* y no como *modo de constitución*. Y fue ese el origen de su desavenencia con Geoffroy: éste pensaba a la organización como un embriólogo y, por eso, se preocupaba por los procesos involucrados en la constitución de las formas vivas. Pero, pese a no pensar como un embriólogo, Cuvier también estaba interesado en elucidar las leyes que nos permitirían discriminar entre modos posibles e imposibles de organización; y es ahí en donde yo baso mi analogía entre su perspectiva y la actual perspectiva de la *evo-devo*. He analizado las desavenencias entre Geoffroy y Cuvier en Caponi (2006) y discutí las diferencias del punto de vista de Cuvier con el del adaptacionismo darwiniano en Caponi (2004b, 2004c). Sólo Wallace Arthur parece haber reconocido alguna solidaridad entre la perspectiva de Cuvier y la actual *evo-devo*: aunque de un modo oblicuo, (cf. Arthur, 2000, p. 55) percibe la relación que podría existir entre la *selec-*

Cuvier, como observó muy bien Jordi Agustí, tenía “una visión arquitectural del ser vivo”; y su primera constatación fue “la existencia de arquitecturas prohibidas, es decir, combinaciones concebibles que, sin embargo, están excluidas: los vertebrados con dos cuernos tienen pezuñas hendidas y los carnívoros con grandes colmillos están dotados de garras, pero nadie ha visto nunca un toro con grandes colmillos o un león con pezuñas” (Agustí, 1994, p. 32; 2003, p. 54). Nuestra imaginación puede, en efecto, figurarse un monstruoso carnívoro que, a sus colmillos, agregue cuernos y pesuñas. La naturaleza, sin embargo, no puede generarlo: un ser semejante no es posible en la medida en que su constitución repugna a ciertos principios fundamentales que establecen el dominio de los seres posibles; y es objetivo de la anatomía comparada el poder conocer esas leyes de correspondencia entre órganos que, al mismo tiempo, definirán el universo de los seres posibles y nos explicarán porque es que ciertas combinaciones de órganos no se realizan nunca en la naturaleza.

Pero, al mismo tiempo y aunque no sea de una manera explícita, Cuvier, tal como Coleman sugiere, parece creer que, dados los límites establecidos por el *principio de la correlación de las partes*, “todo lo que puede existir efectivamente existe, y todo lo que no existe no puede existir” (1964, p. 17). Así, “conforme nos alejamos de los órganos principales, aproximándonos de aquellos que lo son en menor grado”, nos dice Cuvier (1805, p. 58), las variaciones morfológicas se multiplican; y “una vez que llegamos a la superficie, precisamente allí donde la naturaleza de las cosas quiso que fuesen colocadas las partes menos esenciales y cuya lesión es la menos peligrosa”, la gama de variaciones efectivas llega a parecer inagotable; y “no es preciso en este caso que una forma, que una disposición cualquiera sea necesaria, a menudo hasta parece que para que la misma se realice no es preciso siquiera que ella sea útil: basta que ella sea posible, es decir, que no destruya el acuerdo del conjunto” (Cuvier, 1805, p. 58). “Sin apartarse jamás del pequeño número de combinaciones posibles entre las modificaciones esenciales de los órganos importantes”, la naturaleza, nos dice Cuvier (1805, p. 58), “parece deleitarse al infinito en todas las partes accesorias”.

Cuvier (1805 p. 59; 1817, p. xx), como sabemos, rechazó e impugnó explícitamente la idea de una *serie* o *escala de los seres* en donde los animales, y los seres vivos en general, pudiesen ser ordenados de lo inferior a lo superior (cf. Daudin, 1927, p. 254; Coleman, 1964, p. 147; Foucault, 1968, p. 269; Balan, 1979, p. 76). Pero, pese a rechazar ese desdoblamiento zoológico de la idea de *scala naturae*, Cuvier aceptaba aún aquello

ción interna a la Whyte y el *principio de la correlación de las partes* de Cuvier. Lo que, por otro lado, sería lo mismo que decir que existe una estrecha relación entre el concepto de *condiciones coordinativas* propuesto por Whyte (1965, p. 7) y el *principio de las condiciones de existencia* conforme Cuvier, y no Darwin, lo entendía.

