
LOS CONSTREÑIMIENTOS DEL DESARROLLO Y LA INTEGRACIÓN EVODEVO: PRECISIONES Y DISTINCIONES EN TORNO AL TEMA

Developmental Constraints and the Evodevo Integration: Precitions and Distinctions About this Theme

MAXIMILIANO MARTÍNEZ B.¹, Ph. D. en Filosofía.

¹Investigador Postdoctoral, Departamento de Filosofía,
Universidad de Bielefeld, Alemania.

maximiliano.martinez@uni-bielefeld.de

Presentando 13 de noviembre de 2009, aceptado 29 de diciembre de 2009, correcciones 27 de mayo 2010.

RESUMEN

Los constreñimientos del desarrollo se ubican en la intersección entre evolución y desarrollo, lo que los convierte en uno de los focos cruciales de investigación en la EvoDevo. Desafortunadamente, tanto el concepto mismo de constreñimiento como sus referencias fácticas han estado rodeados de confusión y controversia, lo que ha impedido un mayor avance en su estudio. En este artículo, tras revisar varios de los textos clásicos sobre constreñimientos, identifiqué algunas de las fuentes de confusión en torno al tema. Llamo la atención sobre la utilidad de recuperar la taxonomía que divide a los constreñimientos en universales y locales, lo cual brinda enorme claridad en la comprensión de la naturaleza misma del fenómeno. Resalto la necesidad de evitar algunas aproximaciones ortodoxas recurrentes en su estudio, al tiempo que defendiendo su importancia como factores del desarrollo con implicaciones evolutivas.

Palabras clave: biología evolutiva del desarrollo, constreñimientos del desarrollo, constreñimientos locales, constreñimientos universales.

ABSTRACT

Developmental constraints are located on the interface between evolution and development, which make them a crucial focus of research in EvoDevo. Unfortunately, the concept of constraint and its factual references have been surrounded by confusion and controversy, which have limited the advancement of their study. In this paper, after reviewing some traditional literature on the subject, I identify some specific sources of confusion. I propose to recover the classical taxonomical division of constraints that divide them into universal and local, which brings clarity to the understanding of their nature. I highlight the need of avoiding some recurrent orthodox approaches on the topic, as well as defending their importance as developmental factors that have evolutionary implications.

Key words: developmental constraints, evolutionary developmental biology, local constraints, universal constraints.

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas la biología del desarrollo ha ido consolidándose en la investigación general en biología, tanto en el plano experimental como en el teórico, convirtiéndose en una de las áreas de mayor avance en la actualidad. Subdisciplinas tales como genética molecular, morfología funcional, biología de sistemas y teoría de sistemas complejos (entre otras), se concentran principalmente en el estudio de los mecanismos y procesos de desarrollo morfogénico, así como en la capacidad que poseen ciertos genes para regular estos complejos fenómenos. Gracias a este nuevo foco de investigación, emerge y se consolida el programa de investigación comúnmente conocido como EvoDevo (abreviación de *Biología Evolutiva del Desarrollo*), en donde se pretende llevar a cabo una integración o síntesis entre los supuestos básicos de la teoría de la evolución y los de la biología del desarrollo, dos áreas de investigación usualmente aisladas (Hamburger, 1980; Hall, 2000; Sarkar y Robert, 2003). Este propósito integracionista obedece a la necesidad de elucidar la evidente relación causal y la retroalimentación existente entre evolución y desarrollo, para lo cual se requiere de un enfoque propio, imposible de acometer desde cualquiera de las disciplinas por separado (Müller, 2005; Laubichler y Maienschein, 2007). El atender a fenómenos propios de la ontogenia de los organismos permitirá identificar mecanismos evolutivos diferentes a (pero complementarios con) la selección natural, como causas concomitantes de la generación y conformación de la forma y complejidad biológicas. Así mismo, es preciso determinar cómo los procesos de evolución inciden en los procesos de desarrollo. Preguntas fundamentales tales como ¿Cómo el proceso de desarrollo ontogénico tiene incidencia causal en la evolución (estabilidad o cambio) de la forma orgánica? o ¿Cómo el proceso de evolución tiene incidencia causal en el desarrollo ontogénico (estabilidad o cambio) de la forma orgánica?, solo adquieren sentido dentro del marco de la EvoDevo. Y es justamente en este punto en donde los constreñimientos del desarrollo adquieren gran relevancia, como mecanismos ontogénicos de estabilidad y cambio evolutivo. Diversos trabajos en las últimas décadas refieren a, de una u otra forma, la importancia de los constreñimientos ontogénicos en la dirección que adquieren los rasgos biológicos en su evolución, llegando incluso a catalogarse como el punto en donde más confluyen evolución y desarrollo (Amundson, 1994).

En la segunda sección de este artículo me referiré a varios aspectos teóricos y empíricos de la EvoDevo. En las secciones tercera y cuarta trataré el tema de los constreñimientos del desarrollo, señalando su importancia para la EvoDevo, mencionando algunas dificultades en su estudio y proponiendo algunos puntos para solucionarlas. En la última sección enumeraré algunas conclusiones y señalaré algunos puntos para futuro desarrollo.

EL FUNDAMENTO DEL PROGRAMA EVODEVO Y EL PROPÓSITO DE LA INTEGRACIÓN

Selección y procesos del desarrollo como causas de la evolución de la forma. Las críticas a la teoría de la evolución por selección natural se remontan a la época del mismo Darwin, 1998 [1859]. Desde la década de los años 70 del siglo XX estas se concentran en señalar lo inconveniente de asumir una supuesta completitud del ‘neodarwinismo’ o ‘síntesis moderna’ para explicar la evolución. ¿En qué consiste la síntesis moderna? Grosso modo, dicha síntesis corresponde a la unión de los principios de la teoría de Darwin con la teoría de la herencia de Mendel y con la genética de poblaciones (Wuketits, 2005).¹ Esta teoría propone un marco omnicomprensivo para entender los fenómenos biológicos y ubica a la selección natural en su epicentro, desde una aproximación poblacional. No sobra recordar que, debido a la enorme influencia de la síntesis moderna, hasta hace muy pocos años: a) ‘evolución’ era definida como ‘cambios en las frecuencias alélicas de una población’²; b) se asumía una función directa y lineal entre genotipo y fenotipo (función inyectiva -uno a uno) y; c) se consideraba que el principal (y a veces único) foco de investigación de la

evolución era la adaptación. No obstante, cómo se ha venido señalando en ciertos ámbitos, una estrategia de investigación basada estrictamente en los supuestos mencionados implica desatender deliberadamente aspectos y causas cruciales de la evolución diferentes a la selección natural, principalmente aquellos que ocurren en la ontogenia de los organismos (Gould y Lewontin, 1979; Rosen y Buth, 1980; Saunders, 1989; Kauffman, 1993; Kauffman, 1995; Raff, 1996; Arthur, 1997; Arthur, 2000; Wray, 1999; Gould, 2002; West-Eberhard, 2003; Moya y Latorre, 2004; Kirschner y Gerhart, 2005).³ La excesiva confianza en los alcances de la síntesis moderna conllevó a que el proceso ontogenético fuese tratado meramente como una ‘caja negra’ (Hamburger, 1980; Hall, 2003; Rasskin-Gutman, 2003). En palabras de Dawkins, 1976:62, en su influyente obra *El gen egoísta*: “*the details of the embryonic developmental process, interesting as they may be, are irrelevant to evolutionary considerations.*”

En este orden de ideas, es posible afirmar que uno de los reparos más recurrentes a la síntesis moderna es el señalar que el mecanismo de selección natural es insuficiente para explicar el origen y generación de las formas (adaptadas o no) de los organismos. Ahora bien, aunque este reparo es completamente acertado, el entusiasmo en torno a él ha sido excesivo, llevando a diversos autores a sostener que la selección natural explica únicamente la persistencia y distribución de un rasgo en una población, pero que de ninguna manera explica su origen, puesto que la selección opera sobre las formas que están ya presentes en una población (Saunders, 1989; Gilbert *et al.*, 1996; Arthur, 2000; West-Eberhard, 2003; Kirschner y Gerhart, 2005). Este enfoque de la selección natural, conocido usualmente como ‘enfoque negativo’ (cf. Pust, 2004; Martínez, 2007; Martínez y Moya, 2009), niega cualquier papel causal directo de la selección natural en la generación y conformación misma de las formas orgánicas, la cual obedecería más bien a mecanismos físicos propios del desarrollo de los sistemas complejos (Alberch, 1982; Kauffman, 1995).⁴ Sin embargo, aunque intuitivamente la idea de la selección natural actuando meramente como un filtro de formas ya dadas tiene bastante sentido, como apuntan los críticos, esta resulta excesivamente estrecha y no hace justicia con el papel real jugado por el mecanismo darwiniano (Dobzhansky, 1974; Ayala, 1993; Gould, 2002). La selección natural juega un papel causal-creativo fundamental (más no exclusivo) en la conformación misma de las formas biológicas (Darwin, 1859; Campbell, 1974; Dobzhansky, 1974; Jacob, 1977; Neander, 1995; Martínez, 2007; Martínez y Moya, 2009), razón por la cual se necesita un marco causal más amplio e inclusivo que permita integrar (y no escindir) las múltiples causas evolutivas. En otras palabras, diversos procesos, tanto del desarrollo como selectivos, cargan con buena parte del peso causal en la conformación y variación de un rasgo y la dirección evolutiva que éste toma, creando un espacio de pluralidad de causas biológicas que es preciso determinar. Y éste es justamente uno

¹ De acuerdo con Wuketits, el Neodarwinismo consiste básicamente en la integración entre la teoría de Darwin y la genética clásica mendeliana, mientras que la Síntesis moderna consiste en la unión del Neodarwinismo con la genética de poblaciones (Wuketits, 2005:79).

