
LA VUELTA DE LAS POTENCIAS EN BIOLOGÍA EVOLUCIONISTA: HACIA UNA ONTOLOGÍA DE LO POSIBLE

LAURA NUÑO DE LA ROSA

ABSTRACT. THE RETURN OF POTENCIES IN EVOLUTIONARY BIOLOGY: TOWARDS AN ONTOLOGY OF WHAT IS POSSIBLE

Whereas the Modern Synthesis view of evolution has been grounded on the theoretical pillars of molecular chance and historical contingency, the randomness of evolutionary change has been challenged from a phenomenological and an explanatory perspective. The investigation of the tempo and mode of evolution has entailed an increasing interest in the directionality of evolutionary change and the logics of morphospace. From a causal perspective, evo-devo has brought to evolutionary biology many dispositional terms that highlight the 'inherency' (vs. the Darwinian contingency) of evolution. In this paper, I explore how the introduction of dispositions into the causal structure of evolutionary biology has lead evo-devo practitioners to confront the ontology of chance and contingency underlying the inherited view of evolution, and begin to articulate a dispositional theory of evolutionary change. Firstly, I analyze how the dialectics between the actual and the possible underlies many theoretical tensions between the population and developmental approaches to evolution. In this context, I distinguish two notions of the possible associated to different epistemological goals in evo-devo: the morphologically possible (variability) and the functionally possible (evolvability). Secondly, I explore how the introduction of the possible transforms the relationship between chance, determinism and contingency in evolutionary theory.

KEY WORDS. Evolutionary biology, evo-devo, evolutionary novelty, developmental constraints, variability, evolvability, modularity, dispositions.

Evolution is not only a statistical genetical problem but also
one of the developmental potentialities of the organism.
Goldschmidt, Hannah & Piternick, 1951.

1. INTRODUCCIÓN

En 1978 Ernst Mayr anunciaba ante el gran público la defunción definitiva del finalismo en la biología evolutiva. Las disciplinas convergentes en la teoría sintética —afirmaba— habían refutado cualquier atisbo de direccionalidad en el cambio evolutivo tanto desde una perspectiva fenoménica

IAS-Research Institute, Donostia-San Sebastián, España. / lauranrg@gmail.com

como causal. Desde una perspectiva fenoménica, la paleontología confirmaba la ausencia de tendencias evolutivas en el registro fósil; desde un punto de vista causal, la biología molecular demostraba que la variación genética sólo podía ser aleatoria (Mayr, 1978). En la visión sintética de la evolución, el azar molecular y las necesidades adaptativas se postulan como las únicas fuerzas rectoras de los procesos evolutivos. Jacques Monod resumía magistralmente el gran 'dogma' de la teoría evolucionista moderna en su célebre obra *El azar y la necesidad*:

... sólo el azar está en el origen de toda novedad, de toda creación en la biosfera. El puro azar, el único azar, libertad absoluta pero ciega, en la raíz misma del prodigioso edificio de la evolución: esta noción central de la biología moderna no es ya hoy en día una hipótesis, entre otras posibles o al menos concebibles. Es la sola concebible, como única compatible con los hechos de observación y experiencia. Y nada permite suponer (o esperar) que nuestras concepciones sobre este punto deberán o incluso podrán ser revisadas (Monod, 1986, 125-126).

El radical compromiso con la absoluta aleatoriedad de la variación que nutre los procesos evolutivos descartaba la investigación de lo posible como objeto de investigación legítimo de la teoría evolucionista. Puesto que toda forma se concibe, en principio, como posible, sólo los patrones actuales (aquellos que, de hecho, han sucedido a lo largo de la historia evolutiva) constituyen los interrogantes a los que la biología evolucionista ha de responder. Sin embargo, desde finales de los setenta, las distintas aproximaciones disciplinarias que acabarían convergiendo en la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo) comenzaron a cuestionar la aleatoriedad del cambio evolutivo, tanto desde una perspectiva descriptiva como explicativa. Por un lado, las disciplinas morfológicas comenzaron a subrayar que muchos patrones estructurales no eran los esperados por el modelo sintético: los cambios rápidos de forma en el registro fósil, los rasgos no adaptativos, las homologías y los planes corporales, las novedades evolutivas... se revelaban fenómenos irreducibles e inexplicables en el marco explicativo del neodarwinismo (Müller, 2006). Al contrario, la 'lógica del morfoespacio' exigía atender a la lógica causal de los sistemas de desarrollo, muy alejada del puro azar asociado a la variación molecular. En este sentido, desde una perspectiva explicativa, la evo-devo se ha poblado de términos disposicionales que, al incorporar principios generativos ausentes en el marco sintético, subrayan, frente a la contingencia darwinista, la 'inherencia' de la evolución, es decir, "la tendencia hacia la organización y el cambio en determinadas rutas" (Newmann y Müller, 2006). En concreto, en los últimos años ha tenido lugar una explosión en el interés por la 'variabilidad' y la 'evolucionabilidad' de los sistemas ontogenéticos, cuestiones que cada vez más autores reivindican como los

programas de investigación centrales en evo-devo (von Dassow y Munro, 1999; Pigliucci y Müller, 2010; Pigliucci, 2008).

Este artículo explora las consecuencias que la irrupción de lo posible como objetivo explicativo en biología evolucionista tiene para la articulación de una teoría del cambio evolutivo de tipo disposicional. En primer lugar, analizo cómo la dialéctica entre lo actual y lo posible subyace a muchas de las tensiones teóricas entre los enfoques poblacional y ontogénico de la evolución. En este contexto, defenderé que en evo-devo se trabaja con dos nociones de lo posible asociadas a distintos objetivos epistemológicos, a saber: lo morfológica y lo funcionalmente posible. En segundo lugar, examino cómo la introducción de lo posible altera la relación entre azar, determinismo y contingencia que subyace a la estructura teórica de la biología evolucionista.