que Lovejoy (1936, p. 52) llamó *principio de plenitud*: el presupuesto, la confianza o el temor secreto de que “todo lo que pudiera existir, y cuya existencia no contradijera la existencia de alguna otra cosa, existía” (Smith, 1977, p. 322). Como Leibniz (*apud* Russell, 1973, p. 367), él también hubiera podido decir que “*todo posible exige existir* y, por tanto, existirá a no ser que algo lo impida”; y ese axioma definiría muy bien el *ideal de orden natural* de su programa de investigación. Pero un *ideal de orden natural*, recordemos, no describe un hecho: él define el horizonte sobre el cual, por contraste, los hechos se muestran; y es en ese nivel en donde debemos situar la adhesión de Cuvier al *principio de plenitud*.

Buffon (1986 [1749], p. 17) había dicho que el número y la variedad de las producciones naturales hacia pensar que “todo lo que puede ser, es” (cf. Roger, 1989, p. 378); y Cuvier no cuestionaba esa presunción. Pero, si para Buffon esa afirmación era sólo un punto de llegada, una conclusión a la que nos conducía la abrumadora riqueza y la aparentemente inagotable variedad de los seres vivos, para Cuvier, ella era solo un punto de partida: señalaba el problema fundamental de la historia natural. Flourens, discípulo de Cuvier, explica muy bien esta diferencia entre ambos naturalistas: “Buffon se engaña. Sin duda, *todo lo que puede ser, es*; ¿pero es que todo puede ser? Evidentemente, no. Todas las combinaciones no son posibles; ciertos órganos se reclaman, otros se excluyen; un estomago de carnívoro excluye necesariamente dientes de herbívoro etc.; y si todas las combinaciones de órganos no son posibles, tampoco son posibles todos los seres” (Flourens, 1850, p. 41). Es decir, en el plexo de todos los seres posibles “hay interrupciones, lagunas, discontinuidades obligadas” (1850, p. 41) que se derivan del *principio de la correlación de las partes* y que debemos explicar a partir de las leyes de la anatomía comparada.

En el programa de Cuvier, la variedad y la multiplicidad de las formas son dadas como algo obvio, como aquello que no necesita de explicación, como lo de por sí esperable. Por eso, pese a su reconocimiento de que la naturaleza es pródiga en formas y combinaciones (cf. Russell, 1916, p. 38), Cuvier, como también Russell lo apunta, “no tenía una teoría sobre la variedad de formas” (1916, p. 39) y no la tenía porque simplemente no era ese el objetivo cognitivo de su programa: la variedad de lo viviente, la exuberancia de las formas, no era algo que para él representase un problema y que, por eso, requiriese mayor explicación: ¿si no hay razones para que algo no exista, por qué no habría de existir? Análogamente a lo que acontece con el movimiento rectilíneo y uniforme en la física clásica, en el pensamiento de Cuvier, la riqueza de la naturaleza no necesita ser explicada.

Lo que, sin embargo, debe ser explicado es el desvío, o las excepciones, de ese orden natural ideal que es la realización de todo lo posible. Como acontecía con la salida del movimiento rectilíneo y uniforme en el caso de la física clásica, en el caso de la

historia natural cuvieriana, lo que habrá de ser explicado es la existencia de hiatos o lagunas en el plexo de los seres existentes. Hiatos y lagunas que nos hablan de aparentes posibilidades que no fueron realizadas. Siendo las constricciones formales derivadas del *principio de la correlación de las partes*, las claves que nos explicarían la existencia de esos intervalos que menoscaban la plenitud del mundo de los seres vivos (cf. Coleman, 1964, p. 171-2), era el estudio de las leyes de la organización o de la economía animal lo que nos revelaría su razón de ser. Hay cosas que no pueden ser y debemos saber qué es aquello que se lo impide. Hay menos cosas entre el cielo y el infierno que aquellas que nuestra imaginación puede concebir y son las leyes de la correlación de las partes las que nos permitirán explicar esa distancia entre la plenitud esperada y la no tan vasta variedad encontrada. El sueño de la razón, podría haber dicho Cuvier, produce monstruos que se desvanecen cuando se los ilumina con la anatomía comparada.

