

Evo-devo - Biología evolutiva del desarrollo

Laura Nuño de la Rosa

Modo de citar:

Nuño de la Rosa, Laura. 2016. "Evo-devo - Biología evolutiva del desarrollo". En *Diccionario Interdisciplinar Austral*, editado por Claudia E. Vanney, Ignacio Silva y Juan F. Franck.

URL=http://dia.austral.edu.ar/Evo-devo_-_Biología_evolutiva_del_desarrollo

La biología evolutiva del desarrollo, más conocida por su abreviatura en inglés como "evo-devo", es una disciplina perteneciente a la biología evolutiva dirigida a comprender la relación entre el desarrollo y la evolución¹. En concreto, la evo-devo se plantea dos grandes preguntas, a saber: cómo el desarrollo (o el conjunto de procesos que dan lugar a la formación de un nuevo organismo) ha afectado a la evolución morfológica (es decir, la evolución definida a escala orgánica) y cómo el desarrollo mismo ha evolucionado. La evo-devo empezó a gestarse como disciplina a finales de los años setenta del siglo XX y alcanzó su máxima expresión en la década de los noventa. En la actualidad, esta nueva síntesis entre evolución y desarrollo puede considerarse una disciplina bien institucionalizada, con sus propias revistas, departamentos universitarios y congresos especializados (Müller 2008). Desde sus inicios, la evo-devo ha despertado un gran interés entre los filósofos de la biología.

Este artículo se divide en tres grandes apartados. En la primera sección, examinamos los motivos que condujeron a la separación entre evolución y desarrollo característica de la Síntesis Moderna (§ 1). Tras describir brevemente la investigación de la heterocronía (§ 2), exploramos los grandes fenómenos que obligaron a reivindicar la importancia evolutiva de las constricciones del desarrollo (§ 3). A continuación, indagamos en las dos grandes escuelas teóricas (la genética y la morfogenética) que conviven en la evo-devo contemporánea (§ 4). En las siguientes secciones, abordamos las diversas explicaciones que ofrece la evo-devo de los grandes fenómenos de los que se ocupa, así como sus implicaciones filosóficas: la estabilidad morfológica (§ 5), las novedades evolutivas (§ 6), la evolucionabilidad (§ 7) y las funciones biológicas (§ 8).

1 La separación entre evolución y desarrollo [↑](#)

Tras la publicación de *El origen de las especies* en 1859 y hasta finales del siglo XIX, los problemas de la evolución y el desarrollo estuvieron profundamente ligados. La morfología evolucionista, que había dominado el panorama académico a lo largo de la segunda mitad del siglo XIX, consideró la evolución y el desarrollo como dimensiones de un mismo fenómeno. Por otro lado, desde una perspectiva causal, muchos naturalistas habían considerado que las fuerzas rectoras del desarrollo eran también responsables de la transformación de las especies. Sin embargo, la concepción de la evolución que se inaugura en el *Origen* y se consolida en la integración disciplinaria conocida como la Síntesis Moderna de la Evolución acabará perdiendo toda conexión con el problema de la ontogenia (Hamburger 1980). Como veremos a continuación, la exclusión del desarrollo de la teoría de la evolución articulada por la Síntesis se fundó en dos grandes movimientos teóricos: la eliminación de la morfología asociada a la condena filosófica del tipologismo, por un lado, y la externalización del cambio evolutivo que posibilitó el adaptacionismo neodarwinista, por otro.

1.1 La exclusión de la morfología y la condena del pensamiento tipológico [↑](#)

Una de las grandes razones que explica la separación entre evolución y desarrollo procede de la exclusión de la morfología de la Síntesis Moderna (Love y Raff 2003). A principios del siglo XX, la morfología se encontraba bastante debilitada como resultado de dos polémicas internas a la propia disciplina: el enfrentamiento entre embriólogos y anatomistas dentro de la morfología evolucionista, y la aparición de la embriología experimental, que apostaba por



abandonar la subordinación de la embriología a la reconstrucción de las relaciones filogenéticas, para comprender experimentalmente las causas mecánicas del desarrollo. No obstante, fueron los ataques procedentes de la biología poblacional los que condujeron a la exclusión definitiva de la morfología de la Síntesis Moderna. El enfrentamiento entre las visiones morfológica y poblacional de la evolución se resume en la célebre distinción entre pensamiento tipológico y pensamiento poblacional introducida por Ernst Mayr en el primer centenario de la publicación del *Origen* (Mayr 1959). Según Mayr, el *pensamiento tipológico* hace residir la verdadera realidad de las cosas en 'tipos' o ideas en el sentido platónico, formas perfectas e inmutables características de cada taxón con respecto a las cuales los individuos serían proyecciones degradadas. A lo largo de los sesenta, el pensamiento tipológico se hizo sinónimo del esencialismo, la noción taxonómica basada en la lógica escolástica según la cual cada especie posee una esencia propia que la define en términos de propiedades intrínsecas ahistóricas, necesarias y suficientes (Hull 1965), y se ligó al fijismo. La gran contribución de Darwin habría consistido en imprimir al problema de las especies un giro epistemológico paradigmático: el nuevo *pensamiento poblacional* concibe las poblaciones biológicas como constituidas por individuos únicos; para imaginar el origen de las especies era necesario centrarse en las diferencias individuales, incluyendo las propiedades supuestamente esenciales.

Dado que el concepto de tipo había sido el gran instrumento conceptual del que se había valido la morfología para abordar el problema de la 'unidad de plan' que subyace tanto a las partes como a las totalidades corporales (Rieppel 2006), la morfología, identificada con el pensamiento tipológico, fue relegada al ostracismo académico. En particular, la Síntesis Moderna exigió una concepción de la unidad de plan basada exclusivamente en la comunidad de descendencia. Desde la perspectiva sintética, la ascendencia común no sólo *explica* la identidad morfológica, sino que la *define*: dos órganos son homólogos si y solo si proceden de un mismo antepasado.

En los últimos años, sin embargo, filósofos e historiadores han cuestionado los presupuestos teóricos e historiográficos de la Síntesis Moderna, poniendo en duda la supuesta incompatibilidad entre tipologismo y evolucionismo (Amundson 1998; Winsor 2006). Según esta nueva aproximación a la historia y el presente de la tipología, la labor de la biología comparada es anterior al establecimiento de relaciones genealógicas, pues estas se infieren a partir del reconocimiento de la semejanza entre las partes, y no a la inversa: la identidad genealógica puede explicar la identidad estructural, pero no confundirse con ella. Como veremos, la reivindicación del problema de la identidad estructural (clásicamente comprendido mediante el concepto de tipo) es, precisamente, uno de los rasgos distintivos de la evo-devo contemporánea.

1.2 El adaptacionismo y la externalización del cambio [↑](#)

Desde una perspectiva explicativa, ante la teoría darwinista, la mayoría de los morfólogos se había negado a aceptar que la transformación de las especies pudiera explicarse sin apelar a ninguna ley interna a los propios organismos. A principios del siglo XX, el vínculo entre evolución y desarrollo se deshizo también a escala causal. La eliminación del problema de la generación y la reproducción de la forma de la teoría de la selección natural es, de hecho, una de las grandes claves de su poder explicativo. En el *Origen*, la selección natural se plantea como una teoría independiente del problema de la morfogénesis y la herencia. Y es que si bien Darwin cree que las variaciones hereditarias han de obedecer necesariamente a causas mecánicas o eficientes, la selección natural sólo necesita disponer de una variabilidad abundante, independientemente de su origen (Mayr 1992, 95). La evolución deja de atribuirse, por tanto, a una forma o fuerza inmanente procedente de los propios organismos para convertirse en resultado de una fuerza externa: la selección natural.

En esta externalización de la fuerza evolutiva fue vital la eliminación de la concepción ontogenética de la herencia, pues permitió articular el vínculo entre el darwinismo y la genética mendeliana (Bowler 1988), provocando la separación entre herencia y desarrollo y, en consecuencia, entre ontogenia y filogenia. La genética de poblaciones concibe la herencia como una relación intergeneracional entre caracteres fenotípicos mediada por una entidad hipotética (el 'gen') que se concibe como el factor responsable de un carácter a lo largo de generaciones de organismos en experimentos de cría. La teoría cromosómica de la herencia afianzó esta visión de la causalidad genética. La causalidad atribuida a los genes en tanto que 'marcadores de diferencias' entre rasgos fenotípicos ignora la relación entre causas (genes) y efectos (caracteres): puesto que la manipulación de un gen tiene efectos fenotípicos



concretos, los rasgos adultos pueden explicarse sin hacer referencia a los procesos que los generan. La investigación de la ontogenia se bifurcó entonces en dos grandes disciplinas (la genética, asociada a la herencia, y la embriología) y la Síntesis Moderna pudo, así, eliminar la perspectiva embriológica de la teoría evolutiva por innecesaria. De ahí que Mayr advirtiese que todo aquel que utilizase los descubrimientos en torno a la ontogenia de un individuo para extrapolarlos al 'tipo' evolutivo demostraba una absoluta incompreensión de la evolución (Mayr 1959): la selección natural es la responsable del ensamblaje de los programas genéticos; la decodificación de los mismos durante el desarrollo es irrelevante para el proceso evolutivo. De aquí bebe también la célebre distinción de Mayr entre causas próximas y causas últimas (Mayr 1961). Según Mayr, la biología funcional se ocupa de las causas próximas, es decir, de explicar *cómo* las estructuras orgánicas contribuyen causalmente al desempeño de ciertas capacidades. La biología del desarrollo, parte de la biología funcional, se limitaría a desentrañar el modo en el que los cambios evolutivos se habrían realizado en cada uno de los individuos que componen una población. Sólo a la biología evolucionista le correspondería comprender las causas últimas (fundamentalmente, la selección natural) que gobiernan la dimensión histórica de la vida, dando cuenta de *porqué* las poblaciones han llegado a ser como son.