² Cambios atribuidos principalmente a selección natural, pero también a deriva génica, neutralismo, migración o eventos estocásticos. Fenómenos enfocados desde una clara perspectiva poblacional.

³ Las afirmaciones con respecto al énfasis de la nueva síntesis en: a) un mecanismo evolutivo (selección natural); b) un tipo particular de entidades dentro de la jerarquía biológica (genes); y c) un enfoque exclusivo (poblacional), más que una crítica, son una descripción del asunto. Conuerdo con Wimsatt, 2007 y Ruse, 2008, en que todo modelo y toda teoría científica debe hacer simplificaciones necesarias, en pos de un fructífero abordaje de ciertos fenómenos particulares. Sin este tipo de simplificaciones y restricciones teóricas y empíricas sería imposible hacer ciencia.

⁴ Este enfoque es defendido de igual forma por importantes autores de la escuela darwiniana, principalmente Sober, 1984.

de los propósitos de la EvoDevo: mostrar qué otros factores, además de la selección natural, pueden tener incidencia en la conformación morfológica y en la determinación de senderos evolutivos. Negar o desdeñar un papel causal importante, ya sea de los mecanismos del desarrollo o de la selección natural, en la generación de la forma, tal y como se ha sugerido en numerosos escritos en las últimas décadas, implica negar un hecho obvio de la naturaleza viviente y uno de los principales factores de la evolución de la forma: la sinergia causal. Por tal motivo, el camino más acertado para lograr la integración que busca la EvoDevo resulta ser aquel que acepte una multiplicidad causal para la evolución y desarrollo de la forma orgánica (Seilacher, 1970; Gould, 1989; Gould, 2002; Sterelny y Griffiths, 1999; Andrade, 2009).

Ahora bien, aunque es cierto que algunas críticas y réplicas se han recrudecido nocivamente en ciertos sectores ortodoxos de cada disciplina (como veremos más adelante), un espíritu conciliador ha inundado el entorno de la EvoDevo, logrando algunos consensos de opinión, fructíferos y prometedores, los cuales no pretenden excluir sino más bien integrar las contrapartes. La discusión moderada continúa principalmente girando en torno al método que debe seguirse para la integración, matizada por la diferencia en el énfasis e importancia que cada teórico da a los mecanismos de cada disciplina (evolutivos o del desarrollo) como causa de la morfología biológica.

Un incierto camino hacia la integración. A mi modo de ver, al menos en intención se ha logrado un consenso general acerca de la necesidad de integrar las múltiples investigaciones en evolución y en desarrollo. Sarkar y Robert, 2003, han llamado a la EvoDevo ‘el proyecto integracionista.’ No obstante, varios obstáculos emergen como impedimentos para llevar a cabo una integración más expedita (Martínez, 2010).⁵ Aunque en la literatura al respecto encontramos que uno de los puntos de acuerdo es el reconocimiento general de la necesidad de vincular la biología evolutiva y la del desarrollo, con el fin de alcanzar una explicación más completa y fidedigna del fenómeno viviente (Kauffman, 1993; Amundson, 1994; Burian, 1997; Burian, 2000; Hull, 1998; Moya y Latorre 2004; Ruse, 2005; Collins *et al.*, 2007; Caponi, 2008), el punto de discusión que permanece sin resolver es el método para llevarla a cabo. En este sentido, una obvia dificultad es la ausencia de modelos y conceptos unificados que integren las diversas disciplinas y que puedan ser usados como punto de referencia explicativo (Collins *et al.*, 2007). Así mismo, pueden detectarse al interior de los mismos practicantes de la EvoDevo una seria divergencia en torno a las concepciones, supuestos, perspectivas y agendas para llevar a cabo la integración (Müller, 2005). Dado este panorama, es evidente que la unificación y reformulación de conceptos básicos se vuelve una condición necesaria en una síntesis entre evolución y desarrollo. Es necesario construir un marco conceptual adecuado para la EvoDevo, que permita abordar los fenómenos de estudio desde una perspectiva propia (Love, 2003; Callebaut *et al.*, 2007; Laubichler y Maienschein, 2007; Schlosser, 2007; Martínez, 2010). Entre otras cosas, la ausencia de este marco conceptual promueve el mantenimiento acrítico de dicotomías tradicionales que, a la luz de la nueva evidencia empírica y de los nuevos avances teóricos, ameritan una exhaustiva revisión. Me refiero a dicotomías tales como la de pensamiento poblacional *versus* pensamiento tipológico, o la de causas próximas *versus* causas últimas. Este tipo de divisiones conceptuales, importantes en su momento, promueven, desafortunadamente, la polarización entre evolución y desarrollo, obstaculizando el acercamiento

⁵ Las causas de esta incertidumbre también son histórico-sociológicas: el arraigo de las ideas despectivas hacia la escuela rival respectiva, la marginación de las investigaciones en biología del desarrollo de los principales proyectos investigativos durante el siglo pasado, impulsada por la convicción por parte de muchos científicos de que la nueva síntesis resultaba una disciplina suficiente para elucidar los factores de la evolución, son circunstancias (no del todo eliminadas) que influyen enormemente en la investigación actual en biología.

integracionista. En torno a la dicotomía causas próximas /últimas, es necesario replantear la usual división (Amundson, 2005; Laubichler y Maienschein, 2007; Brigandt, 2007; Plutynski, 2008; Martínez, 2010), en pos de un nuevo modelo integracionista y multinivel, más acorde con la co-determinación causal que existe entre evolución y desarrollo (Martínez, 2010). De igual forma, es necesario replantear la dicotomía entre pensamientos tipológico y poblacional, ya que a partir de una división conceptual (la dicotomía) se proyecta una división ontológica ilegítima en el mundo viviente (Amundson, 2005; Martínez y Andrade, 2010). Las reformulaciones necesarias que propongo aquí resultan fructíferas como parte del novedoso marco teórico requerido en EvoDevo.

Teniendo en cuenta los puntos que acabo de mencionar, es posible preguntarse ¿qué tan fácil es lograr una integración? La unificación conceptual y de modelos no será tarea fácil, ya que no es un hecho meramente casual e histórico el que no se haya tenido en cuenta a la biología del desarrollo en la síntesis moderna (Hamburger, 1980; Burian, 1997; Griffiths y Gray, 1998). Al tomar a la biología del desarrollo en cuenta, la biología evolucionista debe reformular varias de sus posturas fundamentales (como el énfasis en el gen como unidad de selección, o el rótulo de exclusividad para la selección natural como causa fundamental de la evolución) y complementarlas con explicaciones que incluyan diferentes mecanismos (autoorganización, constreñimientos, organicismo), aportadas por los teóricos de la biología del desarrollo o la teoría de los sistemas complejos. La síntesis contemporánea de la EvoDevo resultará más fácil si se atiende a conceptualizaciones alternativas de la herencia que diluyan la oposición genética vs. desarrollo (genes vs. ambiente; Wimsatt, 1986; Wimsatt, 2001; Griffiths y Gray 1998; Griesemer, 2000; Oyama 2000a; Andrade, 2007).⁶ Así mismo, deben revisarse ideas como la de que el desarrollo es una consecuencia pasiva de la actividad de genes maestros (caso de la genética), o que el desarrollo es una consecuencia absoluta del desenvolvimiento de patrones y formas inherentes y universales en dicho proceso, independientes de su genética (caso de la embriología estructural; Burian, 1997). Tal abandono de ideas absolutistas es de imperiosa necesidad, no solo debido al proyecto mismo de integración, sino también a los recientes resultados experimentales de la biología molecular, en donde se evidencia que la ontogenia obedece más bien a la actividad de redes reguladoras interactivas entre genes y proteínas (Burian, 1997; Amundson, 2005).