6 EL IDEAL DE ORDEN NATURAL DE LA *evo-devo*

Pero, si a Cuvier le importaba entender por qué no era posible un carnívoro con cuernos, a los teóricos de la *evo-devo* les interesa saber por qué no hay vertebrados exápodos (cf. Sterelny & Griffiths, 1999, p. 232; Arthur, 2004, p. 9); y mientras Cuvier quería explicar esas limitaciones en base a leyes de la correlación de los órganos que definirían el universo de las organizaciones fisiológicas posibles, los teóricos de la *evo-devo* las quieren explicar en base a constricciones ontogenéticas que limitarían el universo de las innovaciones evolutivas que pueden ocurrir en un momento dado de la historia evolutiva de un taxón. Por otro lado, y del mismo modo en que Cuvier estaba interesado en mostrar que esas limitaciones también permitían entender el tipo de organización de las formas efectivamente presentes en la naturaleza, a los teóricos de la *evo-devo* les interesa mostrar cómo el árbol de la vida puede generarse dentro de ese conjunto de restricciones que las constricciones ontogenéticas le imponen a la filogenia. De ahí deriva el interés que para ellos revisten las grandes *invenciones evolutivas*.

El surgimiento de nuevos y diferentes planes corporales, como el de los artrópodos o vertebrados, el surgimiento de seres modulares o segmentados, o la aparición de vertebrados dotados de uno o dos pares de miembros, son cosas que sorprenden y piden por explicación porque son proyectadas sobre un conjunto de constricciones que se supone deben ser sorteadas o *dribladas*, pero nunca anuladas (cf. Love, 2003, p. 311, 323). En este caso, es cierto, la pregunta ya no es *¿por qué no todo es posible?*; sino *¿cómo fue que esto fue posible?* Pero esta segunda pregunta sólo se plantea porque ya se ha asumido que esas invenciones surgen sobre un horizonte previo de constricciones y limitaciones que deben ser superadas.

Si algo ocurre, se dirá, es porque es posible; y para comprender esa posibilidad, hay que mostrar cómo es que ella se encaja en ese universo de restricciones que se suponen limitan el universo de lo posible. Para que la posibilidad de algo se presente como un hecho problemático que requiere explicación, esa posibilidad tiene que ser considerada bajo la presunción de que *no todo es posible*. Si el universo de las formas posibles no fuese percibido como limitado, la pregunta por la posibilidad de las invenciones evolutivas no tendría mayor importancia. Ellas serían percibidas y explicadas sólo a la manera del darwinismo ortodoxo, es decir, como meros alejamientos del tipo ancestral exigidos por los avatares de la selección natural. La pregunta no sería entonces *¿cómo fue ese cambio posible?*; sino que sería *¿por qué es que ese cambio, ese alejamiento de la forma ancestral, fue necesario o conveniente?*

Pero, por su parte, la idea de que *no todo es posible* sólo tiene sentido si el universo de lo actual, el repertorio de las formas realmente existentes, es pensado como un recorte de un universo más vasto de alternativas concebibles, algunas de las cuales son realizables y otras no. Es decir, esas restricciones que hacen tan interesantes a las grandes innovaciones evolutivas sólo pueden entrar en consideración, sólo pueden ser constatadas, en la medida en que ellas contradicen la presunción de un mundo pleno de formas. Sin esta presunción las limitaciones de lo posible evolutivo no serían percibidas como tales; y si ellas no fuesen percibidas, las grandes invenciones evolutivas no revestirían mayor interés. Éstas sólo serían consideradas como respuestas a presiones selectivas y nunca seríamos llevados a preguntarnos por *cómo* pudieron ser ontogénicamente posibles.

Es claro, además, que esas invenciones también resultan interesantes porque nos enseñan algo sobre esas mismas constricciones a las que ellas deben ajustarse. Del mismo modo en que, para Cuvier, cada especie biológica particular constituye un teorema que confirma y permite entender las leyes de la anatomía comparada, para los teóricos de la *evo-devo*, cada innovación evolutiva supone, y pone en evidencia, las constricciones ontogénicas que pautan el curso de la evolución; y así ellas también nos permiten explicar por qué *no todo es posible*. Ellas, para decirlo de otro modo, son como experimentos naturales que nos permiten entender por qué la oferta de variaciones y de alternativas sobre la cual habrá de trabajar la selección natural es menos amplia de lo que hubiésemos pensado. Esas innovaciones, en suma, pueden ser la mejor clave para responder el enigma fundamental de la *evo-devo*: *¿por qué no todo es posible?* Un enigma que sólo tiene sentido en el marco de un contraste entre la plenitud presumida y la relativa pobreza de formas que exhibe lo real.