Ahora bien: la externalización ecológica del cambio requería, a su vez, una reconceptuación radical de la *variación*: si quería mantenerse el carácter externo de la fuerza transformadora, la variación modelada por la selección había de ser *isotrópica* (es decir, equiprobable en cualquier dirección) y *gradual*, pues si los cambios evolutivos podían ser producto de variaciones teleológicas o discontinuas, la creatividad residiría en la variación misma (Gould 2004, 171). A lo largo de las décadas de 1920 y 1930, la genética de poblaciones logró resolver el conflicto entre el gradualismo darwinista y la teoría particulada de la herencia de la genética mendeliana. En el marco de la genética poblacional, la evolución podía redefinirse como el resultado de cambios en las frecuencias génicas en las poblaciones y la selección natural como la reproducción diferencial no aleatoria de los genotipos. Por otro lado, al considerarse el azar mutacional como fuente de la diversidad orgánica, la genética de poblaciones asume que toda forma es, en principio, posible, limitada sólo por constricciones adaptativas. De este modo, la evolución puede interpretarse como una exploración aleatoria del espacio de secuencias genéticas donde la selección asume el rol de 'filtro' funcional externo.

2 La heterocronía [↑](#)

La investigación sistemática de la heterocronía se remonta a la primera mitad del siglo XX, con la obra de Walter Garstang (1868-1949) y Gavin de Beer (1899-1972), pero no se convirtió en un verdadero programa de investigación hasta los años ochenta, tras la publicación de la obra de Stephen Jay Gould *Ontogenia y filogenia* (Gould 1977). El término heterocronía hace referencia a las alteraciones en el ritmo de desarrollo que provocan cambios en la forma y el tamaño de los organismos. La heterocronía había sido introducida por Ernst Haeckel como una excepción a la teoría de la recapitulación. En general—sostenía el recapitulacionismo—las secuencias ontogenéticas recapitulan las transformaciones filogenéticas de las especies, pero en ocasiones los organismos experimentan cambios (espaciales y temporales) durante su desarrollo que los alejan de sus ancestros. Por ejemplo, el ajolote, una especie acuática de salamandra, conserva en su etapa adulta los rasgos que en otras especies de salamandra aparecen en la fase larvaria. Según la teoría de la recapitulación, el ritmo de la ontogenia sólo podía acelerarse a lo largo de la evolución, permitiendo que se añadieran nuevos órganos en el estadio final de la secuencia ontogenética. Walter Garstang y Gavin de Beer demostraron que los cambios heterocrónicos eran mucho más frecuentes de lo que había supuesto Haeckel: por un lado, las novedades evolutivas podían deberse a alteraciones en todos los estadios de la ontogenia, no sólo en las etapas finales; por otro, los cambios en el ritmo ontogenético podían suceder a la inversa, ralentizándose. Por ejemplo, el crecimiento del cerebro y del cráneo en el feto humano continúa durante varios años después del nacimiento, mientras que en el feto chimpancé se detiene al nacer. Las modificaciones temporales del desarrollo no parecían, por tanto, excepciones a la teoría de la recapitulación. Más bien, las heterocronías parecían indicar que la relación entre ontogenia y filogenia era muy distinta de la que había imaginado el recapitulacionismo. El desarrollo había de interpretarse, no como un registro de la historia evolutiva, sino como la causa misma de esa historia: la ontogenia no recapitula, sino crea, la filogenia (de Beer 1958).

La investigación de la heterocronía de Garstang y de Beer constituyó el punto de partida de la recuperación de la reflexión en torno a la relación entre ontogenia y filogenia que Gould empezó a plantear desde finales de los setenta.



En su tratado *Ontogenia y filogenia*, Gould sostiene que la recapitulación nunca fue, en realidad, refutada sino abandonada como proposición general, convirtiéndose en un caso particular de un proceso más general (Gould 1977). Gould sostiene que todas las direcciones de cambio en el ritmo ontogenético producen dos grandes tipos de paralelismo entre ontogenia y filogenia: paralelismo *directo* (recapitulación) si un rasgo aparece en un estadio de la ontogenia anterior al de la especie ancestral (neotenia), y paralelismo *inverso* (pedomorfosis) cuando el rasgo aparece más tarde en la especie descendiente que en la progenitora. El 'modelo del reloj' describe la relación entre cambios heterocrónicos y tendencias filéticas. En 1979 Gould y colaboradores desarrollaron un modelo que permitía ofrecer una expresión dinámica de la heterocronía (Alberch et al. 1979). En la formalización matemática del modelo del reloj, en lugar de partir de los resultados morfológicos de la alteración temporal del desarrollo, la heterocronía se define como la alteración en los procesos ontogenéticos (inicio, fin o tasa de crecimiento de un carácter) que producen cambios relativos en forma y tamaño.

El modelo del reloj inauguró toda una serie de estudios sobre las modificaciones heterocrónicas de la ontogenia y sus efectos en la filogenia de las especies. No obstante, la investigación de la heterocronía era todavía heredera del enfoque descriptivo y comparativo característico de la morfología evolucionista, pues consistía fundamentalmente en comparar estadios ontogenéticos con el fin de caracterizar su conservación y modificación por heterocronía (Alberch 1985). A partir de la década de los noventa, la evo-devo adoptó una orientación más mecanicista dirigida a investigar los procesos generativos que subyacen a la evolución morfológica.

3 De la lógica del morfoespacio a las constricciones del desarrollo [↑](#)

Como vimos arriba, una de las grandes claves para interpretar la incomprensión sintética de la morfología radica en que la explicación de la forma no se reconoce como objeto de estudio. En la Síntesis Moderna, los patrones que constituyen el *explananda* de la teoría evolutiva (es decir, aquellos fenómenos que la teoría pretende explicar) se identifican con el árbol filogenético y los procesos causales que dan cuenta de tales fenómenos (el *explanandum*) con la variación genética y la selección natural (Arthur 2000). Según este esquema, las disciplinas morfológicas (la paleontología, la anatomía y la embriología comparadas) han de subordinarse al registro sistemático de la historia filogenética, mientras que la investigación de los mecanismos evolutivos le corresponde a la ecología y la genética de poblaciones, ajenas a los intereses teóricos de la morfología. Sin embargo, desde finales de la década de los setenta del pasado siglo, los problemas de los que clásicamente se había ocupado la morfología se rebelaron contra la explicación darwinista. Las disciplinas morfológicas negaron entonces que los patrones estructurales (los 'saltos' morfológicos en el registro fósil, los rasgos no adaptativos, las homologías y los planes corporales, las novedades evolutivas...) fueran los esperados por el modelo darwinista y que, por tanto, pudieran explicarse en el lenguaje de la genética de poblaciones (Müller 2006). Y es que la investigación de la variación a escala fenotípica (la escala donde opera la selección natural) depara un panorama muy distinto al que imagina la concepción molecular y adaptativa de la variación: la variación morfológica no es ni aleatoria ni continua. Al contrario: por un lado, los fenotipos son *discretos*, es decir, no aparecen distribuidos de un modo uniforme en el espacio fenotípico, sino que tienden a agruparse en grandes tipos morfológicos cuya variación es limitada; por otro lado, cuando aparecen nuevos tipos, las transiciones entre ellos *no son aleatorias* (Oster y Alberch 1982).

La "lógica de los monstruos" (Alberch 1989), seres disfuncionales por excelencia, resulta especialmente reveladora en este sentido. Cuando, por ejemplo, encontramos cabezas multiplicadas, hallamos dos pero nunca tres cabezas. La distribución de las teratologías en el morfoespacio no parece azarosa, sino que aparenta estar gobernada por una cierta lógica. De hecho, cuando intervenimos experimentalmente en el desarrollo mediante la aplicación de teratógenos, por ejemplo, obtenemos un conjunto discreto de fenotipos, no un espectro continuo. Aunque estas desviaciones del desarrollo normal suelen resultar en formas letales o menos adaptadas, si atendieran a la lógica adaptativa, la selección natural debería prevenir su aparición.

A partir de la década de los setenta, un número creciente de biólogos comenzó a denunciar la insuficiencia del adaptacionismo para dar cuenta de los resultados de la investigación morfológica y la necesidad de postular una causalidad distinta a la selectiva. Anatomistas (Rupert Riedl) paleontólogos (Adolf Seilacher, Stephen Jay Gould, Niles



Eldredge, Elisabeth Vrba) y embriólogos (John Tyler Bonner) llegaron a la misma conclusión: muchos de los vacíos entre morfologías no pueden atribuirse al carácter no adaptativo de las formas ausentes, sino a la dificultad de su construcción ontogenética. Las propiedades del morfoespacio revelan que las carencias explicativas del neodarwinismo se deben a su tratamiento del desarrollo como una 'caja negra' y la consiguiente ausencia de reglas generativas que conecten genotipo y fenotipo (Gilbert, Opitz, y Raff 1996). La variación fenotípica, las convergencias morfológicas, las teratologías... la lógica del morfoespacio, en definitiva, ha de proceder del orden interno de los programas ontogenéticos.

En este sentido, puede decirse que la evo-devo se ha propuesto recuperar el programa de investigación de la morfología desde una perspectiva mecanicista (Müller 2006). El problema de la forma (la modularidad, la homología, las novedades evolutivas, los planes corporales...) vuelve a aparecer, así, como principal *explanandum* de la biología evolucionista, pero en lugar de utilizar las relaciones morfológicas como evidencia para reconstruir relaciones filogenéticas, la evo-devo aspira a comprender las causas ontogenéticas de la evolución morfológica.

Desde finales de los ochenta, el concepto de '*constricción ontogenética*' ha articulado la discusión en torno a la relación entre ontogenia y filogenia. Una constricción del desarrollo puede definirse como "una tendencia 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).