Este tipo de propuestas tienen sentido al menos en su fase exploratoria y a la luz de un propósito integracionista. Como en todo proceso conciliatorio que pretenda ser exitoso, las dos partes deben ceder en algunos de sus postulados centrales, que muy bien podrían tomarse como el hilo conductor de un debate constructivo. Más aún cuando existe una coincidencia primordial: el deseo de integración disciplinar y la conciencia colectiva de lo importante y fructífero que resultaría promover una exitosa integración entre la teoría de evolución, la biología del desarrollo y la teoría de sistemas complejos. Esta es una larga y dispendiosa tarea que recién inicia en el ámbito investigativo y que debe pasar por la creación, unificación, aclaración y reformulación de conceptos y modelos propios de la EvoDevo.

⁶ Concretamente, la Teoría de los sistemas de desarrollo: a) rechaza la dicotomía genes vs. otros recursos del desarrollo y propone una democracia causal de diferentes tipos de recursos; b) no acepta la identificación de los genes como los únicos portadores de la información que desarrolla los fenotipos; c) rechaza la afirmación de que son los genes, más que los organismos o completos sistemas de desarrollo, las unidades primarias de replicación. Griffiths y Gray afirman con respecto a su propuesta "*The theory (DST) aims to provide an explanation of transgenerational stability of form which does not attribute it to the transmission of a blueprint or programme in the genome – a pseudo-explanation that inhibits work on the real mechanisms of development*" (Griffiths y Gray, 1998:125). Así mismo, definen recursos del desarrollo como aquellos que son parte de un sistema de desarrollo y "*whose presence in each generation is responsible for the characteristics that are stably replicated in that lineage*" (Ibid).

Así las cosas, un punto fundamental que hay que tener claro para abordar la integración es el siguiente: si el principal aporte que intenta hacer la biología del desarrollo o la teoría de los sistemas complejos en la integración EvoDevo es dar cuenta de la creatividad, orden natural y dirección evolutiva de la forma, a partir de mecanismos y procesos del desarrollo diferentes a la selección natural, entonces es necesario identificar y comprender cuáles son tales factores causales.

A continuación expondré algunos de los argumentos según los cuales los constreñimientos del desarrollo cargan con buena parte del peso creativo y la dirección evolutiva de los fenotipos. Para diversos autores, los constreñimientos son un punto fundamental de enlace entre evolución y desarrollo, razón por la cual discernir su naturaleza y su papel causal es una tarea inaplazable para la EvoDevo. Llamaré la atención sobre algunas discusiones y dificultades que acarrea la discusión en torno a los constreñimientos, a la vez que sugeriré algunas posibles salidas al respecto.

LOS CONSTREÑIMIENTOS DEL DESARROLLO COMO FACTORES DE EVOLUCIÓN

Los constreñimientos del desarrollo: ¿vino añejo en botellas nuevas? Numerosos trabajos sobre constreñimientos se han producido en las últimas dos décadas. Estos generalmente llaman la atención sobre el papel determinante de los procesos del desarrollo en la evolución. Sin embargo, vale la pena mencionar que dichos trabajos son, de alguna forma, la versión actualizada de ideas de morfológicos y estructuralistas precedentes y contemporáneos al mismo Darwin (como Geoffroy Saint-Hilaire, Goethe,⁷ von Baer, Owen, Haeckel, entre otros), así como de biólogos que en la primera mitad del siglo XX siguieron la tradición estructuralista y desarrollista precedente (a pesar del creciente avance de la síntesis moderna). Entre estos últimos encontramos a Gavin de Beer y a D'arcy Thompson. El primero es quien expande el concepto de heterocronía –originalmente incorporado por Haeckel– para denotar, cambios en el tiempo de desarrollo ontogenético de los organismos, los cuales tendrían gran incidencia fenotípica e importantes repercusiones evolutivas. Para de Beer, la heterocronía “es el mecanismo universal mediante el cual el desarrollo evoluciona” (cit. por Raff, 1996: 258). A su vez Thompson, 1942, menos caritativo con el proceso de selección natural, adjudica la forma de la mayoría de los rasgos de los organismos a fuerzas típicas de la física las cuales, según él, moldearían la forma de estos. Pero son los trabajos recientes en biología del desarrollo y los importantes descubrimientos en genética y biología moleculares los que le dan un sustento empírico fundamental a estas ideas ya tradicionales, permitiendo un avance de las mismas más detallado y acorde con los procesos ontogenéticos (me refiero aquí principalmente a los descubrimientos de genes reguladores, a la evidencia de una homología profunda y a la cada vez más atendida uniformidad ancestral de los planes corporales (Arthur, 1997; Maynard Smith y Szathmari, 1999; Carroll *et al.*, 2001; Carroll *et al.*, 2005; Gould, 2002; Amundson, 2005).

Ahora, si bien Jacob, 1977, había descrito acertadamente en *Evolution and Tinkering* la función que los constreñimientos podrían tener en la evolución, es en 1979, con la publicación del influyente artículo de Gould y Lewontin, *The Spandrels of St. Mark and the Panglossian Paradigm*, en donde los constreñimientos entran en escena como promotores de cambio evolutivo. Desde entonces los constreñimientos han sido referencia obligada en los trabajos en EvoDevo, tanto en el plano

⁷ Goethe se anticipó conceptual y empíricamente a los descubrimientos del programa ABC floral, al hablar de la estructura ‘tipo-hoja’ (*leaf-like*) que tienen todos los órganos de las plantas: “Furthermore I must confess to you that I have nearly discovered the secret of plant generation and structure, and that it is the simplest thing imaginable.... Namely it had become apparent to me that in the plant organ, which we ordinarily call the leaf, a true Proteus is concealed, who can hide and reveal himself in all sorts of configurations. From top to bottom a plant is all leaf, united so inseparably with the future bud that one cannot be imagined without the other” (Goethe, 1787).

empírico como en el teórico, hasta llegar a afianzarse hoy en día como uno de los pilares de la integración. Para diversos autores, los constreñimientos son un factor crucial en la relación entre evolución y desarrollo (Gould, 1989; Gould, 2002; Raff, 1996; Schwenk y Wagner, 2003; Rasskin-Gutman, 2004; Schlosser, 2007; Caponi, 2008), e incluso pueden verse como el punto donde más se acercan la biología evolutiva y la biología del desarrollo (Amundson, 1994). Dado lo anterior, una investigación en torno a los constreñimientos se hace necesaria para el avance de la EvoDevo.

La confusión en torno a los constreñimientos. No obstante la importancia que generalmente se le atribuye a los constreñimientos del desarrollo como factores evolutivos, el optimismo presente en muchos trabajos al respecto no está justificado del todo. Cualquier lector más o menos informado sabe que el tratamiento y análisis del tema está lejos de ser claro y sucinto. Aunque se han realizado numerosos esfuerzos por caracterizar y analizar su naturaleza, se requiere aún de gran dedicación para elucidar el asunto de los constreñimientos. No en vano, una buena cantidad de la literatura sobre los constreñimientos se centra en la confusión misma del tema, o al menos la menciona (Alberch, 1985; Gould, 1989; Gould, 2002; Antonovics y van Tienderen, 1991; Antonovics y van Tienderen, 1994; Perrin y Travis, 1992; Perrin y Travis, 1994; McKittrick, 1993; Amundson, 1994; Arthur, 1997; Schlichting y Pigliucci, 1998; Beldade y Brakefield, 2003; Brakefield, 2006; Schlosser, 2007). Por ejemplo, Beldade y Brakefield, 2003:119-120, sostienen que una de las principales causas de las confusiones y controversias acerca de los constreñimientos se debe a la precariedad y poco convincente de las pruebas (*tests*) aplicadas a ellos: "*Claims for constraints, just as those for adaptation (Gould y Lewontin, 1979), must be rigorously tested or they risk remaining biological 'just-so' stories*". A su vez, Schlichting y Pigliucci, 1998, resaltan la existencia de dicha controversia y llaman la atención sobre la necesidad de su solución. Asimismo, en un trabajo ya clásico, Antonovics y van Tienderen (Antonovics y van Tienderen, 1991; Antonovics y van Tienderen, 1994), en discusión con Perrin y Travis (Perrin y Travis, 1992; Perrin y Travis, 1994), evidencian lo confuso del uso terminológico de 'constreñimiento' y critican su multiplicidad referencial excesiva y confusa.