Los teóricos de la *evo-devo*, se suele decir, están más interesados en la *unidad de tipo* que en la variedad de las formas (cf. Azkonobieta, 2005, p. 130-2); pero, del mismo modo en que esa variedad se torna interesante cuando es proyectada sobre un *ideal*

de orden natural que hacía esperable la preservación de la forma ancestral, la *unidad de tipo* sólo puede sorprendernos en la medida en que ella contradice o defrauda la expectativa de un mundo pleno de formas alternativas. Por eso es que puede decirse que la *evo-devo* obedece a un *ideal de orden natural* diferente de aquél que guía las indagaciones del darwinismo ortodoxo. Éste presume la permanencia de la forma ancestral como siendo aquello que no precisa explicación; y quiere explicar los desvíos y alejamientos de ella, producidos por la evolución. La *evo-devo*, en cambio, presume la variedad de las formas como aquello que no precisa explicación: ¿si algo es posible por qué la evolución no lo produciría? Al fin y al cabo, dirán ellos, las condiciones en las que los seres vivos desarrollan sus existencias y las exigencias a las que están sometidos son tan variadas y perentorias, que nada tiene de asombroso que la vida tienda a agotar todas las posibilidades que contribuyan a enfrentar esos desafíos.

Desde esa perspectiva, lo sorprendente, lo que requiere explicación, es el hecho de, pese a todo, pese a la pluralidad y lo despiadado de esas exigencias, esa variedad de formas continua siendo una variedad restringida (cf. Azkonobieta, 2005, p. 153). La necesidad, se dice, tiene cara de hereje y, estando gobernada por el imperativo de la escasez, la evolución parece haber ensayado todas las herejías morfológicas que podrían servir para enfrentar esa escasez. Pero, por atrás de esa variedad de formas que tanto llama la atención del darwinismo ortodoxo, los teóricos de la *evo-devo* gustan de apuntar y resaltar ciertas constantes y redundancias: las herejías morfológicas parecen respetar ciertas reglas, temas o padrones fundamentales; y hay alternativas de cambio que nunca son ensayadas o exploradas. Además, los planes corporales, los grandes *bauplanes*, tienden a permanecer: sus grandes alteraciones son pocas y, a su vez, muy estables (cf. Hall, 1992, p. 75-81; Arthur, 1997, p. 48-50). Esos, dirán los teóricos de la *evo-devo*, son los verdaderos enigmas de la evolución (cf. Azkonobieta, 2005, p. 153). Es decir, para ellos, lo que requiere explicación es precisamente aquello que el darwinismo ortodoxo supone como *ideal de orden natural* y esto no puede dejar de producir un serio conflicto entre ambas perspectivas o programas.

7 AGENDAS DIVERGENTES

El conflicto, sin embargo, no debe ser pensado bajo la forma de la contradicción (cf. Amundson, 2001, p. 306). Los *ideales de orden natural* a los que obedecen una y otra perspectiva promueven intereses divergentes y ponen en foco cuestiones de naturaleza disímil, pero ellos no son teorías en conflicto. Los *ideales de orden natural* no afirman nada sobre la realidad: ellos definen la naturaleza de los problemas que nuestras teorías deben plantearse y deben intentar resolver. Cada uno de ellos nos pone ante un

orden diferente de hechos para los cuales se reclama explicación; y esto se ve muy bien en el caso que nos ocupa: el *ideal de orden natural* al que obedece el darwinismo ortodoxo nos llama la atención sobre la permanente divergencia de las formas; el de la *evo-devo* lo hace sobre las limitaciones y pautas a las que esa divergencia parece ajustarse.