El concepto de constricción pone en evidencia los límites tanto de la concepción molecular de la variación como del programa adaptacionista. Por un lado, las constricciones subrayan la importancia de lo ontogenéticamente posible en relación a la *variación molecular*. Puesto que la variación genética sólo tiene efecto en la evolución morfológica si conlleva cambios en los procesos ontogenéticos que generan las formas (Waddington 1953), los cambios que pueden producirse en un fenotipo están limitados a las alteraciones posibles de la totalidad del sistema de desarrollo. De ahí que haya una distancia irreconciliable en las distintas predicciones sobre lo que le ocurriría a una población en ausencia de selección (Alberch 1980): desde la perspectiva de la genética molecular, la variación se expandiría por la población, ocupando una región muy amplia del morfoespacio; desde la perspectiva del desarrollo, los organismos estarían agrupados en ciertas regiones. Por otro lado, las constricciones del desarrollo evidencian la impotencia del *adaptacionismo* para dar cuenta de la estructura del morfoespacio. Los programas de investigación del neodarwinismo y la evo-devo se dirigen a distintos *explananda* y ofrecen, por tanto, distintos *explanantia*. El objetivo del neodarwinismo es explicar la aptitud, para lo cual resulta irrelevante el desarrollo: la evolución se reconstruye a partir de la modificación y diversificación local y a corto plazo de las especies mediante los modelos de la genética de poblaciones; la evo-devo se ocupa del problema de la evolución morfológica (Hall 2003a), para lo cual es imprescindible investigar la causalidad responsable de la generación de variación fenotípica (y no de su destino o fijación). Desde esta perspectiva, los conceptos de constricción manejados por la biología sintética y la evo-devo son muy distintos, porque se refieren a *explananda* irreductibles (Amundson 1994). El adaptacionismo interpreta las constricciones como constricciones sobre la selección natural, en tanto esta opera sobre un número limitado de variantes que constriñen la adaptación óptima. Desde la perspectiva del desarrollo, las constricciones no actúan sobre la selección natural, sino que hacen referencia a los procesos por los que ciertas *formas* se generan más probablemente que otras, independientemente de su aptitud. Desde la perspectiva de la evo-devo, las perspectivas poblacional y ontogenética son, por tanto, compatibles y, de hecho, pueden integrarse porque operan en estadios distintos del proceso evolutivo (Alberch 1982): los análisis morfológicos y filogenéticos nos informan sobre las formas y transiciones morfológicas relevantes; a continuación, la biología del desarrollo investiga la generación de variación fenotípica heredable; por último, la biología poblacional da cuenta de la selección de variación y, por lo tanto, de la adaptación.

4 El programa genético y el programa morfogenético [↑](#)

Si bien la biología evolutiva del desarrollo tiene la evolución morfológica como su principal *explananda*, existen formas muy distintas de abordar la causalidad ontogenética. En virtud de cómo se comprende el *explanandum* en biología del desarrollo, se concibe también la relación entre evolución y desarrollo, dando lugar a dos grandes programas de



investigación en evo-devo: el genético y el morfogenético².

4.1 La genética evolutiva del desarrollo [↑](#)

A lo largo de la década de los setenta, las nuevas técnicas moleculares permitieron explicar aspectos clave de la diferenciación celular y la morfogénesis en términos genéticos. Por un lado, la identificación de los productos genéticos que regulan la transcripción espacio-temporal de los genes, ya sea dentro de la célula (vía factores de transcripción) o entre células (a través de proteínas de señalización). Por otro lado, el descubrimiento de los genes Hox, cuya manipulación en el desarrollo de la mosca drosófila dio lugar a transformaciones morfológicas espectaculares. El caso más célebre es el del gen *Antennapedia*, cuya mutación provoca que las antenas se sustituyan por patas. La explicación genética de la diferenciación celular y la morfogénesis permitió articular la genética molecular y la embriología en la nueva disciplina de la genética del desarrollo que domina la visión actual de la ontogénesis y que aspira a comprender “cómo la forma está codificada en el genoma” (Carroll 2005, 38).

La genética evolutiva del desarrollo se consolidó en la década de los noventa, cuando las nuevas técnicas moleculares permitieron expandir la metodología comparada a los análisis moleculares y experimentales del desarrollo. En particular, el ‘trasplante’ de genes entre distintas especies, es decir, la inserción de fragmentos de ADN de un organismo en sustitución de la secuencia homóloga de otro organismo perteneciente a una especie diferente, reveló un resultado imprevisible para la concepción darwinista de la variación molecular: la especialización fenotípica no estaba necesariamente correlacionada con el número de unidades generadoras, como había supuesto la genética mendeliana. Así, uno de los experimentos más célebres en genética del desarrollo comparada demostró que al sustituir la secuencia genética que codifica las proteínas Hox de una mosca por la de un pollo, se obtenían moscas perfectamente funcionales. El aparato genético regulativo común a taxones filogenéticamente tan distantes como los artrópodos y los vertebrados parecía indicar que las grandes transformaciones evolutivas habían sido causadas por alteraciones en la organización de las redes genéticas, compuestas por un material básico (la llamada ‘caja de herramientas genética’) compartido por un gran número de especies (Carroll 2005, 106). Así como la ontogenia se percibe como resultado de la regulación genética, la visión más extendida de la evo-devo define la evolución como el producto de cambios en los genes reguladores (Arthur 1997; Carroll 2005; Davidson 2001; Wilkins 2002):

"El desarrollo de la forma depende del encendido y apagado de genes en diferentes tiempos y lugares en el curso del desarrollo. Las diferencias morfológicas aparecen a partir de cambios evolutivos en el dónde y cuándo se utilizan los genes, especialmente aquellos que afectan el número, la forma o el tamaño de una estructura" (Carroll 2005, 11).

Desde esta perspectiva, la clásica dialéctica entre unidad de tipo y condiciones de existencia se recupera en el lenguaje de la genética: los genes Hox regulan la unidad de tipo y las adaptaciones a las condiciones de existencia son asimiladas por las redes genéticas y filtradas por la selección natural (Gilbert, Opitz, y Raff 1996). Las constricciones del desarrollo se identifican con el sistema genético regulatorio que, al constreñir la expresión de genes, obliga a la selección a utilizar la caja de herramientas genética, lo cual, a su vez, facilita la adaptación a las exigencias selectivas. La comprensión de cómo se construyeron los instrumentos moleculares básicos y cómo se modificaron las redes genéticas que dieron lugar a la diversidad animal se convierte, así, en uno de los grandes objetivos de la evo-devo (de Robertis 2008). Este programa de investigación suele considerar que la comprensión del desarrollo da cuenta de las causas próximas de la evolución y, en ese sentido, la evo-devo no se percibe como alternativa al paradigma dominante, pues el cambio evolutivo continúa considerándose como el resultado de la mutación y la selección (Carroll 2005, 69-70).

4.2 La visión morfogenética de la evolución morfológica [↑](#)

La perspectiva morfogenética cuestiona la visión unidireccional de la causalidad característica de la genética del desarrollo, según la cual, los genes determinan los procesos ontogenéticos, que, a su vez, especifican la morfología adulta. Los genes—se advierte—no son constructores autónomos de las estructuras fenotípicas: codifican moléculas



que o bien regulan la expresión de otros genes, o bien confieren ciertas propiedades a las células que, a su vez, se autoorganizan en la construcción de órganos y estructuras. Desde esta perspectiva, el verdadero desafío que plantea la morfogénesis no consiste en desvelar cómo se codifica, sino *cómo se construye* la forma; no son las propiedades 'informacionales' que la genética del desarrollo atribuye a los genes, sino las propiedades 'genéricas' de los procesos de desarrollo (las propiedades físicas de los materiales biológicos, las capacidades autoorganizativas de los agregados celulares, la geometría de los tejidos...) las que permiten comprender y reproducir la generación de los organismos (Alberch 1991; Oster y Alberch 1982; Oster et al. 1988). La interacción dinámica entre proteínas, células y tejidos obliga a definir variables macroscópicas (la movilidad o la adhesión celular), que si bien en última instancia están genéticamente controladas, no son reducibles al lenguaje de la genética. Al contrario: la interacción de estas variables permite definir los mecanismos ontogenéticos responsables de la generación de patrones biológicos (Salazar-Ciudad, Jernvall, y Newman 2003). Dado que tales mecanismos operan a distintas escalas organizativas (celular, tisular y orgánica, Cfr. Hall 2003b), en función del fenómeno biológico que quiera explicarse, habrá de prestarse atención a una escala organizativa u otra (Wagner 2000). Es más: la relación entre las distintas escalas en las que se organiza la ontogenia no puede formalizarse como una cadena causal secuencial. La formación de patrones resulta de interacciones en un complejo *circular* en el que la regulación afecta a la expresión genética a través de la morfología celular (la geometría celular y la topología de los contactos celulares) y las interacciones inductivas. La expresión genética es, pues, tanto efecto como causa de las interacciones celulares, la composición de la matriz extracelular y el tamaño y la forma del dominio embrionario donde suceden estas interacciones (Oster et al. 1988). Una diferencia genética no explica, por tanto, una diferencia morfológica mientras no se comprenda la red de interacciones genéticas, celulares y epigenéticas³ en la que el gen está implicado (Laubichler y Wagner 2001).

La aproximación morfogenética persigue "una teoría de la organización morfológica" (Müller y Newman 2003) basada en las propiedades globales de la red de interacciones que caracterizan el desarrollo a todas las escalas de organización, pues las transformaciones filogenéticas pueden resultar de cambios en los mecanismos que gobiernan las diferentes escalas. Desde esta perspectiva, desentrañar las consecuencias evolutivas de las relaciones causales entre genotipo y fenotipo se convierte en el gran objetivo de la evo-devo. A diferencia del programa genético, que presenta a la evo-devo como resultado de la síntesis entre la genética del desarrollo y la genética de poblaciones, la perspectiva morfogenética se presenta como un programa integrador de disciplinas muy diversas, "reflejando la organización jerárquica de los organismos y los múltiples niveles a los que puede suceder el cambio evolutivo" (Hall 2003a).