2. LA INVESTIGACIÓN DE LO POSIBLE EN EVO-DEVO

Lo morfológicamente posible: de las constricciones a la variabilidad

La reivindicación de lo posible como objeto de estudio de la biología evolucionista comenzó por su reverso: lo imposible. Frente a la confianza neodarwinista en la omnipotencia de la selección natural, en la posibilidad de que toda forma acabase siendo moldeada en virtud de las necesidades adaptativas impuestas por el medio, las disciplinas morfológicas comenzaron a insistir en la ‘resistencia al cambio’ que parecían demostrar ciertas morfológicas. Uno de los grandes problemas metodológicos que subyacían a la visión sintética de la evolución radicaba en que la genética de poblaciones se revelaba incapaz de investigar las identidades entre largos segmentos del árbol taxonómico (Amundson, 2005): al igual que la selección natural no puede actuar sobre rasgos que no varían, la genética de poblaciones no podía estudiar los caracteres fijos, como las extremidades vertebradas o los apéndices artrópodos. Esta limitación metodológica dejaba las homologías fuera del ámbito de lo explicable, ante lo cual la síntesis moderna asumía que la herencia genética y la selección natural eran suficientes para explicarlas teóricamente. Así, en el marco sintético, las homologías se consideran rasgos heredados de un ancestro común, controlados por los mismos genes y mantenidos por la selección estabilizadora. Sin embargo, la comparación sistemática de los resultados arrojados por la genética y la morfología reveló una profunda asimetría entre los espacios genotípico y fenotípico, demostrando que genotipos idénticos pueden dar lugar a fenotipos distintos, y que, al contrario, los mismos genes pueden estar implicados en la generación de estructuras muy distintas. La mera herencia genética, por lo tanto, no podía dar cuenta del fenómeno de la estabilidad morfológica.

Junto a las homologías, las *novedades evolutivas* se revelaron como otro de los grandes fenómenos que la perspectiva sintética parecía incapaz de explicar. En el marco de la síntesis moderna, las grandes innovaciones morfológicas que han aparecido a lo largo de la evolución (los ojos, las extremidades tetrápodas, el caparazón de las tortugas, las plumas de los pájaros...) se explican como resultado de la variación gradual de rasgos previamente existentes que, al permitir desempeñar una función distinta en un contexto ecológico diferente, son seleccionados. Sin embargo, el cambio de función no podía explicar el propio origen del rasgo; la selección natural no puede crear nuevas variantes, sino sólo retener, expandir o eliminar las que ya estén presentes en la población (Arthur, 2000; Müller, 2010). Esta ceguera sintética ante la distinción entre el origen y la fijación de los rasgos estaba arraigada en el compromiso con el carácter azaroso de la variación: si la variación genética es, por definición, aleatoria, cualquier novedad es posible y sólo a la selección natural le corresponde ofrecer las razones adaptativas de su existencia. Las novedades evolutivas, al contrario, parecían indicar que ciertos rasgos eran, aunque improbables, posibles, y que una nueva perspectiva internalista resultaba indispensable para explicar su emergencia.

A partir de la década de los setenta, cada vez más voces coincidían en señalar la insuficiencia de la visión sintética para dar cuenta de los resultados de la investigación morfológica. Con ello se deparaba una imagen de la variación fenotípica muy distinta de la que imaginaba la concepción molecular y adaptativa de la variación: la variación de las estructuras morfológicas no es ni aleatoria ni continua, sino que, al contrario, las formas orgánicas ocupan sólo ciertas regiones del morfoespacio de lo posible y las transiciones entre éstas parecen estar regidas por cierta lógica (Oster y Alberch, 1982). Como señalara Riedl, las desviaciones del azar son orden, es decir, la estructura del morfoespacio apunta a la lógica que gobierna la construcción de las formas posibles disponibles para la selección (Riedl, 1978).

Desde su acuñación a finales de los setenta (Gould y Lewontin, 1979), la noción de ‘constricción del desarrollo’ se convirtió en la herramienta explicativa que resumía el papel de la ontogenia en la configuración del espacio de lo morfológicamente posible. Ahora bien, desde sus orígenes, el concepto de ‘constricción del desarrollo’ ha acarreado consigo una tensión ontológica de la que se han derivado muchas confusiones. La definición ofrecida en el célebre artículo colectivo destinado a alcanzar un cierto consenso entre las visiones ontogenética y poblacional de la evolución capturaba ejemplarmente esta tensión:

Una constricción del desarrollo es una *tendencia* (*‘bias’*) en la producción de variantes fenotípicas o una *limitación* en la variación fenotípica causada por la

estructura, carácter, composición o dinámica del sistema ontogenético (Maynard-Smith, et al., 1985, 266. Las cursivas son mías).

Tanto los representantes de la ‘visión heredada’ de la evolución como los adalides del nuevo enfoque ontogenético reconocían en esta definición que las características de los sistemas ontogenéticos ofrecían, tanto oportunidades como limitaciones para el cambio evolutivo. Sin embargo, a lo largo de la década de los ochenta y buena parte de los noventa, el imperio del adaptacionismo y la biología molecular hizo que el debate en torno a la relación entre evolución y desarrollo se centrara en la noción ‘negativa’ de restricción (Brigandt, 2013b). Por un lado, las restricciones apelaban a lo morfológicamente posible *con relación a la variación molecular*. Dado que la variación genética sólo se expresa como variación fenotípica a través del desarrollo, la variación evolutivamente relevante habrá de definirse a la escala fenotípica como aquellas formas que el sistema de desarrollo es capaz de generar. Por otro lado, las restricciones del desarrollo subrayaban las restricciones que el desarrollo imponía a la selección natural. La conceptualización molecular de la variación había permitido imaginar que la selección natural operaba en un sentido ingenieril, optimizando cada rasgo para desempeñar las funciones que otorgarían una máxima aptitud al organismo (Gould y Lewontin, 1979). En sus versiones más extremas, la exclusión neodarwinista del desarrollo y la asunción de una correspondencia directa entre los espacios genotípico y fenotípico permite concebir la evolución como un conjunto de trayectorias por “el espacio de todos los genomas” (Dennett, 1995) que exploran el “espacio de diseño” (Ahouse, 1998). Al contrario, al definir el espacio de lo posible en términos morfológicos, a saber, como el espacio de las formas que pueden generar los sistemas ontogenéticos, la omnipotencia de la selección natural se desvanece. Pero esto no significa que las restricciones ontogenéticas operen sobre la selección natural. Como supo ver Ron Amundson, los conceptos de restricción manejados por la biología sintética y la evo-devo son muy distintos, precisamente porque se refieren a *explananda* irreductibles (Amundson, 1994). Muchos biólogos evolucionistas han interpretado las restricciones en términos funcionales: la selección opera sobre un número limitado de variantes que constriñen la adaptación óptima, un requisito indispensable para formalizar cualquier proceso de optimización. Desde la perspectiva de la evo-devo, las restricciones no actúan sobre la selección natural; hacen referencia a los procesos por los que ciertas formas (independientemente de su aptitud) se generan más probablemente que otras (Alberch, 1989; Schwenk, 1995; Wagner y Misof, 1993).