Uno nos llama a preguntarnos por la causa del cambio y de las diferencias; el otro por aquello que posibilita y, al mismo tiempo, restringe el margen dentro del cual ese cambio y esas diferencias pueden producirse (cf. Amundson, 2001, p. 324; Azkono-bieta, 2005, p. 130). Así, buscando las causas del cambio y la razón de ser de las diferencias, el darwinismo ortodoxo es llevado a privilegiar el estudio de aquello que Darwin entendía por *condiciones de existencia*: las condiciones de vida a las que están sometidos los vivientes y que generalmente exigen o premian esas modificaciones. Los teóricos de la *evo-devo*, en cambio, privilegian el estudio de la *unidad de tipo* (cf. Amundson, 2001, p. 317); y procuran explicarla apelando a esas coerciones organizacionales que parecen restringir las posibilidades del cambio morfológico (cf. Arthur, 1997, p. 48). Uno pone en el foco de la discusión lo que el otro considera como secundario o exterior al fenómeno que se quiere estudiar; y es ahí donde surge el conflicto: las agendas de la *evo-devo* y del darwinismo ortodoxo no son incompatibles, pero tampoco son convergentes. Cada una de ellas destaca y prioriza problemas que la otra desestima o considera secundarios (cf. Amundson, 2001, p. 324; Gould, 2002, p. 1032).

Por eso, aunque ambas agendas puedan desarrollarse paralelamente y sus respectivos resultados puedan finalmente complementarse en la construcción de un cuadro más amplio y comprensivo de los procesos evolutivos, lo cierto es que la emergencia de la *evo-devo* está promoviendo un cambio importante en lo que Oscar Nudler (2004) llamaría *el espacio controversial de la biología evolucionaria*: le guste o les guste a los defensores del darwinismo ortodoxo, el foco de la discusión se ha desplazado. Tal vez el estudio de los factores ontogenéticos acabe mostrándose menos relevante o iluminador de lo que los teóricos de la *evo-devo* piensan, o tal vez las *constricciones ontogenéticas* acaben desplazando a la selección natural como principal fuerza evolutiva; pero, sea cuál sea el desenlace del conflicto en curso, lo cierto es que su mero planteamiento y su eventual resolución ya suponen una situación teórica y epistemológicamente novedosa: el eje sobre el cual gira el *espacio controversial* de la *biología evolucionaria* ya se ha desplazado. Las nuevas preguntas ya están ahí y ahora habrá que responderlas.

Resta, con todo, un problema para el cual no visualizo una solución: ¿puede un espacio disciplinar girar en torno de dos *ideales de orden natural* o uno de ellos tiene que ser considerado como prevaeciente sobre el otro? ¿Podría ocurrir que la indagación por aquello que explica la *unidad de tipo* acabe siendo considerada como más fundamental que la indagación por aquello que explica la diferenciación de las formas? Si así fuere, estaríamos ante un cambio conceptual verdaderamente radical y

merecedor de ser caracterizado como *revolucionario*. Pero los filósofos de la ciencia no somos profetas: *el búho de Minerva levanta vuelo al atardecer*; y, para evaluar el alcance posible de la transformación en curso, debemos esperar que la propia ciencia haga su trabajo. ☉

Gustavo CAPONI

Profesor Adjunto del Departamento de Filosofía,
Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil.
gustavocaponi@newsite.com.br

ABSTRACT

In this work I will try to show that Stephen Toulmin's notion of an *ideal of natural order* could be very useful to characterize the clash between the orthodox Neo-Darwinism and the *evolutionary developmental biology*, or *evo-devo*, that today seems to affect the very foundations of the *new synthesis*. The works in *evo-devo*, I will say, lead to re-examine the relation between *ontogeny* and *phylogeny* in a way that supposes a *displacement* of which I will characterize as the classic Darwinism's *ideal of natural order*. Thus, after trying to identify this last *ideal of natural order*, I will try to identify the *alternative ideal of natural order* to which the present researches in *evo-devo* would obey.

KEYWORDS • Evolutionary developmental biology. *Evo-devo*. Ideal of natural order. Neo-Darwinism. Toulmin.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUSTI, J. *La evolución y sus metáforas*. Barcelona: Tusquets, 1994.
_____. *Fósiles, genes y teorías*. Barcelona: Tusquets, 2003.
AMUNDSON, R. Two concepts of "constraint": adaptationism and the challenge from developmental biology. In: HULL, D. & RUSE, M. (Ed.). *The philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 1998. p. 93-116.
_____. Adaptation and development: on the lack of a common ground. In: ORZACK, S. & SOBER, E. (Ed.). *Adaptationism and optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. p. 303-34.
_____. *The changing role of the embryo in evolutionary thought*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
_____. *Evo-devo as cognitive psychology*. *Biological Theory*, 1, 1, p. 10-1, 2006.
ARTHUR, W. *The origin of animal body plans*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
_____. The concept of *developmental reprogramming* and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms. *Evolution & Development*, 2, 1, p. 49-57, 2000.
_____. The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature*, 415, p. 757-64, 2002.
_____. *Biased embryos and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.