¿Cuál es la causa de la confusión en el tema de los constreñimientos? A mi modo de ver, y no pretendiendo ser exhaustivo, la confusión se ubica en cuatro planos, el terminológico, el conceptual, el referencial y el empírico: el término se ha usado de tantas formas y en tantos contextos, a la vez que se le han dado tantas calificaciones, taxonomías y definiciones, que la palabra misma pierde referencia tanto conceptual como teórica. Este hecho causa, obviamente, una recarga conceptual nociva y una operatividad limitada a la hora de llevar a cabo las pruebas experimentales sobre los constreñimientos. Una insalvable consecuencia de la falta de claridad conceptual y terminológica de una palabra, en cualquier campo del conocimiento, es la pérdida de la referencia objetiva de la misma, ocasionando un discurso confuso y poco productivo cuando este se basa en –o utiliza– la palabra en cuestión. En este caso de los constreñimientos, la obvia combinación de los planos de confusión mencionados ocasiona el desdibujamiento y/o pérdida de referencia del mecanismo causal positivo con que operan en evolución. Por tal motivo, mi interés en esta sección es hacer algo de claridad al respecto de los constreñimientos, señalando fuentes de confusión y delimitando sus clases fundamentales.

A continuación hago un breve repaso de algunas de las diversas aproximaciones, caracterizaciones y clasificaciones de los constreñimientos, concentrándome en aquellas que considero fundamentales en la discusión, ya sea por el aporte conceptual o empírico que otorgan, o por las flagrantes confusiones que promueven. Identificar tales aspectos debe servir como punto de apoyo en una fructífera revisión del concepto de constreñimiento.

DIVERSAS APROXIMACIONES AL FENÓMENO DE LOS CONSTREÑIMIENTOS

Constreñimientos universales y locales: el artículo del consenso. Un intento de categorizar

a los constreñimientos de forma sistemática aparece en el ya clásico artículo de Maynard Smith *et al.*, 1985. Allí, gracias a un esfuerzo multidisciplinario y consensuado, se estipula una definición canónica de ellos (cf. Reeve y Sherman, 1993; Amundson, 1994): “*Developmental constraints [are] defined as biases on the production of variant phenotypes or limitations on the phenotypic variability caused by the structure, character, composition, or dynamics of the developmental system*”. Así, dependiendo de ciertas características naturales de los organismos (como propiedades materiales de las que se construyen, requerimientos de información durante el proceso de desarrollo, patrones propios de los sistemas complejos, etc.) se trazan determinados senderos evolutivos que disminuyen la probabilidad de la aparición de ciertos fenotipos. En dicho artículo se distinguen concretamente cinco tipos de constreñimientos: [1] fenotipos accesibles o no, dado un mecanismo de desarrollo particular; [2] fenotipos accesibles o no, dado cualquier mecanismo de desarrollo; [3] fenotipos accesibles o no, por razones selectivas; [4] constreñimientos debidos a la selección estabilizadora (son una subclase del tipo 3); y [5] genotipos accesibles o no dado el sistema genético presente.

Aunque este artículo constituye un apreciable y temprano intento de caracterización de los constreñimientos (más aún, dada la experiencia de los autores en el tema), su alcance es cuestionable, ya que no logra esclarecer la independencia de éstos con respecto a los procesos de selección. En otras palabras: al mismo tiempo que los autores afirman que uno de sus objetivos es distinguir constreñimientos y selección natural, incluyen en su listado constreñimientos de tipo selectivo, como los referidos por los tipos 3 y 4. Esta confusión (i.e. catalogar a la selección natural como una clase de constreñimiento) hace difícil determinar el papel evolutivo real de los constreñimientos como mecanismos diferentes a la selección natural, tal y como se pretende que sean (Williams 1992; Reeve y Sherman, 1993).⁸ Ahora bien, un aspecto digno de apreciar y rescatar del artículo es que los autores presentan una clasificación bipartita, de tipo más general, de los constreñimientos: los distinguen entre universales y locales. Esta taxonomía pretende denotar la naturaleza de los constreñimientos, por lo cual, a mi juicio, resulta muy útil y esclarecedora (tanto conceptual como empíricamente). El punto aquí es entonces intentar especificar qué fenómenos intentan referenciar los autores con cada clase. Por un lado, los constreñimientos universales son aquellos impuestos por las leyes de la física y la química, a los que están sujetos todo objeto material del universo, incluyendo a los seres vivos (por ejemplo, las leyes de la palanca). Por el contrario, los constreñimientos locales son aquellos exclusivos de un taxón particular, y surgen como consecuencia de alguna característica específica y contingente fijada filogenéticamente en dicho grupo (por ejemplo, la imposibilidad de las monocotiledóneas de evolucionar en patrón bifurcado, tal y como lo hacen las dicotiledóneas). Sin embargo, según ellos, hay casos grises en donde se nubla la distinción universal/local. Por ejemplo, mencionan que una característica universal física en todos los seres vivos, como resulta ser la quiralidad levógira de los isómeros de las proteínas, es casual y contingente a ellos, dada la posibilidad

⁸ Reeve y Sherman, 1993, reducen los cinco tipos de constreñimientos enumerados por Maynard Smith *et al.*, 1985, a solo dos: selección contra procesos disruptivos del desarrollo y ausencia de variación genética. El primero es aún de tipo selectivo, según ellos, aunque desde un ámbito interno al individuo: la selección penalizará aquellos procesos de desarrollo que impliquen cambios detrimentales en la ontogenia, esto es, que reduzcan o interrumpan la estabilidad de ésta (lo que podría llamarse ‘selección natural a nivel interno.’ El segundo, según estos autores, solo adquiere importancia en casos donde el ambiente cambia de manera radical en cortas escalas de tiempo – imposibilitando que aparezca un fenotipo adecuado dadas las nuevas condiciones externas (Reeve y Sherman, 1993: 21-2). En caso de intentar establecer una coincidencia interpretativa en lo referente al artículo en cuestión, se podría enumerar una serie de reservas e interrogantes que apuntan hacia el mismo blanco, a saber, la falta de claridad con que se expone la diferencia entre selección natural y constreñimientos (llegando incluso a identificarlos), diferencia crucial en el intento de delimitar el papel evolutivo que le corresponde a cada uno de estos factores.

existente de isómeros dextrogiros (los azúcares).⁹ Un punto importante en torno a esta taxonomía que divide a los constreñimientos en universales y locales es que coincide en lo esencial con la división bipartita hecha por Gould y Lewontin, 1979, Gould, 2002, lo que refuerza su importancia como clasificación base a tener en cuenta en su estudio. Sobre esto volveré más adelante. Por lo pronto, es posible afirmar que los constreñimientos, de acuerdo con esta taxonomía, serían de dos clases:

1. Universales: son consecuencia directa de las leyes de la física. Aplican a todos los sistemas físicos y no dependen de ninguna característica particular de los organismos. Surgen de las propiedades invariantes de ciertos materiales o de la dinámica de los sistemas complejos (i.e. son a-históricos y necesarios).
2. Locales: surgen como consecuencia de alguna característica particular y contingente de un taxón, como en el ejemplo de las monocotiledóneas (i.e. son históricos y contingentes).

Las múltiples taxonomías de los constreñimientos. Aunque algunos estudios posteriores han concordado de una u otra forma con la definición canónica de constreñimiento expresada en el artículo del consenso (Alberch, 1985; Schwenk y Wagner, 2003) y con su división bipartita en universales y locales (Gould, 1989; Gould, 2002; Brandon, 1999; Shapiro, 2004), esta última ha pasado más bien desapercibida, tal y como lo evidencia las múltiples y disímiles clasificaciones propuestas en varios trabajos importantes sobre los constreñimientos.

Por ejemplo, Raff, 1996, discrimina a los constreñimientos del desarrollo de la siguiente forma: genéticos, materiales, mecánicos, filogenéticos, estructurales, por reglas ontogenéticas y por complejidad. Si bien Raff ofrece esta taxonomía (que pretende ser exhaustiva) para determinar los tipos específicos de constreñimientos, el punto que enfatiza (a lo largo del capítulo que le dedica al tema en su libro de 1996) es que no es posible determinar las causas precisas de la ausencia de ciertos patrones fenotípicos –es decir, de la población discreta del morfoespacio (que puede deberse a constreñimientos, a selección natural o al azar). Por otra parte, Gilbert, 2000, divide a los constreñimientos en físicos, morfogenéticos y filogenéticos, afirmando que los tres son tipos de constreñimientos del desarrollo. Gilbert señala que estos últimos, además de limitar los fenotipos posibles, inducen ciertas direcciones en los cambios morfológicos (e inhiben otras). Otra clasificación es la que exponen Schlichting y Pigliucci, 1998. En un intento por eliminar la confusión acerca del tema, presentan la siguiente taxonomía de constreñimientos: genéticos/epigenéticos, selectivos, ecológicos, del desarrollo, mecánicos y filogenéticos. Esta taxonomía no resulta muy esclarecedora, pues no solo incluye a la selección natural como un constreñimiento (la mayor inconformidad frente al artículo del consenso), sino que también diferencia a los constreñimientos genéticos/epigenéticos de los del desarrollo, cuando estos últimos deberían subsumir a los primeros. De hecho, afirman “*Most phenomena currently considered to be constraints are, in fact, instances of the operation of natural selection*” (Schlichting y Pigliucci, 1998: 168). A su vez, Arthur, 1997, propone tres tipos de constreñimientos: del desarrollo, selectivos internos y selectivos externos.