En este sentido, en los últimos años la evo-devo ha enfatizado la faz positiva o el *potencial generativo* de las restricciones: el rol que juega el desarrollo en la evolución no consiste en constreñir o limitar la variación

que se produciría de otro modo, sino en generar la variación morfológica, determinando qué es posible y, entre lo posible, qué es más probable. En este sentido, algunos investigadores en evo-devo han optado por dejar de hablar de constricciones para pensar en la *variabilidad* de los sistemas ontogenéticos, es decir, en las distintas capacidades generativas de los sistemas de desarrollo para generar un rango u otro de morfologías (Salazar-Ciudad, 2006).

Desde la perspectiva de este artículo, la noción de variabilidad resulta mucho más interesante que la noción de constricción porque explicita precisamente el rol que las propiedades disposicionales juegan en el nuevo marco teórico de la evo-devo. De hecho, desde esta perspectiva la dialéctica entre los distintos programas explicativos del neodarwinismo y la evo-devo puede traducirse en la clásica dialéctica ontológica entre lo actual y lo posible. El programa neodarwinista está centrado en lo actual: la selección natural opera, por definición, sobre variaciones existentes. Es en este sentido en el que en morfología teórica la forma suele identificarse con lo posible y la función con lo actual. Como reconoce Eble, la construcción de morfoespacios es indiferente a la función de las formas: los parámetros no pueden ser adaptativos, sólo sus valores. La interpretación funcional de la distribución de las formas es, por tanto, posterior a la construcción del morfoespacio y, por lo tanto, la ocupación diferencial del espacio morfológico no afirma nada sobre la adaptación, pues se refieren a regiones ontológicas distintas: “[l]a morfología teórica se ocupa de la forma y de la posibilidad; la adaptación se ocupa de la función y la eficiencia en el reino de lo actual” (Eble, 2000). En su último libro, Günter Wagner ha apuntado a la misma tensión ontológica para explicar la distancia entre las aproximaciones a la evolución de la síntesis moderna y la evo-devo:

La teoría de la evolución de la síntesis moderna incorpora un compromiso ontológico que le impide construir un puente con el estructuralismo variacional —a saber, la idea de que el nivel más fundamental de la realidad biológica es la variación ... De acuerdo con la ontología de la Nueva Síntesis, todo lo que es real son las diferencias realizadas entre organismos, no sus tendencias variacionales subyacentes... [L]os estructuralistas variacionales hablan sobre factores que influyen la posibilidad y la probabilidad de la variación fenotípica ... Sin embargo, si la ontología del neodarwinismo se detiene al nivel de las variaciones realizadas, cualquier discusión sobre los factores que afectan a la producción de variaciones futuras está “prohibida” debido al compromiso ontológico con la variación como el nivel más fundamental de la realidad (Günter P. Wagner, 2014, 19. Mi traducción).

Algunos autores han cuestionado el estatus de lo posible, y han negado, desde diferentes perspectivas, que aquel compromiso con la aleatoriedad

del cambio evolutivo haya sido verdaderamente cuestionado por la evo-devo. En particular, Francesca Merlin ha argumentado que en la síntesis moderna el carácter espontáneo, accidental o azaroso de la variación no se formula en términos absolutos sino relativos/evolutivos: la aleatoriedad no es sinónimo de 'igualmente probable', ni estadística ni causalmente; la variación siempre es aleatoria con relación a su valor adaptativo para el organismo (Merlin, 2010).

El problema, desde nuestra perspectiva, reside precisamente en el hecho de que, en la síntesis moderna, la lógica del cambio se define siempre con relación a la adaptación ecológica. En este sentido, al convertirse la adaptación en el único *explanandum* de la biología evolutiva, la lógica del morfoespacio se ignora y, con ella, las causas que la gobiernan. Si partimos del problema de la forma en lugar del problema de la adaptación, el puro azar que funda la ontología darwinista comienza a resquebrajarse. Desde un punto de vista ontogenético, las formas finales no son las formas aptas, sino las formas generadas por los sistemas ontogenéticos. No se trata, por tanto, de que las variaciones moleculares surjan para cumplir cierta función, sino que una variación molecular sólo puede traducirse en ciertas formas en función del sistema de desarrollo en el que se exprese. De ahí que las disposiciones ontogenéticas y las tendencias evolutivas resultantes no impliquen ninguna "tendencia finalista hacia la perfección", como temía Mayr (1978). Es más, las tendencias evolutivas que permite predecir la investigación de los sistemas de desarrollo no son unívocas, sino que aparecen en múltiples (aunque limitadas) direcciones del morfoespacio.