- AZKONBIETA, T. *Evolución, desarrollo y (auto) organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo*. San Sebastián, 2005. Tesis (Doctorado en Filosofía). Universidad del País Vasco.
- BALAN, B. *L'ordre et le temps*. Paris: Vrin, 1979.
- BUFFON, G. *De la manière d'étudier et de traiter l'histoire naturelle*. Paris: Société des Amis de la Bibliothèque Nationale, 1986 [1749].
- CAPONI, G. La navaja de Darwin. *Ludus Vitales*, 12, 22, p. 9-38, 2004a.
- _____. Georges Cuvier: ¿un nombre olvidado en la historia de la fisiología? *Asclepio*, 56, 1, p. 169-207, 2004b.
- _____. Los objetivos cognitivos de la paleontología cuvieriana. *Principia*, 8, 2, p. 233-58, 2004c.
- _____. O principio de Hardy-Weinberg como ideal de ordem natural da Biologia Evolutiva. In: REGNER, A. & ROHDEN, L. (Ed.). *A filosofia e a ciência redesenham horizontes*. São Leopoldo: Unisinos, 2005. p. 225-35.
- _____. El concepto de organización en la polémica de los análogos. *Revista da Sociedade Brasileira de História da Ciência*, 4, 1, p. 34-54, 2006.
- COLEMAN, W. *Georges Cuvier: zoologist*. Cambridge: Harvard University Press, 1964.
- CUVIER, G. *Leçons d'anatomie comparée*. Paris: Baudouin, 1805.
- _____. *Le règne animal*. Paris: Deterville, 1817.
- DARWIN, C. *On the origin of species*. London: Murray, 1859.
- DAUDIN, H. *Cuvier et Lamarck: les classes zoologiques et l'idée de série animale*. Paris: F. Alcan, 1927. v. 2.
- DAVID, P. & SAMADI, S. *La théorie de l'évolution: une logique pour la biologie*. Paris: Flammarion, 2000.
- DENNETT, D. With a little help from my friends. In: ROSS, D.; BROOK, A. & THOMPSON, D. (Ed.). *Dennett's philosophy*. Cambridge: MIT Press, 2000. p. 327-88.
- DOBZHANSKY, T. & AYALA F. et al. *Evolución*. Barcelona: Omega, 1980.
- DOMINGUES, H.; ROMERO SÁ, M. & GLICK, T. (Ed.). *A recepção do darwinismo no Brasil*. Rio de Janeiro: Fiocruz, 2003.
- DODSON, E. *Evolución: proceso y resultado*. Barcelona: Omega, 1963.
- FLOURENS, P. *Histoire des travaux et des idées de Buffon*. Paris: Hachette, 1850.
- FOUCAULT, M. *Las palabras y las cosas*. México: Siglo XXI, 1968.
- GAYON, J. *Darwin et l'après-Darwin*. Paris: Kimé, 1992.
- GOULD, S. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge: Harvard University Press, 1977.
- _____. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Harvard University Press, 2002.
- HALDANE, J. *Mundos posibles*. Barcelona: Janés Editor, 1947.
- HALL, B. *Evolutionary developmental biology*. London: Chapman & Hall, 1992.
- HALL, B. & OLSON, W. (Ed.). *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology*. Cambridge: Harvard University Press, 2003.
- HAMBURGER, V. Embryology and the modern synthesis in evolutionary theory. In: MAYR, E. & PROVINE, W. (Ed.). *The evolutionary synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 1980. p. 97-111.
- HEIDEGGER, M. *La pregunta por la cosa*. Buenos Aires: Orbis, 1975.
- HOBFELD, U. & OLSSON, L. The road from Haeckel: the Jena tradition in evolutionary morphology and the origins of evo-devo. *Biology & Philosophy*, 18, 2, p. 285-307, 2003.
- HULL, D. & RUSE, M. (Ed.). *The philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 1998.
- KANT, I. *Principios metafísicos de la ciencia de la naturaleza*. Madrid: Alianza, 1989 [1786].
- KOESTLER, A. *Ofantasma da máquina*. Rio de Janeiro: Zahar, 1969.
- KOYRÉ, A. Galileo y la revolución científica del siglo XVII In: _____. *Estudios de historia del pensamiento científico*. Madrid: Siglo XXI, 1977. p. 180-95.
- LEWONTIN, R. *The triple helix: gene, organism, and environment*. Cambridge: Harvard University Press, 2000a.
- _____. *Genes, organismos, y ambiente: las relaciones de causa y efecto en biología*. Barcelona: Gedisa, 2000b.