Las clasificaciones mencionadas no solo resultan confusas por las diversas clases y tipos de constreñimientos propuestas, muestran también otro foco importante de disparidad: algunos autores han subsumido ciertos tipos de constreñimientos bajo la gran categoría de ‘constreñimientos del desarrollo’, mientras que otros han encontrado diferencias tan claras entre ellos, que

⁹ Quiralidad levogira: refiere a sustancias que desvían el plano de la luz polarizada hacia la izquierda. Quiralidad dextrogira: refiere las que desvían el plano de la luz polarizada hacia la derecha.

se hace muy difícil considerarlos como de la misma clase. Así, por ejemplo, Maynard Smith *et al.*, 1985, al examinar el origen de los constreñimientos, asumen que los filogenéticos caen dentro de la clase de constreñimientos del desarrollo, mientras que McKittrick, 1993, afirma que el concepto de ‘constreñimiento del desarrollo’ y el ‘constreñimiento filogenético’,¹⁰ si bien están estrechamente relacionados, no son idénticos, pues pueden ser estudiados teórica y empíricamente por separado (316-318). Por el contrario, para Williams, 1992: 80: los constreñimientos del desarrollo son una subclase de los filogenéticos o históricos: “*Developmental constraints are merely a special kind of phylogenetic constraints, because developmental mechanisms are as much a legacy of past evolution as any other mechanisms*” (ver también Brandon, 1999). Esta afirmación no sorprende pues, curiosamente, ya se encontraba en Gould y Lewontin, 1979: para ellos los constreñimientos del desarrollo son una subcategoría de los constreñimientos históricos. Gould (Gould, 1989; Gould, 2002), a su vez, divide a los constreñimientos en solo dos tipos, estructurales e históricos, dedicando gran parte de su estudio a estos últimos. La división de Gould coincide en lo esencial con la división general presentada en el artículo del consenso: constreñimientos universales y locales.

Con lo expuesto hasta aquí es posible observar la evidente falta de uniformidad alrededor de los estudios y clasificaciones sobre constreñimientos. No solo se enumeran clases, tipos y términos disímiles, dependiendo de cada autor; tampoco hay acuerdo con respecto a cuál categoría debe subsumir a la(s) otra(s). ¿Son los constreñimientos del desarrollo una subclase de los filogenéticos? ¿O viceversa? Más aún, ¿son dos clases completamente diferentes? ¿Qué pasa con las demás clases o tipos? ¿Cuáles deben subsumir a cuáles? La multiplicidad de tipos y clases superpuestas de constreñimientos es una causa obvia (y en parte una consecuencia obvia) de la confusión conceptual y referencial que remarqué arriba. Esta confusión es referida de forma particular por Antonovics y van Tienderen, quienes titulan a su artículo sobre el tema *Ontoecogenophyloconstraints? The chaos of constraint terminology* (Antonovics y van Tienderen, 1991), resaltando la escasa operatividad del término ‘constreñimiento’ debido, principalmente, a la multiplicidad de usos de éste último.

Dado este hecho y en pos de una clarificación inicial de la confusión, propongo que se tome en serio a la división clásica de Maynard Smith *et al.*, 1985 (constreñimientos universales y locales) y se relacione con la noción de ‘constreñimientos del desarrollo’.

Constreñimientos del desarrollo: ¿universales o locales? Ahora bien, independientemente de lo confuso y excesivamente pluralista de la multiplicidad taxonómica de los constreñimientos, evidenciada en las diversas clasificaciones propuestas, un aspecto que me parece importante extraer y rescatar, en pos de un criterio general de discriminación objetivo, es la recurrente referencia a la diferencia entre dos grandes clases claramente discernibles de constreñimientos: A) universales (o estructurales) y locales (o históricos o filogenéticos). Con respecto a estas dos clases generales, tal y como mencioné arriba, cada una de ellas tiene sus propios requerimientos conceptuales y empíricos claramente definidos, de manera tal que es posible diferenciarlos en esencia (haciendo posible que cualquier constreñimiento pueda ubicarse como un tipo al interior de cada clase).

De acuerdo con esta clasificación ¿cómo se relacionan con ella y en dónde se ubican los constreñimientos del desarrollo? Con respecto a estos, es posible discernir al menos dos vertientes en su

¹⁰ Es necesario anotar que los constreñimientos filogenéticos o históricos, entendidos como rasgos fijados ancestralmente en una filogenia, pueden estar causados por múltiples factores, como eventos de selección natural, de deriva, de desarrollo, de simbiosis o estocásticos, sucedidos tempranamente en la escala evolutiva. El punto que señala la noción de ‘constreñimientos filogenéticos’ es la idea de estabilidad y variabilidad restringida que imprimen a la forma, en contraposición a la variabilidad permanente e isotrópica que para algunos supone la visión externalista de la evolución por selección natural. En este sentido, constreñimiento local e histórico coinciden en esencia y solo difieren en su término.

uso terminológico general. Son usados o bien como: a. una gran clase general que engloba a todos los demás tipos de constreñimientos (Alberch, 1982; Maynard Smith *et al.*, 1985; Raff, 1996; Gilbert, 2000); o bien como b. un tipo al interior de una clase más general: los filogenéticos o históricos (Gould y Lewontin, 1979, Endler, 1986; Gould 1989; Gould, 2002; Williams, 1992; Brandon, 1999).

Si atendemos al primer caso (los constreñimientos del desarrollo como una gran clase que subsume a todas las demás), los requerimientos de la ontogenia podrían definirse como: todos aquellos constreñimientos presentes e implantados en el proceso de desarrollo que, ya sean necesarios/físicos o contingentes/históricos, juegan un papel fundamental en la conformación de la forma orgánica. Para Gilbert, 2000, por ejemplo, atendiendo a su clasificación tripartita, los constreñimientos físicos impedirían violar las leyes de la física y la química en los procesos de desarrollo (y producir un vertebrado que se desplace sobre ruedas naturales en vez de extremidades, por ejemplo), mientras que los morfogenéticos son aquellos que permiten, dadas ciertas reglas matemáticas de construcción arquitectónica, solo ciertos patrones exclusivos de desarrollo (como el de los miembros tetrápodos, instanciados en las reglas del modelo de reacción-difusión). Los constreñimientos filogenéticos, el tercer tipo de constreñimientos del desarrollo según Gilbert, serían aquellos eventos históricos que se implantan en la genética y desarrollo de los organismos y que resultan imposibles de reversar (como por ejemplo los propios de la organogénesis en vertebrados: “(...) *once a vertebrate, it is difficult to evolve into anything else*” (Gilbert, 2000: 702).¹¹ Con la división hecha por Gilbert (y que puede aplicarse sin complicaciones a la de Raff, 1996, y a la de Maynard Smith *et al.*, 1985, los constreñimientos del desarrollo serían simplemente todos los patrones y reglas de construcción morfogenéticas que, sin importar su naturaleza, se encuentran presentes durante la ontogenia de los seres vivos.

Un punto que me parece importante resaltar aquí es el siguiente: todas las reglas ontogenéticas (i.e., los constreñimientos del desarrollo) presentes en la morfogénesis pueden ser solo de dos clases: necesarias (por leyes físico químicas y matemáticas –tipos uno y dos de Gilbert) o históricas (contingencias filogenéticas– tipo tres de Gilbert). Dado que es posible reacomodar la división tripartita hecha por Gilbert (y también la de Raff)¹² de acuerdo a esta taxonomía bipartita, llamo la atención sobre su adecuación con la división bipartita de los constreñimientos: universales (o necesarios) y locales (o históricos). Este hecho evidencia, a mi modo de ver, lo fundamental y primario de la clasificación bipartita sobre las demás.

Con respecto al segundo uso común de ‘constreñimientos del desarrollo’, en donde se los ve estrictamente como una subclase de los filogenéticos, el asunto pareciera complicarse un poco con respecto a su adecuación con la división bipartita, pues los constreñimientos necesarios o universales quedarían fuera de este enfoque, dado el carácter exclusivamente histórico y taxonómico de los del desarrollo. Sin embargo, no veo mayor problema en acomodar este uso a la taxonomía bipartita mencionada (estrategia adoptada, con ciertos matices, por Brandon, 1999, y Gould, 2002. Los constreñimientos del desarrollo referirían a aquellas eventualidades que se fijaron an-

¹¹ La cita completa va así: (...) *there are inductions in the skin that form feathers, scales. If they do not occur, the skin or patch of skin may lack these structures, but the rest of the body is unchanged. But during early organogenesis, the interactions are more global. Failure to have the heart in a certain place can affect the induction of eyes. Failure to induce the mesoderm in a certain region leads to malformation of the kidneys, limbs and tail. It is this stage that constraints evolution and that typifies the vertebrate phylum. Thus, once a vertebrate* (...) (Gilbert, 2000: 702).