Lo funcionalmente posible: el concepto de evolucionabilidad

En el apartado anterior, la distinción entre forma y función, variación y variabilidad, nos ha permitido distinguir con claridad los programas de investigación del neodarwinismo y la evo-devo, que al dirigirse a distintos *explananda*, ofrecen, por tanto, distintos *explanantia* (Amundson, 1994). El objetivo del neodarwinismo es explicar la aptitud mediante los modelos de la genética de poblaciones, para lo cual el desarrollo resulta irrelevante. La evo-devo se ocupa del problema de la evolución morfológica, para cuya comprensión es imprescindible investigar los mecanismos responsables de la generación (no de la fijación) de variación fenotípica. Ahora bien, si las nociones de construcción y variabilidad se construyeron en un sentido eminentemente morfológico que articulaba (a través del desarrollo) la relación entre la variación genética y la variación fenotípica, la noción de evolucionabilidad (*evolvability* ²) incorpora la dimensión funcional a la investigación ontogenética de la evolución, convirtiéndose en el instrumento conceptual clave para comprender la relación entre la variabilidad y la adaptación.

Aunque en biología evolucionista podemos encontrar distintas nociones de evolucionabilidad, entendida genéricamente como la capacidad de los sistemas biológicos para evolucionar (Pigliucci, 2008), aquí vamos a centrarnos en las definiciones que suelen tomarse como referencia en evo-evo (Kirschner y Gerhart, 1998; Wagner y Altenberg, 1996). Wagner y Altenberg parten de la distinción entre variación y variabilidad. Como apuntábamos arriba, si la genética de poblaciones puede prescindir del desarrollo en sus modelos explicativos es precisamente porque se centra en la investigación de la variación. La variabilidad, sin embargo, la capacidad de producir variantes fenotípicas, depende de la estructura de la función genotipo-fenotipo, es decir, de cómo la arquitectura genética de un organismo produce su fenotipo a través de las interacciones ontogenéticas con el ambiente externo (Wagner y Altenberg, 1996). Señalemos que la evolucionabilidad no se refiere sólo a si la variación puede producirse, sino si la variación *adaptativa* puede producirse. Dado que la adaptación sólo puede producirse si aparecen, en primer lugar, variaciones heredables sobre las que la selección natural pueda actuar (Kirschner y Gerhart, 1998), y dado que esto depende de cómo la variación genética se traduce en variación fenotípica, las propiedades variacionales de los sistemas ontogenéticos se revelan esenciales para su evolución por selección natural. En este sentido, desde la perspectiva de la evolucionabilidad, la gran pregunta a la que ha de dar respuesta la evo-devo no se refiere sólo a las formas posibles, sino también a las *adaptaciones posibles*: ¿Cómo es posible que pueda haberse creado una cantidad de variación funcional viable suficiente como para haber posibilitado el cambio morfológico que ha tenido lugar a lo largo de la evolución?

La incorporación del concepto de evolucionabilidad a la estructura teórica de la biología evolucionista transforma radicalmente la propia noción de selección natural. Desde la perspectiva de la evolucionabilidad, la selección natural no se limita a descartar las formas no aptas del morfoespacio generado por los sistemas ontogenéticos, sino que favorece activamente aquellos sistemas generativos que aumenten el potencial evolutivo de sus portadores. En este sentido, la selección natural deja de ser exclusivamente un mecanismo productor de adaptaciones locales al entorno para concebirse como un proceso que, al promover la capacidad de evolucionar, selecciona mecanismos generadores de variación no letal que hacen que la propia evolución sea posible.

Kirschner y Gerhart identifican una serie de propiedades de los sistemas de desarrollo (versatilidad, conexiones débiles, compartimentalización, redundancia y comportamiento exploratorio) que, al reducir las constricciones al cambio y permitir la acumulación de variación no letal, habrían permitido a los sistemas ontogenéticos evolucionar (Kirschner y Gerhart, 1998). La modularidad y la robustez son las propiedades más ilustrativas.

La modularidad del desarrollo permite resolver el problema del “coste de complejidad” (Orr, 2000). Como subrayara Fisher, el incremento de la complejidad fenotípica conlleva una significativa reducción de la tasa adaptativa, pues cuanto más caracteres compongan un organismo, más improbable resultará que se produzca un cambio ventajoso a partir de una mutación aleatoria (Fisher, 1958). Wagner y Altenberg sugieren que esta restricción, asociada a la complejidad de los sistemas biológicos, podría resolverse mediante la modularidad del mapa genotipo-fenotipo. Si este estuviera dividido en módulos compuestos por genes sin apenas efectos pleiotrópicos en otros módulos, entonces cada módulo sería capaz de evolucionar de manera independiente (Wagner y Altenberg, 1996). La modularidad o ‘casi-independencia’ de los caracteres permitiría que ciertos procesos ontogenéticos puedan cambiar sin afectar a otros (Lewontin, 1974). Esta modularidad de los procesos de desarrollo permitiría, a su vez, a la selección natural actuar sobre ciertas partes del organismo sin afectar a otras, aumentando la probabilidad de adaptación a regímenes selectivos complejos (Wagner, 1989). Por otro lado, la modularidad posibilita que estos módulos, como los componentes de una red genética regulatoria, puedan ser reutilizados en contextos diferentes.

En biología, la robustez puede definirse genéricamente como la capacidad de resistir perturbaciones genéticas o ambientales que afectan la expresión de un fenotipo. Por ejemplo, en muchas ocasiones, cuando intervenimos experimentalmente en el desarrollo de un organismo mediante la desactivación de un gen, el organismo ajusta la regulación de otros genes que compensan el rol del gen desactivado. El caso más célebre en biología del desarrollo es la red genética que controla la segmentación en el desarrollo de la mosca drosófila (von Dassow, et al., 2000). Dado que, por definición, la robustez reduce la variación, y que ésta es requisito indispensable para que la evolución se produzca, la robustez aparenta ser un obstáculo para la capacidad de evolucionar de los organismos. Sin embargo, en los últimos años muchos trabajos han demostrado que la robustez y, en particular, la robustez mutacional, de hecho promueve la evolucionabilidad (de Visser, et al., 2003; Lenski, Barrick y Ofria, 2006). La robustez mutacional permite que las poblaciones acumulen variación críptica, ingentes bolsas de variación genética que no se expresan en variación fenotípica. Ante una gran perturbación genética (una macromutación) o ambiental (en entornos muy estresantes, por ejemplo) esta robustez puede romperse y liberar una gran cantidad de variación que permitiría a los organismos adaptarse rápidamente a contextos cualitativamente distintos. En este sentido, puede decirse que la robustez posibilita la evolucionabilidad.