- LOVE, A. Evolutionary morphology, innovation, and the synthesis of evolutionary developmental biology. *Biology & Philosophy*, 18, 2, p. 309-45, 2003.
- LOVEJOY, A. *The great chain of being*. Cambridge: Harvard University Press, 1936.
- MAYNARD-SMITH, J. et al. Developmental constraints and evolution. *The Quarterly Review of Biology*, 60, 3, p. 265-87, 1985.
- MAYR, E. Typological versus population thinking. In: _____. *Evolution and the diversity of life*. Cambridge: Harvard University Press, 1976. p. 26-9.
- _____. La evolución. *Los libros de investigación y ciencia*. Barcelona: Scientific American, 1979. p. 1-12.
- MAYR, E. & PROVINE, W. (Ed.). *The evolutionary synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 1980.
- NUDLER, O. Hacia un modelo de cambio conceptual: espacios controversiales y refocalización. *Revista de Filosofía*, 29, 2, p. 7-19, 2004.
- ORZACK, S. & SOBER, E. (Ed.). *Adaptationism and optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- PAPAVERO, N. Fritz Müller e a comprovação da teoria de Darwin. In: DOMINGUES, H.; ROMERO SÁ, M. & GLICK, T. (Ed.). *A recepção do darwinismo no Brasil*. Rio de Janeiro: Fiocruz, 2003. p. 29-44.
- PIAGET, J. *Biología y conocimiento*. Madrid: Siglo XXI, 1969.
- RAFF, R. Evo-devo: the evolution of a new discipline. *Nature Reviews Genetics*, 1, p. 74-9, 2000.
- REGNER, A. & ROHDEN, L. (Ed.). *A filosofia e a ciência redesenham horizontes*. São Leopoldo: Unisinos, 2005.
- RICQLÈS, A. L'évolution selon Gould. *Les Dossiers de La Recherche*, 19, p. 14-21, 2005. (L'Histoire de la Vie).
- ROGER, J. *Buffon*. Paris: Fayard, 1989.
- ROSS, D.; BROOK, A. & THOMPSON, D. (Ed.). *Dennett's philosophy*. Cambridge: MIT Press, 2000.
- RUSE, M. *La filosofía de la biología*. Madrid: Alianza, 1979.
- _____. *Sociobiología*. Madrid: Cátedra, 1989.
- RUSSELL, B. *Exposición crítica de la filosofía de Leibniz*. Madrid: Aguilar, 1973.
- RUSSELL, E. S. *Form and function*. London: Murray, 1916.
- SCHWENK, K. & WAGNER, G. Constraint. In: HALL, B. & OLSON, W. (Ed.). *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology*. Cambridge: Harvard University Press, 2003. p. 52-60.
- SMITH, C. *El problema de la vida: ensayo sobre los orígenes del pensamiento biológico*. Madrid: Alianza, 1977.
- SOBER, E. *The nature of selection*. Chicago: The Chicago University Press, 1984.
- STERELNY, K. & GRIFFITHS, P. *Sex and death*. Chicago: The Chicago University Press, 1999.
- TOULMIN, S. *Foresight and understanding*. Indianapolis: Indiana University Press, 1961.
- WALLACE, A. R. Creation by law. In: _____. *Natural selection and tropical nature*. London: Macmillan, 1891. p. 141-66.
- _____. Sobre a tendência das variedades a afastarem-se indefinidamente do tipo original. Tradução M. R. Horta, *Scientiae Studia*, 1, 2, p. 231-43, 2003.
- WILKINS, A. *The evolution of developmental pathway*. Sunderland: Sinauer, 2002.
- WHYTE, L. L. *Internal factors in evolution*. New York: Braziller, 1965.