La convivencia entre los programas genético y morfogenético en la evo-devo contemporánea es controvertida. Gerd Müller ha defendido una visión conciliadora de ambos programas de investigación, presentándolos como estrategias explicativas dirigidas a distintas escalas de la organización animal (Müller 2008). Al contrario, Marta Linde considera que estas "dos evo-devos" constituyen visiones incompatibles que pueden resumirse en la dialéctica entre los enfoques internalista y externalista de la evolución (Linde Medina 2010). Desde la perspectiva internalista, la materia viva es un agente activo capaz de auto-organizarse sin necesidad de ningún agente externo. El internalismo sería—según Linde—la asunción subyacente a la aproximación morfogenética (biofísica, en su terminología), al considerar que formas ya organizadas por propiedades inherentes fueron estabilizadas a posteriori por circuitos genéticos. El externalismo, por el contrario, atribuye a una fuerza externa (la selección natural) todo el poder creativo en evolución. La genética evolutiva del desarrollo encajaría en esta perspectiva clásica de la evolución, pues asume que los planes corporales son producto de un proceso de variación genética aleatoria seguido por la selección que dio lugar a las redes genéticas que gobiernan los grandes planes corporales multicelulares. En este sentido, la visión genética de la evo-devo puede considerarse una subdisciplina de la Síntesis Evolutiva Extendida (Pigliucci y Müller 2010).

4.3 La herencia epigenética [↑](#)

El cuestionamiento de la visión genética de la evolución se ha centrado fundamentalmente en la noción de herencia. Como señala Griesemer (2000), la investigación molecular de los mecanismos de 'codificación' de la información ha revelado diferencias esenciales entre la replicación genética y los procesos de copia, cuestionando la legitimidad de la



‘abstracción de la materia’ practicada por la explicación sintética de la dinámica evolutiva. La ‘materialidad de la herencia’ puede resumirse en dos grandes cuestiones: por un lado, no es el genoma, sino el sistema celular en su totalidad el que se comporta como una unidad reproductora; por otro lado, los sistemas de herencia epigenéticos demuestran que el origen de la variación no siempre se debe a cambios en las secuencias de ADN; también los ‘rasgos fenotípicos’ de los genes (los patrones de metilación, la estructura de la cromatina y la impronta genética) son heredables (Jablonka y Lamb 1995). Ciertas propiedades materiales son esenciales para el proceso evolutivo y si se abstraen, la generalización será vacua: para explicar la evolución—argumenta Griesemer—ha de abandonarse la centralidad de *replicación*, que inspirada en el concepto de copia captura una noción abstracta de semejanza debida a la relación causa-efecto, para poner en el centro de la teoría evolutiva la *reproducción*, una noción concreta de semejanza debida a la descendencia con solapamiento material.

5 La vuelta de la tipología [↑](#)

Frente al énfasis en las diferencias enarbolado por la biología poblacional y la cladística, la evo-devo ha vuelto a subrayar la necesidad de investigar la identidad morfológica: tanto los planes corporales como las homologías se asumen como ‘entidades ontológicas’ que requieren ser explicadas desde la perspectiva del desarrollo (Rieppel 2005).

5.1 Plan corporal [↑](#)

El descubrimiento de las homologías moleculares que median planes corporales tan distintos como los *Baupläne* artrópodo y vertebrado ha llevado a la genética evolutiva del desarrollo a recuperar las antiguas hipótesis de la morfología. Al igual que Geoffroy Saint Hilaire postulara la unidad de plan a partir de la homología entre los segmentos de los artrópodos y las vértebras, el descubrimiento de la conservación de los complejos Hox que controlan el eje antero-posterior de los filos artrópodo y vertebrado ha llevado a concluir que un complejo Hox funcionaba ya en el Urbilateria, el ancestro común a todos los filos animales. Del mismo modo, el descubrimiento del control genético de la polaridad dorso-ventral, determinada por los mismos genes en orientación inversa, ha permitido resucitar la concepción geoffroiana de los deuterostomos como protostomos invertidos y definir un plan corporal común a todos los Bilateria (De Robertis y Sasai 1996).

El concepto de arquetipo embriológico, característico de la morfología del desarrollo decimonónica, ha sido también recuperado por la evo-devo contemporánea. Según la hipótesis del *estadio filotípico* (Sander 1983; Hall 1996) existe un estadio intermedio de la ontogenia altamente conservado donde aparecerían los rasgos característicos del *Bauplan* de un filo. El concepto de estadio filotípico ha inspirado el ‘modelo del reloj de arena’, según el cual, existe una constricción del desarrollo vinculada al patrón espacio-temporal de expresión de los genes Hox que obliga a todas las especies de un filo a atravesar cierto estadio ontogenético (Duboule 1994). Por su parte, la explicación morfogenética ha apelado a los eventos interactivos que tienen lugar en el estadio filotípico: desde esta perspectiva, la conservación del plan corporal en el estadio filotípico se explica por las dramáticas consecuencias que su alteración tendría en el desarrollo posterior, dado que los eventos interactivos que tienen lugar en el estadio previo a la organogénesis afectan a la totalidad del embrión.

5.2 Homología [↑](#)

Al dividir al organismo por sus ‘junturas naturales’ e individualizar así los caracteres biológicos, la homología suele considerarse un concepto fundamental, cuando no “el concepto central”, de las ciencias biológicas (Wake 1994, 264). La extremidad tetrápoda es el ejemplo más ilustrativo: a pesar de la variación en la posición a lo largo del eje antero-posterior, la función y el número de elementos distales, el patrón osteológico que caracteriza las extremidades de los vertebrados tetrápodos es el mismo. Frente al interés darwinista por las diferencias entre rasgos asociadas a



funciones adaptativas, en las últimas décadas el debate en torno a la homología ha vuelto a cobrar un gran protagonismo en biología evolutiva y, muy en particular, en evo-devo (Laubichler 2000).

La homología es uno de los grandes fenómenos ante los que la genética de poblaciones se reveló impotente: al igual que la selección natural no puede actuar sobre rasgos que no varían, la genética de poblaciones no puede estudiar aquellos caracteres que sean fijos. La Síntesis Moderna explica la identidad morfológica en términos de herencia genética y selección natural: las homologías son consideradas como rasgos heredados genéticamente que son mantenidos por la selección estabilizadora, mientras que las convergencias morfológicas se atribuyen a procesos evolutivos independientes guiados por necesidades adaptativas similares. Sin embargo, la lógica de la herencia y la convergencia adaptativa parecía incapaz de explicar tres grandes fenómenos. En primer lugar, la comparación sistemática de los resultados arrojados por la genética y la morfología comparadas reveló una profunda asimetría genotipo-fenotipo: genotipos idénticos pueden dar lugar a fenotipos distintos (polifenismos), y a la inversa. En segundo lugar, las convergencias morfológicas identificadas en poblaciones no relacionadas filogenéticamente (la palmación interdigital en aves acuáticas, anfibios y mamíferos) y ligadas, en muchos casos, a necesidades adaptativas distintas no podían explicarse ni por herencia ni por convergencia adaptativa. En tercer lugar, las homologías internas (la homología entre las vértebras, por ejemplo) no podían atribuirse a la comunidad de descendencia, sino que parecían deberse a la acción de fuerzas ontogenéticas similares (Roth 1991).

En la década de los noventa, el desvelamiento de las identidades genéticas que parecían conectar la totalidad del reino animal sumió a la genética evolutiva del desarrollo en un estado de 'entusiasmo' en el que se afirmaba haber resuelto el problema de la homología (Wagner 2006). Sin embargo, la comparación de las homologías moleculares y morfológicas ha demostrado la ausencia de una correspondencia directa entre ambas escalas de identidad: por un lado, la misma estructura puede estar regulada por genes distintos (el gen bicoid, esencial en el desarrollo del eje antero-posterior de drosófila, no existe en otros dípteros similares pero filogenéticamente distantes, donde otros genes desempeñan el mismo rol) o por diversos patrones genéticos reclutados a lo largo de la evolución para regular la generación de una misma estructura; por otro lado, genes y patrones genéticos homólogos están implicados en el desarrollo de estructuras no homólogas; el gen Ubx, por ejemplo, puede reprimir la formación de alas en el tercer segmento torácico de drosófila y activar la formación de patrones de color en las alas inferiores de mariposas (Abouheif et al. 1997).

Desde la perspectiva morfogenética, la estrategia epistemológica para abordar la homología ha consistido en comparar los eventos que caracterizan los procesos que generan las partes o los estadios ontogenéticos estructuralmente idénticos (Oster et al. 1988). Así, el desarrollo de las extremidades de los vertebrados revela la estructura morfológica jerárquica que observamos en el patrón osteológico de las extremidades adultas: la primera condensación cartilaginosa marca el húmero, mientras su bifurcación distal y la segmentación subsiguiente dan lugar al radio y la ulna. La variabilidad en el número de dedos puede explicarse en virtud del mismo modelo mecánico de bifurcación y segmentación en la condrogénesis temprana. La explicación de las diferencias en el patrón de reducción de dígitos en las extremidades de diferentes especies de anfibios se ha convertido en un modelo ejemplar en evo-devo: a lo largo de la evolución, las salamandras pierden primero los dedos quinto y cuarto, mientras las ranas pierden el primero y después el quinto. Alberch y Gale (1985) demuestran que cualquier perturbación que reduzca el número de células en un momento crítico del desarrollo tendrá el mismo efecto: el primer dedo que se pierde en la evolución es el último en formarse en el desarrollo. En efecto, en las ranas el quinto y el primer dígito son los últimos en formarse, mientras en las salamandras lo son el cuarto y el quinto. Desde esta perspectiva, la explicación de los patrones de reducción de dígitos reside en la secuencia de eventos que se suceden en la esqueletogénesis; la pérdida de un dedo resulta de la ausencia de una bifurcación y, por lo tanto, no tendría sentido preguntar qué dedo se perdió durante la evolución, pues es la secuencia generativa básica lo que se ha alterado. Dado que muchos eventos moleculares tienen el mismo efecto, la explicación ha de situarse en la escala de organización supracelular: las propiedades de las células mesenquimales y, en particular, su capacidad de agregarse y formar condensaciones. Naturalmente, hay moléculas, como los genes Hox, que regulan estas propiedades, pero es el comportamiento colectivo de las células, invariante en todas las extremidades embrionarias, lo que permite comprender la formación del patrón osteológico (Laubichler y Wagner 2001).