3. AZAR, DETERMINISMO Y CONTINGENCIA EN LA INVESTIGACIÓN DE LO POSIBLE

La pregunta por lo posible que caracteriza el programa de investigación de la evo-devo abre un espacio de interrogantes que no puede inscribirse fácilmente en las clásicas y dicotómicas concepciones (determinista y contingente) de los procesos biológicos que han caracterizado a la biología del desarrollo y la biología evolucionista. Denis Duboule ha subrayado este conflicto en un artículo reciente:

El desarrollo es una ciencia de la recurrencia; basado en la asunción de que el mismo proceso ocurrirá de nuevo, en cada generación, dando lugar a resultados que podemos predecir. Como tal, tiene un marco temporal fijo. La evolución descansa en las premisas exactamente opuestas; es por definición un proceso lineal, a partir del cual la recurrencia es imposible. No tiene un marco temporal claro y (*hasta ahora*) no tiene resultados predecibles (Duboule, 2010. La cursiva es mía).

El “hasta ahora” que Duboule incluye entre paréntesis es de vital importancia, pues hace referencia precisamente a la innovación epistemológica introducida por la evo-devo de la que se ocupa este artículo. Mientras en el marco sintético la evolución sólo puede explicarse mediante la inferencia *a posteriori* de hechos sucedidos en el pasado, la investigación de lo ontogenéticamente posible permite formular predicciones sobre el futuro evolutivo que resultaban inconcebibles en el paradigma darwinista (Müller, 2006). Desde la perspectiva de la evo-devo, las propiedades generativas de los sistemas de desarrollo permiten ‘computar’ las ‘soluciones’ fenotípicas posibles (Duboule, 2010) y determinar, entre éstas, las más probables (Salazar-Ciudad, 2006).

Por otro lado, la investigación de los mecanismos responsables de explicar, tanto la variabilidad como la evolucionabilidad de los sistemas ontogenéticos, es decir, el estudio de lo posible, pone en cuestión la distinción de Mayr entre causas próximas y últimas (Mayr, 1961). Según la célebre distinción de Mayr, las causas próximas de los organismos (el desarrollo, los factores fisiológicos...) permitían comprender el *cómo*, mientras las causas últimas (la selección natural) se dirigían a dar cuenta del *porqué* de los procesos evolutivos. Frente a ello, la investigación de lo morfológica y lo funcionalmente posible que lleva a cabo la evo-devo va más allá de la reconstrucción retrospectiva de los mecanismos ontogenéticos que dieron lugar al árbol de la vida. Lo posible no puede comprenderse como una causa próxima, pues no hace referencia a *cómo* los sistemas de desarrollo individuales contribuyeron de hecho, en el pasado, a la generación de ciertos rasgos. Más bien, al investigar la variabilidad y la evolucionabilidad de los sistemas ontogenéticos, la evo-devo responde al

interrogante sobre *porqué* ciertas formas pudieron ser generadas y pueden generarse en el futuro (Nuño de la Rosa, 2014):

¿Por qué los animales adoptan unas formas y no otras? ¿Por qué [...] todos los vertebrados terrestres son ‘tetrápodos’ (salvo pérdida secundaria de los miembros, como en las serpientes) y ninguno tiene seis, ocho o muchos miembros? ¿Por qué ocurre justo lo contrario en los artrópodos terrestres? En general, ¿por qué ciertas áreas del morfoespacio pluricelular están densamente pobladas [...] mientras que otras áreas, que aparentemente caracterizan diseños viables, no están ocupadas por ningún animal vivo o extinto? (Arthur y Farrow, 1999).

A diferencia de las “ciencias de lo actual” que, como la biología molecular, se ocupan de la organización y el funcionamiento actual de los mecanismos, las “ciencias de lo posible” (como la evo-devo) no investigan tanto el comportamiento actual de un mecanismo, sino sus disposiciones: las propiedades que, como la modularidad y la robustez, otorgan variabilidad y evolucionabilidad a los sistemas ontogenéticos son propiedades disposicionales que explican *cómo un mecanismo ontogenético reacciona ante perturbaciones* (Brigandt, 2013a).

Dado que para el adaptacionismo lo que evoluciona son las poblaciones y no los individuos, una de las críticas más recurrentes a la concepción ontogenética de la evolución es que ésta sólo puede aplicarse si concebimos la filogenia como una especie de embriología individual. En este sentido, los análisis filosóficos recientes del concepto de evolucionabilidad han tendido a negar la existencia del problema: dado que sólo las poblaciones (no los individuos) pueden evolucionar, la evolucionabilidad se considera una propiedad disposicional *de las poblaciones* (Brown, 2014; Sterelny, 2000). Sin embargo, la variabilidad y la evolucionabilidad se predicen de sujetos evolutivos que no parecen encajar en la dualidad individuo/población. Para la mayor parte de autores que trabajan la evolucionabilidad, en particular en el marco de la evo-devo, lo evolucionable es el mapa genotipo-fenotipo. Como advirtiera Amundson, para la evo-devo no evolucionan los individuos sino las ontogenias, que no se conciben como sistemas ontogenéticos individuales, sino como sistemas generativos abstractos (Amundson, 2005). La capacidad evolutiva de la arquitectura ontogenética se manifiesta a nivel poblacional como un “rango de variación fenotípica”. En este sentido, las propiedades de los sistemas ontogenéticos, “las propiedades variacionales del fenotipo” se revelan sujetos inexplicables en el paradigma darwinista. La modularidad, por ejemplo, no es una propiedad individual que contribuya al éxito reproductivo de un organismo en particular, sino una propiedad *variacional* que sólo puede predicarse de un sistema ontogenético, de modo que los mecanismos por los que evoluciona han de ser distintos de los que rigen la adaptación ecológica (Wagner, 1996; Wagner y Altenberg, 1996).