¹² La clasificación de Raff (expuesta arriba) puede reacomodarse de la siguiente forma: constreñimientos filogenéticos, genéticos y por reglas ontogenéticas serían tipos de constreñimientos históricos o locales; los constreñimientos materiales, mecánicos, estructurales y por complejidad serían tipos de constreñimientos universales.

cestralmente en las filogenias tempranas y que generaron patrones morfológicos en los organismos y sus procesos de desarrollo. Esto, a diferencia de los requerimientos estructurales necesarios y universales por leyes fisicoquímicas que deben seguir todos los sistemas físicos y que están siempre presentes en la naturaleza, independientemente de la evolución. Estos segundos, aunque de naturaleza distinta a los históricos, también serían constreñimientos que deben respetar, sin excepción, los sistemas en desarrollo (aunque no los llamemos propiamente ‘constreñimientos del desarrollo’).

Dada la posibilidad de esta reorganización taxonómica de los constreñimientos a partir de la clasificación bipartita, recomiendo rescatarla, no solo por su simplicidad, robustez y utilidad metodológica, también en aras de una mayor clarificación en torno al tema.

Aproximaciones ortodoxas: otro escollo a superar. La confusión acerca de la referencia conceptual y fáctica de ‘constreñimiento’, a la que me he referido en las dos últimas secciones, es fomentada con la aproximación extrema y radical que hacen algunos autores. De nada servirán aclaraciones conceptuales y factuales como las que acabo de hacer si estas no vienen acompañadas de un espíritu integracionista. Los constreñimientos han sido frecuentemente interpretados de manera parcial y acomodada tanto para encajar dentro de lineamientos estrictamente darwinistas, con una visión externalista de la evolución a la base (Dawkins, 1999 [1982]; Reeve y Sherman, 1993; Dennett, 1995; Sober, 1998; Sterelny, 2001), como para reafirmar su primacía a la hora de explicar la morfología de los organismos, independientemente del mecanismo de selección natural (Gould y Lewontin, 1979; Alberch, 1982; Saunders, 1989; Goodwin, 1984; Goodwin, 1998 [1994]; Denton *et al.*, 2003; Edelman y Denton, 2007). En cada enfoque ortodoxo se adopta una concepción de constreñimiento acorde con los principios que en cada caso se pretenden defender, llevando tanto a una subestimación de ellos (los constreñimientos) por parte de ciertos darwinistas, como a una sobrevaloración de ellos por parte de ciertos estructuralistas. Por ejemplo, dentro de la primera perspectiva, Dennett, 1995, sostiene que la mejor forma de detectar un constreñimiento es suponer el mejor diseño de un rasgo para un ambiente determinado (i.e., hacer una aproximación adaptacionista) y, de no estar presente dicho rasgo, se asume la existencia de un constreñimiento. Así mismo, afirma que decir que el que una adaptación pasada constriña la forma presente para nuevos cambios es, en últimas, dar una explicación adaptacionista. La idea de fondo en la posición darwinista radical (o ‘ultradarwinista,’ como la llama Ruse) es que no hay constreñimientos reales y efectivos sobre la variación, de forma tal que finalmente es la presión selectiva del entorno exterior al individuo (su ambiente ecológico) la que da dirección a la variación prolija, conformando los rasgos morfológicos de acuerdo a sus requerimientos (y que pueden variar en cualquier momento). Es necesario anotar que la visión ‘externalista’, en su forma radical, constituye una aproximación metodológica recurrente en varios campos de la investigación en biología, como la ecología, la etología o las aproximaciones seleccionistas de la cognición (cf. Endler, 1986), campos que a su vez son los mayormente conocidos y difundidos en los ámbitos académico y divulgativo. Ahora bien, independientemente de lo provechoso que sea el ‘adaptacionismo metodológico’, que indudablemente ha traído enormes adelantos en los campos mencionados, es necesario aminorar el excesivo optimismo de algunos y evitar dar un paso adicional hacia una generalización injustificada de sus postulados (tal y como lo hacen Mayr, 1982; Reeve y Sherman, 1993; Dennett, 1995 o Dawkins (Dawkins, 1998 [1983], Dawkins, 1999 [1982])), y como denuncian Gould y Lewontin, 1979). Puesto en otras palabras, una cosa es decir que, como método investigativo, se debe hacer una ‘aproximación seleccionista’ a todo rasgo, y una muy diferente decir que todo rasgo seguramente ha sido conformado, modificado o mantenido invariable ‘exclusivamente’ por la selección natural (que la selección natural ha sido la única causa de su pasado, de su presente y lo será de su futuro). Hacer una aproximación metodológica y no asumir constreñimientos (por mera utilidad operativa) es muy diferente a pensar y creer *a priori* que no los hay (pues la selección natural es tan poderosa

que puede, dadas las condiciones adecuadas, quebrarlos).¹³ Lamentablemente, el darwinismo generalmente ha sido asociado con esta última doctrina, ocasionando innumerables críticas plenamente justificadas y ya suficientemente conocidas (Griffiths, 1996a; Godfrey-Smith, 2001). Una visión menos ‘efusiva’ de la selección natural y de la variación, que resulte más acorde con su fenomenología factual y atienda su carácter histórico, es condición necesaria para el proyecto de integración. La selección natural no debe identificarse, de ninguna manera, con la visión estrictamente externalista de la evolución. Desafortunadamente ese ha sido usualmente el caso.

Pero desde la otra orilla disciplinar el asunto no gana mayor congruencia. Como ya mencioné, aquí se encuentran autores como Alberch, 1982, Goodwin (Goodwin, 1984; Goodwin, 1998 [1994]), Denton *et al.*, 2003, Edelman y Denton, 2007. También, recurrentemente, Gould resalta la importancia evolutiva de los constreñimientos por encima del aspecto selectivo. En un caso particular sostiene “*the constraints of inherited form and developmental pathways may so channel any change that even though selection induces motion down permitted paths, the channel itself represents the primary determinant of evolutionary direction*” (Gould, 1982: 383). Algo similar habían sostenido Gould y Lewontin en el resumen de su famoso artículo de 1979: [...] *with Bauplane so constrained by phyletic heritage, pathways of development, and general architecture, that the constraints themselves become more interesting and more important in delimiting pathways of change than the selective force that may mediate change when it occurs*” (énfasis mío). La idea general que subyace al estructuralismo ortodoxo (que se remonta a Thompson, 1942) es que ni la selección natural ni la historia han jugado un papel fundamental en la evolución de la forma orgánica. Para este tipo de autores la evolución es el resultado exclusivo de leyes físicas, de constreñimientos de auto-organización y patrones de complejidad, necesarios, ahistóricos y no contingentes, presentes en todo sistema complejo e instanciados ‘internamente’ al individuo en su proceso de morfogénesis. De esta postura se desprenden dos puntos básicos propositivos: a) los requerimientos biológicos y físicos propios de los sistemas complejos son los principales promotores del orden natural de los seres vivos y su conformación morfológica (Alberch, 1982; Goodwin, 1984; Goodwin, 1998; Kauffman, 1993; Kauffman, 1995). La mayoría de patrones fenotípicos con repercusión evolutiva vienen principalmente determinados por la ontogenia de los sistemas biológicos y los mecanismos que operan en dicho proceso (Alberch, 1982; Alberch, 1985; Saunders, 1989). El papel de la selección natural simplemente sería, desde este enfoque radical, distribuir el porcentaje de las formas orgánicas en la población. En palabras de Kauffman: “*In crafting the living world, selection has always acted on systems that exhibit spontaneous order*” (Kauffman, 1995: VIII, 25). Sin embargo, es preciso mencionar que esta postura ha sido fuertemente criticada no solo desde el darwinismo, también estudiosos del desarrollo y de la EvoDevo ven con bastante reparo y escepticismo una aproximación estrictamente estructuralista y tipológica de la evolución (Raff, 1996; Griffiths, 1996a; Griffiths, 1996b; Gould, 2002).

¹³ Para entender este punto resulta útil referenciar el trabajo de Godfrey-Smith, 2001, quien divide el adaptacionismo en tres tipos: 1. Empírico; 2. Explicativo y 3. Metodológico. El empírico lo define así: “*natural selection is a powerful and ubiquitous force, and there are few constraints, except general and obvious ones, on the biological variation that fuels it. To a large degree, it is possible to predict and explain the outcome of evolutionary processes by attending only to the role played by selection. No other evolutionary factor has this degree of causal importance. This is (...) the most familiar of the three views*”. El metodológico va así: “*The best way for scientists to approach biological systems is to look for features of adaptation and good design. Adaptation is a good ‘organizing concept’ for evolutionary research.*” El adaptacionismo explicativo afirma simplemente que las cuestiones más importantes de la biología evolutiva son las que atienden la adaptación entre organismo y ambiente. A mi modo de ver, el error recurrente es adoptar el tipo 3, y pasar luego, injustificadamente, a sostener, los tipos 1 y 2. Un ejemplo indiscutible de esta práctica serían, además de Dawkins, 1998 [1983], Dennett, 1995, Reeve y Sherman, 1993.