Como acabamos de discutir, la evo-devo no percibe las relaciones estructurales que caracterizan los patrones



tipológicos (las homologías y los planes corporales) como propiedades meramente abstractas, sino como estructuras causalmente arraigadas en los procesos ontogenéticos (Rieppel 2006). Este nuevo enfoque de la identidad estructural hace posible recuperar la tipología desde una perspectiva mecanicista que no se opone a la evolución. En este sentido, los conceptos de homología y *Bauplan* no se consideran meras abstracciones arbitrarias, sino que apelan a “una organización estructural y filogenética preservada debido al modo en que la ontogenia está organizada” (Hall 1996). Así, la ‘extremidad tetrápoda’ aparece como un conjunto de relaciones internas estables evolutivamente conservadas por constricciones ontogenéticas a través de todas las variaciones (Rieppel 2006). Del mismo modo, en la investigación de los planes corporales, “[l]a búsqueda de un conjunto general de principios de la forma es legítima si cambiamos el concepto metafísico de un *Bauplan* por uno mecánico basado en principios de morfogénesis e integración interna” (Shubin y Alberch 1986).

En el contexto de la reinterpretación mecanicista de la tipología posibilitada por la evo-devo, un número creciente de filósofos de la biología ha apostado por recuperar la concepción de ciertas entidades biológicas como clases naturales, comprendidas como ‘clases homeostáticas de propiedades’ (Boyd 1999). Desde esta perspectiva, la ‘esencia’ de una clase no se identifica con las propiedades que la caracterizan, sino con los procesos homeostáticos que dan cuenta de la ‘semejanza familiar’ entre sus miembros, pues la definen a la vez que la explican. Autores como Paul Griffiths, Günter Wagner u Olivier Rieppel han aplicado este nuevo ‘realismo mecanicista’ a las clases biológicas, argumentado que la perspectiva homeostática permite vincular el carácter natural de las clases biológicas con la implicación de sus miembros en procesos causales como la reproducción y el desarrollo (Griffiths 1999; Wagner 1996; Rieppel 2005). De este modo, los conceptos de homología y plan corporal se fundamentan, no en la semejanza de las propiedades morfológicas, sino en procesos ontogenéticos compartidos.

Ahora bien: el estudio comparado de los procesos de desarrollo asociados a la generación de estructuras homólogas ha demostrado que estas pueden generarse no sólo a partir de diferentes genes, sino también de distintos materiales celulares, secuencias embriológicas, procesos epigenéticos o patrones de expresión génica (Hall 2000; Abouheif et al. 1997; Roth 1991; Bolker y Raff 1996; Müller 2003).

La asimetría entre patrones estructurales y procesos generativos ha llevado a ciertos autores a reivindicar una perspectiva procesualista del desarrollo y la evolución donde los procesos ontogenéticos cobren un nuevo protagonismo no subordinado a la investigación de las estructuras morfológicas. Así, Jessica Bolker y Scott Gilbert distinguen dos tipos de homología (Bolker y Gilbert 2001): la *homología estructural*, que apela a la identidad morfológica clásica (el patrón óseo de las extremidades tetrápodas o los patrones de segmentación, por ejemplo), y la *homología de procesos*, que hace referencia a la identidad entre los procesos implicados en la generación de estructuras distintas. Al igual que la homología estructural, los procesos de desarrollo pueden definirse a distintas escalas de organización e incluyen, por tanto, tanto a procesos ontogenéticos (la secuencia de divisiones celulares del clivaje espiral de moluscos y anélidos que dan lugar, respectivamente, a las capas germinales y a las bandas ciliares) como a patrones de expresión genética homólogos, como los que participan en la construcción de los ojos y las extremidades de vertebrados y artrópodos. La noción de homología de procesos (hoy ampliamente aceptada entre los biólogos de la evo-devo) pone en cuestión el significado ontológico clásicamente atribuido a los patrones y los procesos biológicos, dado que estos últimos no se conciben ya como causas sino como fenómenos que requieren explicación. En este sentido, el *explananda* de la evo-devo se enriquece y la división epistemológica entre descripción y explicación asociada a los patrones y los procesos, respectivamente, se disuelve (Nuño de la Rosa y Etxeberria 2012).

Otros autores han indagado en las implicaciones de la asimetría entre patrones y procesos para la repensar en la causalidad evolutiva. En particular, Gerhardt Scholtz ha denunciado que los intentos de explicar las homologías estructurales en virtud de procesos de desarrollo compartidos revelan una injustificada visión teleológica de la evolución. Desde esta perspectiva (inaugurada por Haeckel), el desarrollo se concibe como una secuencia teleológica de procesos o estadios causalmente conectados y conservados a lo largo de la evolución (Scholtz 2005). Sin embargo, la embriología comparada ha demostrado que muchos estadios del desarrollo no son el prerrequisito de otros y que, por tanto, han podido evolucionar independientemente. Desde el punto de vista evolutivo—argumenta Scholtz, el desarrollo no es finalista; al contrario: las ontogenias deben concebirse como series de patrones potencialmente independientes ninguno de los cuales juega un papel nuclear en la organización de un grupo de organismos. La



metodología comparada, en definitiva, no permite inferir relaciones causales; sólo la independencia evolutiva de un carácter. No está, por tanto, justificado extrapolar el carácter teleológico del desarrollo individual a la totalidad de las ontogenias que conforman un cierto 'tipo embriológico'.

No obstante, la mayoría de los teóricos de la evo-devo ha apostado por reformular el concepto mecanicista de homología estructural y ha tratado de identificar los procesos ontogenéticos que se mantienen en la generación de estructuras homólogas, distinguiendo los procesos que explican la 'originación' de las partes de aquellos que dan cuenta de su conservación. Según Gunter Wagner y Bernhard Misof, la identidad de los módulos morfológicos se mantiene por constricciones *morfoestáticas* parcialmente desacopladas de los procesos que los generan (Wagner y Misof 1993). En el caso de la regeneración de las lentes, por ejemplo, no importa el origen de las células siempre que estas sean capaces de interactuar con otras para construir y estabilizar el carácter. En este sentido, los mecanismos morfoestáticos explican la estabilidad evolutiva de los homólogos y la variabilidad de los procesos generativos, lo cual permite articular un 'concepto biológico de homología' según el cual, son homólogos aquellos rasgos que comparten las mismas constricciones del desarrollo (Wagner 1989). Stuart Newman y Gerd B. Müller proponen un escenario similar para explicar el origen y la conservación de la organización morfológica (Müller y Newman 1999): en una primera fase, los procesos *generativos* (de naturaleza mecánica y física) habrían originado ciertas estructuras; en una segunda fase, procesos de *integración* como la regulación genética habrían aumentado la autonomía de las estructuras con respecto a los procesos generativos.

6 Las novedades evolutivas [↑](#)

Desde la publicación del *Origen*, las novedades evolutivas se arguyeron como una de las evidencias más poderosas de la insuficiencia de la lógica selectiva. Y es que, a pesar de la insistencia neodarwinista en interpretar toda explicación saltacionista como un residuo del pensamiento tipológico, los resultados arrojados por la paleontología planteaban serias dudas sobre la capacidad de los mecanismos microevolutivos (a saber, la acumulación y selección de mutaciones minúsculas) para explicar el origen de las novedades (Müller 2010).

La teoría sintética había explicado las novedades como resultado de la variación gradual de un rasgo que, al permitir desempeñar una función distinta, es seleccionado. Sin embargo, el argumento del cambio de función dejaba sin resolver el problema del propio origen del rasgo: las plumas de los pájaros, por ejemplo, tenían en sus ancestros una función termoreguladora y solo los pájaros empezaron a utilizarlas para volar, pero el origen mismo de las plumas no podía explicarse por este cambio de función. Es más: a la hora de explicar aquellas novedades que no tienen un equivalente homólogo ni en el mismo organismo ni en organismos distintos (las plumas de los pájaros, el caparazón de las tortugas o el corpus callosum del cerebro mamífero), la genética de poblaciones se demostraba impotente, dado que el carácter que dará lugar a una novedad ha de estar sujeto a variación cuantitativa y modificación adaptativa y, por lo tanto, ha de existir previamente: la selección no puede actuar sobre rasgos que no existen y, por tanto, es incapaz de causar directamente la novedad (Amundson 2005, 182). Por otro lado, existen ciertos rasgos que son el producto necesario de los procesos de desarrollo asociados a otros rasgos, pero a los que no se puede considerar aisladamente. El mentón, por ejemplo, no puede considerarse una 'cosa', sino el producto de la interacción entre dos campos de crecimiento (el alveolar y el mandibular). Al igual que las enjutas de las catedrales góticas, muchos rasgos orgánicos son elementos estructural, pero no funcionalmente necesarios (Gould y Lewontin 1979).