Ahora bien, como advirtiera Paul Griffiths, ciertas lecturas de la evo-devo, al ignorar la historicidad y mutabilidad de las leyes ontogenéticas, corren el riesgo de reproducir los excesos en los que incurriera el determinismo idealista del estructuralismo de procesos (Griffiths, 1996). La morfología teórica contemporánea ha contribuido a esta visión de la evo-devo. Gunther Eble, por ejemplo, contrasta el carácter histórico y estadístico característico de la morfología empírica, marcada por la importancia del tiempo y el azar en la evolución, con la naturaleza ahistórica, determinista y mecanicista de las teorías de la morfología teórica, centradas en la modelización matemática (Eble, 2000). En este contexto, el término 'evolución' recupera su significado originario, refiriéndose al proceso ontogénico de 'despliegue' (Rieppel, 1990).

Con todo, creemos que la investigación de lo posible, tal y como se presenta en el estudio de la variabilidad y evolucionabilidad de los sistemas ontogénicos, permite articular una relación compleja entre lo posible y lo contingente. Ésta dista mucho de aquella concepción determinista y ahistórica de la evo-devo y permite superar los problemas que tradicionalmente se han objetado a la concepción mecanicista de tipo, a saber: la historicidad y la variabilidad intrínsecas a las entidades biológicas. Desde esta perspectiva, creemos que la evo-devo incorpora la contingencia histórica y la mutabilidad de la ontogenia en la explicación de los procesos evolutivos en tres sentidos fundamentales.

Uno de los grandes escollos asociados a la introducción de disposiciones evolutivas tiene que ver con la falta de universalidad de las entidades biológicas. Mientras los átomos admiten generalizaciones muy amplias, los mecanismos ontogénicos tienen rangos explicativos muy variables, tanto espacial como temporalmente (Rieppel, 2005; Rieppel, 2006; Wagner y Wagner, 2001). Por un lado, las constricciones del desarrollo son siempre relativas a un contexto filogenético: la probabilidad de una transformación siempre es relativa a la de otras transformaciones y, por tanto, el grado en el que está constreñida depende del contexto filogenético. Así, mientras en mamíferos el incremento en el número de vértebras parece estar muy constreñido, pues las especies con un cuello muy largo mantienen el número de vértebras, en otros grupos tetrápodos el crecimiento del cuello se logra aumentando la cantidad de vértebras cervicales (Richardson y Chipman, 2003). Más aún, los mecanismos ontogénicos que dan cuenta de la homología de los caracteres pueden diferir. Por ejemplo, el desarrollo de las extremidades pareadas de distintos grupos vertebrados (las aletas de los peces y las patas de los tetrápodos terrestres) está gobernado por los mismos mecanismos ontogénicos que estructuran el eje antero-posterior, pero difieren en los mecanismos que regulan la esqueletogénesis. La no universalidad de las constricciones del desarrollo es, de hecho, imprescindible para que la propia evolución sea posible (Wagner, 1996).

Más todavía, el carácter local de la legalidad biológica que revelan los mecanismos ontogenéticos no sólo difiere en distintos contextos filogenéticos, sino que, dentro de un mismo filo, se define también históricamente. Dicho de otro modo, el propio espacio de lo posible está sujeto a evolución, de modo que las morfologías accesibles para un taxón dado no son por igual probables en cada uno de sus estadios evolutivos. La razón reside precisamente en la asimetría entre los procesos de desarrollo y las formas que estos generan: dado que los mecanismos ontogenéticos pueden variar a lo largo de la evolución sin que las morfologías resultantes se vean afectadas, las posibilidades evolutivas de los sistemas de desarrollo están también sujetas a variación. Es más, *las lógicas ontogenéticas y adaptativa no son filtros causales independientes*, sino que su interacción introduce un elemento de incertidumbre irreductible (Alberch, 1981): las formas más probables desde el punto de vista de las propiedades dinámicas de un sistema ontogenético pueden o no ser seleccionadas; al seleccionarse un fenotipo se selecciona también un sistema ontogenético que, sujeto a la contingencia histórica, abrirá un nuevo abanico de potencialidades (Alberch, 1989).

Por último, lo posible en evolución depende también del contexto ecológico. Salazar-Ciudad y Jernvall (2004) han investigado cómo las distintas propiedades variacionales de los mecanismos ontogenéticos pueden explicar las distintas tasas de disparidad (es decir, de variedad morfológica) observadas a lo largo de la evolución: los mecanismos ontogenéticos que implican una relación genotipo-fenotipo más compleja son capaces de generar un mayor rango de morfologías. En este sentido, podemos deducir que este tipo de mecanismos estarán probablemente implicados en la generación de novedades evolutivas. Desde la perspectiva de la evolucionabilidad, es probable que estos mecanismos se vean favorecidos en regímenes ambientales muy permisivos, donde darán lugar a una explosión de la disparidad morfológica; por su parte, los mecanismos definidos por una relación genotipo-fenotipo más estrecha, pueden evolucionar de un modo mucho más gradual, adaptándose más rápido y de un modo más ajustado a las presiones selectivas. En este sentido, una vez estabilizada la relación de ciertos fenotipos con su entorno, es esperable que los primeros mecanismos acaben siendo sustituidos por los segundos a lo largo de la evolución. La plasticidad del desarrollo es otro ejemplo ilustrativo de cómo las capacidades evolutivas de un sistema ontogenético pueden variar en función del entorno ambiental. Así, un linaje caracterizado por un sistema ontogenético extremadamente plástico ante las condiciones ambientales, una propiedad que resulta altamente ventajosa en entornos fluctuantes, puede dejar de ser evolucionable si el entorno se vuelve altamente estable. Esta transitoriedad de la capacidad de evolucionar ha llevado a Alan Love a argumentar que la evolucionabilidad no es,