Una moraleja positiva puede extraerse de toda esta situación: la estrategia radical de negar la importancia del factor causal esgrimido por la escuela rival (ya sea neodarwinismo o estructuralismo) seguida por los autores mencionados es, a todas luces, improductiva. El adoptar posturas extremas implica negar, por mera conveniencia o ignorancia, hechos evidentes de la naturaleza que (aunque son señalados exageradamente por la escuela rival) no pueden obviarse ni desatenderse en una explicación completa y fidedigna de la evolución. Una estrategia radical de este tipo, además de resultar contraintuitiva, no hace más que contribuir a la confusión conceptual y referencial mencionada con respecto al papel causal evolutivo de los constreñimientos. Lo que este recuento general de las posiciones radicales muestra, a mi modo de ver, es lo nocivo de concentrarse en solo un mecanismo biológico como causa de la forma biológica. Aproximaciones integracionistas, de democracia causal (sensu Oyama, 2000b) como las mencionadas arriba, son las requeridas en el programa de la EvoDevo. La elucidación del asunto de los constreñimientos no puede, sin duda alguna, escapar a este requerimiento.

CONCLUSIONES

Evolución y desarrollo son dos procesos naturales íntimamente ligados. La necesidad de develar la complejidad presente en la intersección de ellos ha promovido la creación de una nueva disciplina conocida como EvoDevo. El análisis presentado en las páginas precedentes permite comprender la importancia de los constreñimientos como factores de estabilidad y cambio evolutivo, lo que los ubica en el epicentro de la EvoDevo. A pesar de la confusión que rodea el tema, es posible hacer algo de claridad a partir de un análisis conceptual y un examen factual de los constreñimientos. Esa ha sido mi intención a lo largo de estas páginas. Si bien el asunto está aún lejos de ser definitivamente aclarado, algunas ideas al respecto parecen tener suficiente robustez como para ser tomadas en serio. Me refiero tanto a la necesidad de evitar aproximaciones ortodoxas al fenómeno de los constreñimientos, como a la importancia de recobrar la clasificación bipartita de ellos. Con respecto a esta última, argumenté en favor de recuperar y extender su uso, toda vez que separa en dos clases, con justificadas bases empíricas y teóricas, la naturaleza de los constreñimientos: universales y locales. El uso generalizado de esta taxonomía puede brindar gran claridad en torno a la confusión que rodea la conceptualización del término y su referencia empírica, a la vez que permite cierto grado de optimismo en torno a una posible extensión de esta definición a ámbitos experimentales. Estos dos puntos son, a mi modo de ver, razón suficiente para adoptarla como punto de partida en los estudios de los constreñimientos.

AGRADECIMIENTOS

La redacción de este texto se hace posible gracias a una beca del Servicio de Intercambio Académico de Alemania (DAAD), que financia mi proyecto de investigación.

BIBLIOGRAFÍA

- ALBERCH P. Developmental Constraints in Evolutionary Processes. En: Bonner JT, editor. *Evol Dev*. Berlin: Springer-Verlag; 1982. p. 313-332.
- ALBERCH P. Developmental Constraints: Why St. Bernards Often Have an Extra Digit and Poodles Never Do'. *Am Nat*. 1985;1(3):430-433.
- AMUNDSON R. Two Concepts of Constraint. *Philos Sci*. 1994;61.
- AMUNDSON R. *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*. Cambridge University Press; 2005.

-
- ANDRADE E. A Semiotic Analysis of the Interface between Evolutionary and Developmental Processes. *triple C*. 2007;5(2):11-23.
- ANDRADE E. La ontogenia del pensamiento evolutivo. Hacia una interpretación semiótica de la naturaleza. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia; 2009.
- ANTONOVICS J, VAN TIENDEREN P. 'Ontoecogenophiloconstraints? The Caos of Constraints Terminology'. *Trends Ecol Evol*. 1991;5(6).
- ANTONOVICS J, VAN TIENDEREN P. Constraints in evolution: on the baby and the bath water'. *Funct Ecol*. 1994;8(1):139-140.
- ARTHUR W. The Origin of Animal Body Plans. Cambridge University Press; 1997.
- ARTHUR W. The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms. *Evol Dev*. 2000;5(2):49-57.
- AYALA F. Darwin's Revolution. En: Campbell J, Schopf W. Editores. *Creative Evolution* Boston: Jones and Bartlett; 1993. p. 1-17.
- BELDADE P, BRAKEFIELD PM. The difficulty of agreeing about constraints. En *Evolution and Development*. *Evol Dev*. 2003;5:2.
- BRAKEFIELD P. 'Evo-devo and constraints on selection', en *Trends in Ecology and Evolution*. *Evol Ecol*. 2006;21(7).
- BRANDON R. Teleology in Self-organizing Systems. En: Feltz, Crommenlinck, Goujon, editors. *Auto-organisation et émergence dans les sciences de la vie*. OUSIA: Bruxelles; 1999.
- BRIGANDT I. Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability. *Biol Philos*. 2007;22:709-725.
- BURIAN R. On Conflicts Between Genetic and Developmental Viewpoints and their Resolution in Molecular Biology. En: Dalla Ch, Doets K, Mundici D, van Benthem J, editores. *Structure and Norms in Science*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers; 1997. p. 243-264.
- BURIAN R. General Introduction to the Symposium of Evolutionary Developmental Biology: Paradigms, Problems, and Prospects. *Am Zool*. 2000;40:711-717.
- CALLEBAUT W, MÜLLER G, NEWMAN S. The Organismic Systems Approach. En: Sansom R, Brandon R, editores. *Integrating Evolution and Development*. Cambridge MA: MIT Press; 2007. p. 25-92.
- CAMPBELL D. Downward Causation in Hierarchically Organized Biological Systems, en Ayala F, Dobzhansky Th, editores. *Studies in The Philosophy of Biology*. Londres: MacMillan; 1974. p. 179-186.
- CAPONI G. El Segundo pilar. La biología evolucionaria desenvolvimental y el surgimiento de una teoría complementaria a la teoría de la selección natural. *Ludus Vitalis*. 2008;29:3-32.
- CARROLL SB, GRENIER J, WEATHERBEE S. *From DNA to Diversity*. Blackwell Publishing; 2001.
- CARROLL SB, GRENIER J, WEATHERBEE S. *From DNA to Diversity*. Segunda Edición. Revisited; Blackwell Publishing; 2005.
- COLLINS JP, GILBERT S, LAUBICHLER MD, MÜLLER GB. Modeling in EvoDevo: How to integrate Development, Evolution and Ecology. En: Laubichler MD, Müller GB, editores. *Modeling Biology*; 2007. p. 355-378.
- DARWIN C. [1859]. *The Origin of Species*, Kent, GB: Wordsworth; 1998.
- DAWKINS R. *The Selfish Gene*. Oxford University Press; 1976.
- DAWKINS R. [1982] *The Extended Phenotype*. Oxford University Press; 1999.
- DAWKINS R. [1983]. Universal Darwinism, en Hull & Ruse, editores. *The Philosophy of Biology*. Oxford University Press; 1998
- DENNETT D. *Darwin's Dangerous Idea*. Simon & Schuster; 1995.