La 'explosión morfológica' del Cámbrico es una de las evidencias paleontológicas más desafiantes para la explicación gradualista del origen de la forma. El registro fósil documenta que hace 580 millones de años, en un período de tiempo relativamente breve a escala geológica, aparecieron los grandes planes corporales bilaterales (anélidos, moluscos, nematodos, artrópodos y cordados), incluidos los treinta y cinco *Baupläne* característicos de los filos actuales. Desde entonces, no ha vuelto a aparecer ningún plan corporal cualitativamente nuevo. De nuevo, las explicaciones ambientales de la aparición de los planes corporales animales dejan sin resolver el problema del propio origen de la variación: los cambios ambientales ofrecieron probablemente la plataforma que aumentó la posibilidad de éxito de las innovaciones ontogenéticas, pero no pueden explicar el origen de las formas. En otras palabras: la comprensión de las novedades evolutivas exige distinguir el origen de las nuevas estructuras de su éxito o fracaso en



el entorno ecológico (Erwin 2005). La distinción entre el origen y la perpetuación de la forma se ha convertido en un argumento recurrente entre los biólogos de la evo-devo: la selección natural no puede crear nuevas variantes; sólo retener o fijar, expandir o eliminar las que ya estén presentes en la población (Arthur 2000).

Las perspectivas genética y morfogenética de la evo-devo han ofrecido explicaciones muy distintas de las novedades evolutivas. La genética evolutiva del desarrollo concibe las novedades evolutivas como resultado de alteraciones en la caja de herramientas genética responsable de la unidad de la organización animal: mutaciones cis-regulatorias, mutaciones estructurales, duplicaciones genéticas, eliminación de genes... (Hoekstra y Coyne 2007). Desde la perspectiva morfogenética, cualquier gen implicado en una innovación sólo es relevante en el contexto de las interacciones moleculares, celulares y tisulares que generan el nuevo carácter (Müller y Wagner 1991; Müller y Newman 2005). Para comprender las novedades evolutivas es obligatorio distinguir entre la causalidad formal y la causalidad eficiente o—en la terminología de Müller—entre las condiciones iniciadoras y realizadoras (Müller 2010). Las *condiciones iniciadoras*, es decir, las causas que desencadenan la variación morfológica (cambios comportamentales y funcionales, presión mutacional, selección indirecta...) pueden ser muy variadas. Ahora bien: la clave para comprender las novedades reside en las *condiciones realizadoras* de una innovación, es decir, aquellas condiciones, dependientes de las propiedades generales de los sistemas generativos, que permiten que se realicen los cambios desatados por las condiciones iniciadoras, ya sean genéticas, comportamentales o ambientales. Desde la perspectiva morfogenética, las novedades evolutivas emergen, por tanto, como efectos secundarios de modificaciones de los sistemas de desarrollo.

En cuanto al origen de los planes corporales, la explicación genética más extendida de la explosión cámbrica arguye que los cambios ambientales aumentaron la tasa mutacional o desataron ‘variación oculta’, de modo que la diversificación de los *Baupläne* se percibe como una especialización de potenciales ya presentes en el Urbilateria. De nuevo, los defensores de la perspectiva morfogenética han considerado esta explicación insuficiente. Stuart Newman y Gerd Müller han defendido la capacidad de la ‘caja de herramientas *ontogenética*’ para explicar el origen de los planes corporales básicos (Newman y Müller 2000): al igual que las propiedades genéricas de las células permiten dar cuenta del desarrollo temprano, el Cámbrico puede interpretarse como un período de experimentación en las reglas de interacción celular, dotadas de diferentes capacidades de generación y estabilización de estructuras morfológicas. Los primeros organismos multicelulares pudieron ser masas celulares simples y débilmente organizadas cuya forma estaría, en gran parte, determinada por sus propiedades físicas. Este mundo ‘pre-mendeliano’ se habría caracterizado por una mayor plasticidad ontogenética donde la herencia genética y la realización fenotípica estarían vinculadas de un modo más flexible, de modo que muchos fenotipos estarían asociados con un número reducido de genotipos. En este escenario, la causalidad rectora del origen de los *Baupläne* animales no habría dependido tanto de programas de expresión genética como de las propiedades físico-químicas de los conjuntos celulares y tisulares implicados; las propensiones de los agregados visco-elásticos para formar estructuras agujereadas, tubulares, multilaminares y segmentadas habrían dado lugar a un abanico de estructuras orgánicas genéricas. Más tarde, esta variedad de formas básicas pudo ser elaborada por la selección natural, que habría estabilizado los procesos generativos dando lugar a un mapeo genotipo-fenotipo más estrecho que habría restringido el potencial evolutivo de los organismos.

7 De las constricciones a la evolucionabilidad [↑](#)

Si en la década de los ochenta 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, subrayando las limitaciones que los sistemas ontogenéticos imponen a la variación molecular y la selección natural, en los últimos años la evo-devo ha enfatizado el potencial generativo de las constricciones (Brigandt 2013b): los sistemas ontogenéticos no sólo restringen el conjunto de formas posibles, sino que proporcionan nuevas oportunidades para el cambio evolutivo (Alberch 1982). La evo-devo no sólo se propone, por tanto, investigar cómo los mecanismos ontogenéticos constriñen las formas posibles para la selección, sino también cómo las propiedades de los sistemas de desarrollo facilitan la evolución fenotípica y cómo evolucionan los propios mecanismos generativos (Wagner, Chiu, y Laubichler 2000). Con el fin de capturar el rol de la creatividad del desarrollo en la evolución, en los últimos años la evo-devo ha introducido nuevos conceptos como la ‘variabilidad’ y la ‘evolucionabilidad’ que incorporan principios generativos ausentes en el



marco sintético (Müller y Newman 2005) y, frente a la contingencia darwinista, subrayan la 'inherencia', es decir, la tendencia hacia la organización y el cambio en determinadas rutas (Newmann y Müller 2006).

Desde la perspectiva de la *variabilidad*, el rol que juega el desarrollo en la evolución no consiste en constreñir sino en generar la variación morfológica, determinando qué es posible y, entre esto, qué es más probable (Salazar-Ciudad 2006). Por su parte, el concepto de *evolucionabilidad* captura la relación entre la variabilidad y la selección natural. Desde que Richard Dawkins acuñara el término 'evolvability' (1989), la evolucionabilidad se ha convertido en un programa de investigación central en biología evolutiva y en particular en evo-devo, hasta el punto de que muchos autores la consideran la cuestión central de la nueva síntesis evolutiva (Pigliucci 2008; Pigliucci y Müller 2010). Asimismo, el concepto de evolucionabilidad ha despertado un creciente interés en filosofía de la biología (Love 2003; Sterelny 2006).

En un artículo ya clásico, Günter Wagner y Lee Altenberg argumentan que la variabilidad 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). Dado que los procesos adaptativos sólo pueden darse si se producen variaciones favorables para el organismo, y dado que esto depende de cómo la variación genética se traduce en variación fenotípica, las propiedades variacionales del fenotipo se revelan esenciales para su evolución por selección natural. De otro modo: la capacidad de los sistemas biológicos para evolucionar depende de la generación de variación fenotípica heredable sobre la cual pueda actuar la selección natural (Kirschner y Gerhart 1998). En este sentido, las propiedades de los sistemas ontogenéticos 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 y Altenberg 1996). Bajo la óptica de la evolucionabilidad, la selección natural deja de ser, exclusivamente, un mecanismo productor de adaptaciones; este nuevo nivel de selección, que "no actúa ni sobre el fenotipo ni sobre el genotipo, sino sobre las propiedades emergentes de los sistemas ontogenéticos" (Alberch 1991), se concibe como un proceso que, al promover la capacidad de evolucionar, selecciona mecanismos generadores de adaptabilidad (es decir, de variación no letal) que hacen que la propia evolución sea posible.

Kirschner y Gerhart identifican una serie de propiedades que, al conferir robustez y flexibilidad a los sistemas de desarrollo, habrían hecho posible la diversificación por selección natural en el reino animal (Kirschner y Gerhart 1998). La modularidad es un caso ejemplar. La relativa independencia ontogenética de las partes explica que los homólogos puedan funcionar como "bloques de construcción de adaptación fenotípica" (Wagner 1989), pues la selección natural puede actuar sobre ciertos módulos sin afectar a otros, incrementando la probabilidad de adaptación a regímenes selectivos complejos. Desde esta perspectiva, los homólogos pueden redefinirse como unidades de evolución fenotípica ontogenéticamente individualizadas que comparten ciertas propiedades variacionales, determinando las dimensiones en las que puede ocurrir la variación y canalizando, así, la evolución morfológica. En este sentido, las constricciones del desarrollo no sólo explican la estabilidad de la forma, sino que, al mismo tiempo, dan cuenta de la evolucionabilidad morfológica (Brigandt 2007). El concepto ontogenético de homología captura así la dimensión positiva de las constricciones, que no se interpretan como limitaciones, sino como condiciones de establecimiento de un carácter, que posteriormente irá modificándose en sus aspectos no constreñidos, como el número de dedos en el caso de la extremidad vertebrada.

7.1 Azar, determinismo y contingencia en la investigación de lo posible [↑](#)

La pregunta por lo posible tiene consecuencias epistemológicas de radical importancia. La investigación de los mecanismos responsables de explicar tanto la variabilidad como la evolucionabilidad de los sistemas ontogenéticos pone en cuestión la clásica distinción entre causas últimas y próximas. Gustavo Caponi ha argumentado que, en realidad, la evo-devo no cuestiona en lo esencial esta distinción, sino que exige reformularla: mientras las causas próximas han de seguir definiéndose como aquellas que afectan a los organismos individuales, las causas últimas deberían reconceptuarse como aquellas causas cuyos efectos se registran en la evolución de los linajes, no sólo de las poblaciones: las constricciones del desarrollo son mecanismos evolutivos que explican cómo los caracteres de un



linaje cambian o se preservan (Caponi 2012). Sin embargo, los programas de investigación dirigidos a comprender los mecanismos responsables de la variabilidad y evolucionabilidad de los sistemas ontogenéticos, van más allá de la reconstrucción retrospectiva del árbol de la vida. Cuando la investigación de las propiedades de un sistema ontogenético permite predecir las formas que ese sistema puede generar (el número de dedos de las extremidades de los tetrápodos terrestres, por ejemplo), la identificación del desarrollo con las causas próximas deja de tener sentido. La investigación de la variabilidad y la evolucionabilidad de los sistemas ontogenéticos explica también *porqué* ciertos fenotipos pudieron aparecer y convertirse en sujetos de la dinámica selectiva (Nuño de la Rosa 2014).