de hecho, una propiedad intrínseca, sino que factores externos, como el tipo de entorno ecológico, han de incluirse también en su definición (Love, 2003). Desde mi perspectiva, todos estos ejemplos apuntan en una dirección muy distinta: en biología las disposiciones han de definirse siempre con relación a un contexto. De otro modo: las disposiciones, como ha señalado Millstein para el caso de *fitness*, no son inherentes a los individuos, sino que son siempre propiedades relacionales dentro de un contexto concreto (Millstein, 2016). De la misma manera en que la disposición de un organismo a sobrevivir y reproducirse es siempre relativa a su entorno, incluyendo la población a la que pertenece, la capacidad de evolucionar de un sistema ontogenético es siempre relativa al contexto ecológico y, por lo tanto, a las presiones selectivas a las que dicho sistema ontogenético está sujeto. En este sentido, y como recientemente ha subrayado Wagner en su apuesta por un “estructuralismo variacional”, “el reconocimiento de que los sistemas u organismos complejos tienen constricciones y sesgos variacionales únicas e históricamente contingentes allana el camino para una unificación sin fisuras de las agendas funcionalista y estructuralista” (Wagner, 2014, 19).

* * *

En definitiva, la investigación de la variabilidad y evolucionabilidad de los sistemas ontogenéticos quiebra el pilar del azar absoluto que ha sustentado la visión sintética de los procesos evolutivos. La interrogación por lo posible nos devuelve una imagen de la evolución muy distinta; una imagen híbrida a caballo entre el determinismo y la contingencia, donde lo que fue y lo que pudo ser, lo que somos y podremos ser, están engarzados por hilos mucho más resistentes que la fragilidad del puro azar y con una flexibilidad muy alejada de la rigidez del determinismo físico.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue escrito gracias a la financiación de dos contratos de investigación: una beca posdoctoral del KLI Institute (Kosterneuburg, Austria) y un contrato de investigación Juan de la Cierva asociado a la Universidad del País Vasco. Asimismo, agradezco la ayuda de dos proyectos de investigación (FFI2014-57064-P y FFI2013-47849-P) de la DGcyT (Ministerio de Economía y Competitividad).

- 1 Es el caso del célebre morfoespacio generado computacionalmente por David Raup para dar cuenta de la forma espiral que presentan los caparazones de un gran número de invertebrados. En el artículo que inauguraría la morfología teórica contemporánea, Raup presentó un modelo geométrico que permite visualizar el espectro de las formas geométricas de caparazones posibles. Este espacio de formas posibles puede a continuación compararse con el morfoespacio de lo actual, es decir, el espacio ocupado por las formas de gasterópodos, braquiópodos, amonitas y bivalvos extintos y fósiles (Raup, 1966).
- 2 Si bien la cuestión de la evolucionabilidad estuvo implícitamente presente desde las primeras conceptualizaciones de la noción de constricción (Wagner y Laubichler, 2004), el término fue paradójicamente acuñado por Richard Dawkins precisamente cuando, en el proceso de construcción de un programa de evolución artificial, se vio obligado a introducir el desarrollo para conectar las secuencias genéticas con las 'bioformas' sujetas a evolución (Dawkins, 1989). La incorporación de una función que permitiese relacionar los cambios en las secuencias genéticas con la variación fenotípica reveló una conclusión esencial: para que un sistema sea evolucionable, las mutaciones han de afectar a la organización del sistema ontogenético de modo que den lugar a resultados viables con una probabilidad suficientemente alta.

- Ahouse, J. C. (1998), "The tragedy of a priori selectionism: Dennett and Gould on adaptationism," *Biology and Philosophy* 13 (3): 359-91. doi:10.1023/A:1006508719300.
- Alberch, P. (1981), "Convergence and parallelism in foot morphology in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. I. Function," *Evolution* 12: 84-100.
- (1989), "The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution," *Geobios* 12: 21-57.
- Amundson, R. (1994), "Two concepts of constraint: Adaptationism and the challenge from developmental biology," *Philosophy of Science*, 61 (4): 556-78.
- (2005), *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*. Cambridge University Press.
- Arthur, W. (2000), "The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms," *Evolution & Development* 2 (1): 49-57.
- Arthur, W., y M. Farrow (1999), "The pattern of variation in centipede segment number as an example of developmental constraint in evolution," *Journal of Theoretical Biology* 200 (2): 183-91.
- Brigandt, I. (2013a), "Evolutionary developmental biology and the limits of philosophical accounts of mechanistic explanation," en *Explanation in Biology*, P.A. Braillard (ed.), Berlin: Springer.
- (2013b), "From developmental constraint to evolvability," en *Conceptual Change in Biology*, editado por A. C. Love.
- Brown, Rachael L (2014), "What evolvability really is," *British Journal for the Philosophy of Science* 65 (3): 549-72. doi:10.1093/bjps/axt014.
- Dawkins, R. (1989), "The evolution of evolvability," *Artificial Life* 6: 201-20.
- De Visser, J. A. G. M., J. Hermisson, G. P. Wagner, L. A. Meyers, Homayoun Bagheri-Chaichian, Jeffrey L. Blanchard, L. Chao, J. M. Cheverud, S. F. Elena, y W. Fontana (2003), "Perspective: evolution and detection of genetic robustness," *Evolution* 57 (9): 1959-8211/unicode1972.
- Dennett, D. C. (1995), *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meanings of Life*. New York: Simon & Schuster.
- Duboule, D. (2010), "The evo-devo comet," *EMBO Reports* 11 (7): 489-489.
- Eble, G. J. (2000), "Theoretical morphology: state of the art," *Paleobiology* 26 (3): 520-28.
- Fisher, R. (1958), *The Genetical Theory of Natural Selection*. 2nd ed. Dover Publications.
- Gould, S. J., y R. C. Lewontin (1979), "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme," *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences* 205 (1161): 581-98.
- Griffiths, P. E. (1996), "Darwinism, process structuralism, and natural kinds," *Philosophy of Science* 63 (5): 1-9.
- Kirschner, M., y J. Gerhart (1998), "Evolvability," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95 (15): 8420-27.
- Lenski, Richard E., Jeffrey E. Barrick, y Charles Ofria (2006), "Balancing robustness and evolvability," *PLoS Biology* 4 (12): 2190-92. doi:10.1371/journal.pbio.0040428.
- Lewontin, R. C. (1974), *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. Columbia Biological Series. New York: Columbia University Press.
- Maynard-Smith, J., R. Burian, S. Kauffman, P. Alberch, J. Campbell, B. Goodwin, R. Lande, D. Raup, y L. Wolpert (1985), "Developmental constraints and