- DENTON MJ, DEARDEN PK, SOWERBY SJ. Physical law not natural selection as the major determinant of biological complexity in the subcellular realm. *BioSystems*. 2003;71.
- DOBZHANSKY TH. Chance and Creativity in evolution. En: Ayala F, Dobzhansky Th, editores. *Studies in The Philosophy of Biology*. Londres: MacMillan; 1974. p. 179-186.
- EDELMANN J, DENTON M. The uniqueness of biological self-organization: Challenging the darwinian paradigm. *Biol Philos*. 2007;22:579-601.
- ENDLER J. *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press; 1986.
- GILBERT S. *Developmental Biology*. Sinauer Academic Press; 2000.
- GILBERT SF, OPITZ JM, RAFF RA. Resynthesizing evolutionary and developmental biology. *Dev Biol*. 1996;173:357-372.
- GODFREY-SMITH P. Three Kinds of Adaptationism. En: Orzack y Sober, editores. *Adaptationism and Optimality*. Cambridge University Press; 2001.
- GOETHE JW. *Italian Journey*. Suhrkamp ed.; trans. Robert R Heitner, (serial online) [1787] Vol 6. Cita disponible en: URL: http://www.newworldencyclopedia.org/entry/Johann_Wolfgang_von_Goethe
- GOODWIN B. Changing from an evolutionary to a generative paradigm in biology. En *Evolutionary Theory: Paths into the future*. Wiley & Sons; 1984.
- GOODWIN B. [1994] Las manchas del leopardo. Tusquets; 1998.
- GOULD SJ. Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory. *Science*, 1982;216: 380-387.
- GOULD SJ. A Developmental Constraint on Cerion. *Evolution*. 1989;43.
- GOULD SJ. *The Structure of Evolutionary Theory*. Harvard University Press; 2002.
- GOULD SJ, LEWONTIN RC. The spandrels of San Marcos and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 1979;205:581-598.
- GRIESEMER J. Development, Culture, and the Units of Inheritance. *Philos Sci*. 2000;67.
- GRIFFITHS P. Darwinism, Process Structuralism, and Natural Kinds. *Philos Sci*. 1996a; 63.
- GRIFFITHS P. The Historical Turn in the Study of Adaptation. *The Brit. J. Phil. Sci*. 1996b; 47.
- GRIFFITHS P, GRAY R. Developmental Systems and Evolutionary Explanation. En Hull & Ruse, editors. *Philos Biol*. University Press; 1998.
- HALL B. Evo-devo or devo-evo –does it matter?. *Evol Dev*. 2000;2(4):177-178.
- HALL B. Evo-Devo: Evolutionary developmental mechanisms. *Int J Dev Biol*. 2003;47: 491-495.
- HAMBURGER V. Embryology and the Modern Synthesis in evolutionary theory. En: Mayr E, Provine W, editors. *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. New York: Cambridge University Press; 1980. p. 97-112.
- HULL D. Introduction to Part II: Development' en Hull & Ruse, editores. *The Philosophy of Biology*. Biol Philos. Oxford University Press; 1998.
- JACOB F. Evolution and Tinkering. *Science*. 1977;196(4295):1161-1166.
- KAUFFMAN S. *The Origins of Order*. Oxford University Press; 1993.
- KAUFFMAN S. *At Home in the Universe*. Oxford University Press; 1995.
- KIRSCHNER M, GERHART J. *The Plausibility of Life: Resolving Darwin's Dilemma*. Yale University Press; 2005.
- LAUBICHLER M, MAIENSCHIN J. Embryos, Cells, and Organisms: Reflections on the History of Evolutionary Developmental Biology. En: Sansom R, Brandon R, editores. *Integrating Evolution and Development*, Cambridge MA: MIT Press; 2007. p. 1-24.
- LOVE A. Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of evolutionary and Developmental Biology. *Biol Philos*. 2003;18:309-345.

- MARTÍNEZ M. La selección natural y su papel causal en la generación de la forma. En: Rosas A, editor. *Filosofía, Darwinismo y Evolución*. Bogotá: Universidad Nacional; 2007. p. 19-35.
- MARTÍNEZ M. EvoDevo, Complexity, and Multilevel Causation. En: *Lamarck & Darwin: 200 Years of Evolutionism*. Ponce A y Martínez-Contreras J, editores. México: Siglo XXI. En prensa; 2010.
- MARTÍNEZ M, ANDRADE E. La contingencia de los patrones de organización biológica: superando la dicotomía entre pensamiento tipológico y poblacional. En: Abrantes P, editor. *Filosofía de la Biología*. Artmed Editorial: Sao Paulo. En prensa; 2010.
- MARTÍNEZ M, MOYA A. "Selección natural, creatividad y causalidad". *Teorema*. 2009; 28(2):71-94.
- MAYNARD SMITH J. BURIAN, KAUFFMAN, ALBERCH, CAMPBELL, GOODWIN, LANDE, RAUP, WOLPERT. *Developmental Constraints and Evolution*. Q Rev Biol. 1985:60.
- MAYNARD SMITH J, SZATHMÁRY E. *The Origins of Life*. Oxford University Press; 1999.
- MAYR E. *The Growth of Biological Thought*. The Belknap Press of Harvard University Press; 1982.
- MCKITTRICK MC. Phylogenetic Constraint in Evolutionary Theory: Has It Any Explanatory Power?. *Annu Rev Ecol Syst*. 1993;24:307-330.
- MOYA A, LATORRE A. Las concepciones internalista y externalista de la evolución biológica. *Ludus Vitalis*. 2004;12(21):179-196.
- MÜLLER G. *Evolutionary Developmental Biology*. En: Wuketits F, Ayala F, editores. *Handbook in Evolution*, Weinheim: Wiley-VCH. 2005;87-115.
- NEANDER K. Pruning the Tree of Life. *Br J Philos Sci*. 1995;46:59-80
- OYAMA S. *The Ontogeny of Information*. Duke University Press; 2000a.
- OYAMA S. Causal contributions and causal democracy in developmental systems theory. *Philos Sci*. 2000b;67:S332-347.
- PERRIN N, TRAVIS J. On the Use of Constraints in Evolutionary Biology and Some Reactions to Them. *Funct Ecol*. 1992;6(3).
- PERRIN N, TRAVIS J. Reply to Talmud. *Functional Ecology*, 1994;8(1).
- PLUTYNSKI A. Explaining how and explaining why: developmental and evolutionary explanations of dominance. *Biol Philos*. 2008;23:363-381.
- PUST J. Natural selection and the traits of individual organisms. *Biol Philos*. 2004;19:765-779.
- RAFF R. *The Shape of Life*. Chicago University Press; 1996.
- RASSKIN-GUTMAN D. Boundary constraints for the emergence of form. En: Müller G, Newman S, editores. *Origination of Organismal Form*. MIT Press; 2003. p. 305-322.
- RASSKIN-GUTMAN, D. Modularity: Jumping Forms Within Morphospace. En: Callebaut W, Rasskin-Gutman D, editores. *Modularity: Understanding natural Complex Systems*. MIT Press; 2004.
- REEVE HK, SHERMAN P. Adaptation and the Goals of Evolutionary Research. *Q Rev Biol*. 1993;68(1):1-32.
- ROSEN D, BUTH D. Empirical Evolutionary research Versus Neo-Darwinian Speculation. *Syst Zool*. 1980;29(3):300-308.
- RUSE M. Is Evo-Devo a New Evolutionary Paradigm?. En: O'Hear, A, Editor. *Philosophy, Biology and Life*. Cambridge University Press; 2005.
- RUSE M. Darwinian Evolutionary Theory: its Structure and its Mechanism. En Ruse, M, editor. *The Oxford Hanbook of Philosophy of Biology*. Oxford University Press; 2008.
- SARKAR S, ROBERT JS. Introduction. *Biol Philos*. 2003;18:209-217.
- SAUNDERS PT. *The Evolution of Form and Pattern*. Leonardo. 1989;22(1):33-38.
- SCHLICHTING CD, PIGLIUCCI M. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sunderland: Sinauer; 1998.

SCHLOSSER G. Functional and Developmental Constraints on Life-Cycle Evolution. En: Sansom R, Brandon R, editores. Integrating Evolution and Development. Cambridge MA: MIT Press; 2007. p. 113-172.

SCHWENK K, WAGNER GP. Constraint. En: Hall BK, Olson WM, editores. Key Words and Concepts in Evolutionary Developmental Biology. Cambridge. Harvard University Press; 2003. p. 52-61.

SEILACHER A. Arbeitskonzept zur konstruktions-morphologie. Lethaia. 1970;3:393-396.

SHAPIRO L. The Mind Incarnate. MIT Press; 2004.

SOBER E. The Nature of Selection. The University of Chicago Press; 1984.

SOBER E. Six Sayings about Adaptationism En: Hull, Ruse, editores. The Philosophy of Biology. University Press; 1998.

STERELNY K. Dawkins vs. Gould; The survival of the Fittest. Icon Books (UK). 2001.

STERELNY K, GRIFFITHS P. Sex and Death. University of Chicago Press; 1999.

THOMPSON DW. On Growth and Form. 2nd Edition. Cambridge University Press; Cambridge; 1942.

WEST-EBERHARD MJ. Developmental Plasticity and Evolution. Oxford University Press; 2003.

WILLIAMS GC. Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges. Oxford University Press; 1992.

WIMSATT W. Developmental Constraints, Generative Entrenchment, and the Innate-Acquired Distinction. En: Bechtel W, editor. Integrating Scientific Disciplines. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht; 1986.

WIMSATT W. Generative Entrenchment and the Developmental Systems Approach to Evolutionary Processes. En: Oyama, Griffiths, Gray, editors. Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution. MIT Press; 2001.

WIMSATT W. Re-Engineering Philosophy for Limited Beings. Cambridge MA, Harvard University Press; 2007.

WRAY GA. The Golden Age of Body Plans. Paleobiology. 1999;25(1):39-43.

WUKETITS F. The Theory of Biological Evolution: Historical and Philosophical Aspects. En: Ayala F, Wuketits F, editores. Handbook of Evolution. Wiley-VCH; 2005;2:57-85.