Y es que la investigación de los mecanismos de lo posible altera la visión heredada de los modelos explicativos en biología. Como ha subrayado Ingo Brigandt, existen disciplinas científicas como la evo-devo que no investigan tanto el comportamiento actual de un mecanismo, sino sus disposiciones (Brigandt 2013a). Las propiedades de los sistemas ontogenéticos como la robustez, la plasticidad o la modularidad son propiedades disposicionales que explican *cómo un mecanismo ontogenético reacciona ante perturbaciones*.

Mientras en el marco sintético la evolución se explica mediante la inferencia a posteriori de hechos históricos, la investigación de la variabilidad de los mecanismos ontogenéticos permite formular predicciones inconcebibles en el paradigma darwinista (Müller 2006). Dadas las propiedades generativas de los sistemas de desarrollo, sólo pueden obtenerse ciertas soluciones fenotípicas, lo que permite comparar el rango de morfologías posibles con las formas existentes. Aquí radica, para muchos, la gran promesa de la evo-devo: una vez se hayan desentrañado los mecanismos ontogenéticos que permitan computar las soluciones fenotípicas posibles, estaremos en condiciones de discriminar lo posible de lo imposible y determinar qué formas pueden evolucionar a partir de cada especie (Duboule 2010). Para los autores más optimistas, esta capacidad predictiva tiene su reverso histórico. Stephen Jay Gould, gran defensor del rol de la contingencia en la evolución, advirtió que si rebobinásemos la cinta de la vida, cualquier punto de partida conduciría a la evolución por un sendero radicalmente diferente. Sin embargo, desde la perspectiva internalista, el resultado de reiniciar la evolución no sería tan distinto a nivel de los grandes planes corporales en los que hoy se organiza la diversidad animal (Newman and Bhat 2009, 10).

Otros autores, al contrario, han subrayado la radical importancia de la contingencia histórica y la mutabilidad de la ontogenia en las explicaciones de la evolución que ofrece la evo-devo. En particular, la interpretación de los conceptos morfológicos como conceptos variacionales permite superar las objeciones clásicamente dirigidas a la concepción mecanicista de tipo, a saber: la historicidad y la variabilidad intrínsecas a las entidades biológicas. Mientras los átomos admiten generalizaciones muy amplias, las clases biológicas están sujetas a leyes limitadas a dominios espacio-temporales cuyo alcance puede variar extraordinariamente (Rieppel 2005; Rieppel 2006; Wagner y Wagner 2001). Si no todos los elementos de un carácter son homólogos es precisamente porque algunas estructuras comparten ciertos mecanismos ontogenéticos pero difieren en otros. Así, las extremidades de los gnathostomos comparten ciertos mecanismos ontogenéticos (la estructuración del eje antero-posterior), pero no otros (esqueletogénesis). Precisamente porque la plasticidad de los mecanismos ontogenéticos impide que sean universales, los módulos pueden evolucionar (Wagner 1996). Es más: es la evolución independiente de las partes lo que permite identificarlas; así, podemos decir que la extremidad de los vertebrados es una parte autónoma porque ha cambiado a lo largo de la evolución independientemente de otros homólogos como los ojos, por ejemplo. Las unidades evolutivas deben definirse por sus tendencias variacionales, pues son estas disposiciones generativas las que mantienen la identidad de un carácter a lo largo del proceso adaptativo (von Dassow y Munro 1999). Por otro lado, en evo-devo lo posible se define históricamente: el espacio de lo posible evoluciona a lo largo de la historia filogenética, de modo que las morfologías no son igualmente probables en cada estadio en la evolución de un taxón. Las formas más probables desde el punto de vista de las propiedades dinámicas de un sistema ontogenético pueden o no ser las más aptas; al seleccionarse un fenotipo se selecciona también un sistema ontogenético que, sujeto a la contingencia histórica, abrirá un nuevo abanico de potencialidades (Alberch 1989, 46).

8 Hacia una evo-devo funcional [↑](#)

Teniendo en cuenta que el problema de la forma ha sido, como hemos visto, el principal *explanandum* de la biología



evolutiva del desarrollo, algunos autores han interpretado el conflicto entre la evo-devo y la Síntesis Moderna como el resultado de un enfrentamiento entre forma (el estructuralismo de la evo-devo) y función (el adaptacionismo darwinista) (Amundson 1998). Si bien es cierto que la mayoría de los biólogos de la evo-devo ha enfatizado la perspectiva estructuralista de la evolución, ciertos autores han reivindicado también una “evo-devo funcional” (Breuker, Debat, y Klingenberg 2006). En esta sección examinaré los tres grandes modos en los que la evo-devo contemporánea aborda la dimensión funcional de la evolución (Nuño de la Rosa 2013).

En biología, la noción de ‘función’ puede hacer referencia, o bien a ‘lo que hace’ (la función como actividad), o bien a aquello ‘para lo que se usa’ (el rol biológico o la función como uso) (Bock y von Wahlert 1965). La locomoción, por ejemplo, es la función de las extremidades de los vertebrados terrestres, pero tiene distintos roles, como huir de un predador o moverse hacia una fuente de comida. Partiendo de la distinción entre causas próximas y últimas, los filósofos de la biología suelen asociar ambos conceptos de función a ámbitos disciplinarios distintos: el ‘rol biológico’ a la biología evolucionista (pues el uso de un rasgo le confiere el valor adaptativo por el cual fue seleccionado), y la ‘actividad’ a la fisiología (Amundson y Lauder 1994; Love 2007). Sin embargo, al investigar la relación entre las actividades biológicas y la evolución de los rasgos fenotípicos, la evo-devo ha puesto en cuestión esta división de objetivos epistemológicos. En concreto, la evo-devo ha comenzado a investigar las consecuencias evolutivas que se derivan de las diferencias en la regulación ontogenética de la actividad de ciertos rasgos (Breuker, Debat, y Klingenberg 2006). Por ejemplo: ¿cómo los genes implicados en el desarrollo de la forma mandibular regulan la biomecánica del movimiento de la mandíbula?, ¿cómo las diferencias individuales dan lugar a diferencias adaptativas que pueden determinar la dinámica evolutiva? (Albertson et al. 2005)

Por otro lado, la llamada ‘ecología del desarrollo’ ha demostrado que las interacciones ambientales con los procesos ontogenéticos pueden ser responsables de cambios adaptativos como la determinación de las castas en insectos dependiendo de la dieta o la especificación del sexo en función de la temperatura (Gilbert 2004). La investigación de las consecuencias de la plasticidad para la dinámica evolutiva ha recibido una atención creciente en la biología evolutiva de los últimos años, dando lugar a una nueva síntesis, la “ecología evolutiva del desarrollo” o eco-evo-devo (Gilbert y Epel 2008). En la actualidad, la biología evolutiva reconoce diversos modos en los que las modificaciones posibilitadas por la plasticidad del desarrollo pueden heredarse. A lo largo de varias generaciones, tales variaciones pueden estabilizarse mediante mecanismos de integración genética: a través de sus ‘normas de reacción’ adaptativas, el organismo puede alterar su fenotipo sin necesidad de crear variación *de novo* y posteriormente acumular cambios genéticos que estabilicen alternativas morfológicas latentes (West-Eberhard 2003). Los experimentos pioneros de Waddington con mutantes de *Drosófila* constituyen el ejemplo clásico de evolución por asimilación genética. Al exponer a las moscas a estrés por temperatura, estas expresaban una alta variación fenotípica en el patrón de las venas de las alas. Mediante selección artificial, Waddington demostró que esta variación era heredable y que los fenotipos que al principio eran inducidos por el ambiente se expresaban en la población como resultado de variaciones genéticas. En este contexto teórico, los organismos se interpretan como sistemas funcionales cuya flexibilidad ante los cambios ambientales provee a la selección de un mayor espectro de fenotipos sobre los que actuar. Los sistemas de desarrollo facilitan, así, la evolución adaptativa, dando cuenta de la evolucionabilidad.

Por último, ciertos biólogos evolutivos del desarrollo han interpretado la modularidad y la integración orgánica en términos funcionales. Como vimos arriba, la autonomía ontogenética y funcional de los módulos permitiría una adaptación rápida y específica a condiciones ambientales cambiantes. Del mismo modo, la integración fenotípica se ha abordado desde una perspectiva funcional, concibiéndose como organización, una noción muy distinta (pero complementaria) de la noción darwinista de adaptación ecológica (Etxeberria y Nuño de la Rosa 2009). Inspirándose en la noción de *burden* (‘carga’) de Rupert Riedl, las constricciones se han interpretado en términos funcionales para dar cuenta de la estabilidad fenotípica (Schwenk y Wagner 2001; Wagner y Schwenk 2000). Según el concepto de *burden*, la probabilidad de que un carácter evolucione depende del número e importancia de las funciones y caracteres que dependen de él. Así, la columna vertebral está altamente constreñida dada su importancia en conferir soporte y flexibilidad a los sistemas nervioso y vascular, así como al acoplamiento muscular; por su parte, el pelo humano está en la periferia del organismo, pues pocas estructuras dependen de él. Desde esta perspectiva, la estabilidad morfológica no depende ni de las propiedades variacionales del sistema ontogenético ni de la constancia del medio, sino de las constricciones funcionales que limitan el universo de variación fenotípica.