- evolution: a perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution," *The Quarterly Review of Biology* 60 (3): 265.
- Mayr, E. (1961), "Cause and effect in biology: Kinds of causes, predictability, and teleology are viewed by a practicing biologist," *Science* 134 (3489): 1501-6.
- (1978), "La evolución," *Investigación y Ciencia* 26: 6-16.
- Merlin, F. (2010), "Evolutionary chance mutation: a defense of the Modern Synthesis' consensus view," *Info: Ann Arbor, MI: MPublishing, University of Michigan Library* 2.
- Millstein, R.L. (2016), "Probability in biology: the case of fitness," en *The Oxford Handbook of Probability and Philosophy*, editado por A. Hájek, y C. Hitchcock. Oxford: Oxford University Press.
- Monod, J. (1986), *El azar y la necesidad (Ensayo sobre la filosofía natural de la biología moderna)*, Traducido por Ferrer Lerin, F. Barcelona: Ediciones Orbis.
- Müller, G. B. (2006), "Six memos for evo-devo," en *From Embryology to Evo-devo: a History of Developmental Evolution*, editado por J. Maienschein y M. D. Laubichler, 499-524. Cambridge: MIT Press.
- (2010), "Epigenetic innovation," en *Evolution: the Extended Syntheses*, editado por M. Pigliucci y G. B Müller, MIT Press, 308-32. Cambridge.
- Newmann, S., y Müller (2006), "Genes and form. Inherency in the evolution of developmental mechanisms," en *Genes in Development: Re-Reading the Molecular Paradigm*, editado por E. M. Neumann-Held y C. Rehmann-Sutter, 38-73. Duke University Press.
- Nuño de la Rosa, L. (2014), "On the possible, the conceivable, and the actual in evolutionary theory," *Biological Theory*, 1-8. doi:10.1007/s13752-014-0173-z.
- Orr, H. A. (2000.), "Adaptation and the cost of complexity," *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 54 (1): 13-20. doi:10.1111/j.0014-3820.2000.tb00002.x.
- Oster, G., y P. Alberch (1982), "Evolution and bifurcation of developmental programs," *Evolution*, 36 (3): 444-59.
- Pigliucci, M. (2008), "Is evolvability evolvable?" *Nature Reviews. Genetics* 9 (1): 75-82.
- Pigliucci, M., y G. B. Müller (2010), *Evolution, the Extended Synthesis*. MIT Press.
- Raup, D. M. (1966), "Geometric analysis of shell coiling: general problems," *Journal of Paleontology* 182: 1178-90.
- Richardson, M. K., y A. D. Chipman (2003), "Developmental constraints in a comparative framework: a test case using variations in phalanx number during amniote evolution," *Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.)* 296 (1): 8-22.
- Riedl, R. (1978), *Order in Living Organisms: A Systems Analysis of Evolution*. NY: Wiley.
- Rieppel, O. (1990), "Structuralism, Functionalism, and the four Aristotelian causes," *Journal of the History of Biology* 23 (2): 291-320. <http://www.jstor.org/stable/4331131>.
- (2005), "Modules, kinds, and homology," *Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution* 304 (1): 18-27.
- (2006), "'Type' in morphology and phylogeny", *Journal of Morphology* 267 (5): 528-35.
- Salazar-Ciudad, I. (2006), "Developmental constraints vs. variational properties: how pattern formation can help to understand evolution and development," *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 306B (2): 107-25.

- Salazar-Ciudad, I., y J. Jernvall (2004), "How different types of pattern formation mechanisms affect the evolution of form and development," *Evolution & Development* 6 (1): 6-16.
- Schwenk, K. (1995), "A utilitarian approach to evolutionary constraint," *Zoology*. <http://hydrodictyon.eeb.uconn.edu/people/schwenk/SchwenkConstraint95.pdf>.
- Sterelny, K. (2000), "Development, evolution, and adaptation," *Philosophy of Science*, 67 (1): 369-87. <http://www.jstor.org/stable/10.2307/188681>.
- Von Dassow, G., E. Meir, E. M. Munro, y G. M. Odell (2000), "The segment polarity network is a robust developmental module," *Nature* 406 (6792): 188-92.
- Von Dassow, G., y E. Munro (1999), "Modularity in animal development and evolution: Elements of a conceptual framework for Evo-Devo," *Journal of Experimental Zoology* 285 (4): 307-25.
- Wagner, G. P. (1989), "The biological homology concept," *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20 (1): 51-69.
- (1996), "Homologues, natural kinds and the evolution of modularity," *American Zoologist* 36 (1): 36-43.
- (2014), *Homology, Genes, and Evolutionary Innovation*. Princeton University Press. <https://books.google.com/books?id=g7vzAgAAQBAJ&pgis=1>.
- Wagner, G. P., y L. Altenberg (1996), "Perspective: complex adaptations and the evolution of evolvability," *Evolution* 50 (3): 967-76.
- Wagner, G. P., y M. D. Laubichler (2004), "Rupert Riedl and the re-synthesis of evolutionary and developmental biology: body plans and evolvability," *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 302: 92-102.
- Wagner, G. P., y B. Y. Misof (1993), "How can a character be developmentally constrained despite variation in developmental pathways?" *Journal of Evolutionary Biology* 6 (3): 449-55.
- Wagner, G. P., y G. P. Wagner (2001), "Characters, units and natural kinds: an introduction," en *The Character Concept in Evolutionary Biology*, G. P. Wagner (ed.), NY: Academic Press, 1-10.