Las constricciones funcionales implicarían una forma de selección natural muy distinta (aunque no contrapuesta) de la selección local característica del adaptacionismo, a saber: la selección estabilizadora interna, que ejercería su influencia en un amplio rango de entornos (Schwenk y Wagner 2001). Al operar en el fenotipo no sólo una vez se ha completado el desarrollo, sino a lo largo de toda su ontogenia, la noción de selección interna permitiría romper con el dualismo entre el estructuralismo internalista y el funcionalismo externalista (Schwenk y Wagner 2004).

9 Notas [↑](#)

- 1.- Esta voz recoge parte de los resultados publicados en mi tesis doctoral y en particular en el capítulo 5, dedicado a "La dinámica del morfoespacio" (Nuño de la Rosa 2012). [Volver al texto](#).
- 2.- Ambos programas de investigación han recibido distintas denominaciones, como genético y epigenético (Müller 2008) o genético y biofísico (Linde Medina 2010). [Volver al texto](#).
- 3.- Según la acepción más extendida del término 'epigenética', la epigenética engloba todos aquellos procesos moleculares, relativamente independientes de la secuencia de ADN, que afectan la regulación genética. No obstante, otros autores en biología del desarrollo y evo-devo prefieren comprender este concepto en su sentido original, entendiendo que la 'epigenética' engloba a todas aquellas interacciones del desarrollo que tienen lugar más allá del nivel molecular, como las interacciones entre células o tejidos. [Volver al texto](#).

10 Bibliografía [↑](#)

- Abouheif, E., M. Akam, W. J. Dickinson, P. W.H Holland, A. Meyer, N. H Patel, R. A Raff, V. Louise Roth, y G. A Wray. 1997. "Homology and developmental genes." *Trends in Genetics* 13 (11): 432-33.
- Alberch, P. 1980. "Ontogenesis and Morphological Diversification." *Integrative and Comparative Biology* 20 (4): 653-67.
- Alberch, P. 1982. "The generative and regulatory roles of development in evolution." *Environmental adaptation and evolution*, 19-36.
- Alberch, P. 1985. "Problems with the interpretation of developmental sequences." *Systematic Zoology*, 46-58.
- Alberch, P. 1989. "The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution." *Geobios* 12: 21-57.
- Alberch, P. 1991. "From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability." *Genetica* 84 (1): 5-11.
- Alberch, P., y E. A Gale. 1985. "A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibians." *Evolution* 39 (1): 8-23.
- Alberch, P., S. J. Gould, G. F. Oster, y D. B. Wake. 1979. "Size and shape in ontogeny and phylogeny." *Paleobiology*, 296-317.
- Albertson, R. C., J. T. Strelman, T. D. Kocher, y P. C. Yelick. 2005. "Integration and Evolution of the Cichlid Mandible: The Molecular Basis of Alternate Feeding Strategies." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (45): 16287-92.
- Amundson, R. 1994. "Two concepts of constraint: Adaptationism and the challenge from developmental biology." *Philosophy of Science*, 556-78.
- Amundson, R. 1998. "Typology Reconsidered: Two Doctrines on the History of Evolutionary Biology." *Biology and*



Philosophy 13 (2): 153-77.

Amundson, R. 2005. *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*. Cambridge University Press.

Amundson, R., y G. V Lauder. 1994. "Function without purpose." *Biology and Philosophy* 9 (4): 443-69.

Arthur, W. 1997. *The origin of animal body plans: A study in evolutionary developmental biology*. 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.

Bock, W. J., y G. von Wahlert. 1965. "Adaptation and the Form-Function Complex." *Evolution* 19 (3): 269-99.

Bolker, J. A, y R. A Raff. 1996. "Developmental genetics and traditional homology." *BioEssays* 18 (6): 489-94.

Bolker, J. A., y S. F. Gilbert. 2001. "Homologies of process and modular elements of embryonic construction." *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)* 291: 1-12.

Bowler, P. J. 1988. *The Non-Darwinian Revolution*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Boyd, R. 1999. "Kinds, complexity and multiple realization." *Philosophical Studies* 95 (1): 67-98.

Breuker, C. J., V. Debat, y C. P. Klingenberg. 2006. "Functional evo-devo." *Trends in Ecology & Evolution* 21 (9): 488-92.

Brigandt, I. 2007. "Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability." *Biology and Philosophy* 22 (5): 709-25.

Brigandt, I. 2013a. "Evolutionary developmental biology and the limits of philosophical accounts of mechanistic explanation." En . Berlin: Springer.

Brigandt, I. 2013b. "From Developmental Constraint to Evolvability." En *Conceptual Change in Biology*, editado por A. C. Love.

Caponi, G. 2012. *Réquiem por el Centauro: aproximación epistemológica a la biología evolucionaria del desarrollo*. Mexico: Centro de Estudios Filosóficos y Sociales Vicente Lombardo Toledano.

Carroll, S. B. 2005. *Endless forms most beautiful: The new science of evo devo and the making of the animal kingdom*. WW Norton & Company.

Davidson, E. H. 2001. *Genomic regulatory systems: development and evolution*. Academic Press.

Dawkins, R. 1989. "The evolution of evolvability." *Artificial life* 6: 201-20.

De Beer, G. 1958. *Embryos and Ancestors*. Oxford, The Clarendon Press, New York, Oxford University Press.

De Robertis, E. M., y Y. Sasai. 1996. "A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria." *Nature* 380 (6569): 37-40.

De Robertis, E.M. 2008. "Evo-Devo: Variations on Ancestral Themes." *Cell* 132 (2): 185-95.

Duboule, D. 1994. "Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate Bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony." *Development (Cambridge, England). Supplement*, 135.



- Duboule, D. 2010. "The Evo-Devo Comet." *EMBO Reports* 11 (7): 489-489.
- Erwin, D.H. 2005. "The origin of animal body plans." En , editado por E. G. Briggs, 67-80. Peabody Museum of Natural History.
- Etxeberria, A., y L. Nuño de la Rosa. 2009. "Partes y funciones en el desarrollo y la evolución. Hacia un darwinismo sistémico." Editado por H. Dopazo y A. Navarro,. *SESBE*, n.o Evolución y Adaptación: 150 años después del Origen de las Especies.
- Gilbert, S. F. 2004. "Ecological Developmental Biology: Developmental Biology Meets the Real World 1." *Russian Journal of Developmental Biology* 35 (6): 346-57.
- Gilbert, S. F, y D. Epel. 2008. *Ecological developmental biology: integrating epigenetics, medicine and evolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc.
- Gilbert, S. F., J. M. Opitz, y R. A. Raff. 1996. "Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology." *Developmental Biology* 173 (2): 357-72.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Gould, S. J. 2004. *La estructura de la teoría de la evolución*. Barcelona: Tusquets Editores.
- 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.
- Griesemer, J. R. 2000. "Reproduction and the reduction of genetics." En , editado por Peter J. Beurton, Raphael Falk, y Hans-Jörg Rheinberger, 240-333. Cambridge University Press.
- Griffiths, P. E. 1999. "Squaring the circle: natural kinds with historical essences." En *Species: New interdisciplinary essays*, editado por R. A. Wilson, 208-28. MIT Press.
- Hall, B. K. 1996. "Baupläne, phylotypic stages, and constraint: Why there are so few types of animals." *Evolutionary biology* 29: 215-61.
- Hall, B. K. 2000. "Balfour, Garstang and de Beer: The First Century of Evolutionary Embryology." *American Zoologist* 40 (5): 718-28.
- Hall, B. K. 2003a. "Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms." *International Journal of Developmental Biology* 47 (7/8): 491-96.
- Hall, B. K. 2003b. "Unlocking the Black Box between Genotype and Phenotype: Cell Condensations as Morphogenetic (modular) Units." *Biology and Philosophy* 18 (2): 219-47.
- Hamburger, Viktor. 1980. "Embryology and the modern synthesis in evolutionary theory." En *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*, editado por E. Mayr y W. B. Provine, 97-112.
- Hoekstra, H. E., y J. A. Coyne. 2007. "The Locus of Evolution: Evo Devo and the Genetics of Adaptation." *Evolution* 61 (5): 995-1016.
- Hull, D. L. 1965. "The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I)." *The British Journal for the Philosophy of Science* 15 (60): 314-26.
- Jablonka, E., y M. J. Lamb. 1995. *Epigenetic inheritance and evolution*. Oxford University Press.
- Kirschner, M., y J. Gerhart. 1998. "Evolvability." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95 (15): 8420-27.



- Laubichler, M. D, y G. P Wagner. 2001. "How molecular is molecular developmental biology? A reply to Alex Rosenberg's reductionism redux: computing the embryo." *Biology and Philosophy* 16 (1): 53-68.
- Laubichler, M. D. 2000. "Homology in development and the development of the homology concept." *Integrative and Comparative Biology* 40 (5): 777-88.
- Linde Medina, M. 2010. "Two "EvoDevos"." *Biological Theory* 5: 7-11.
- Love, A. C. 2003. "Evolvability, dispositions, and intrinsicity." *Philosophy of Science* 70 (5): 1015-27.
- Love, A. C. 2007. «Functional homology and homology of function: Biological concepts and philosophical consequences.» *Biology and Philosophy* 22 (5): 691-708.
- Love, A. C., y R. A Raff. 2003. «Knowing your ancestors: themes in the history of evo-devo.» *Evolution and Development* 5 (4): 327-30.
- Maynard-Smith, J., R. Burian, S. Kauffman, P. Alberch, J. Campbell, B. Goodwin, R. Lande, et al. 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. 1959. "Darwin and the evolutionary theory in biology." *Evolution and anthropology: A centennial appraisal*, 1-10.
- 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.
- Mayr, E. 1992. *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Traducido por Santos Casado de Otaola. Crítica.
- Müller, G. B. 2003. "Homology: the evolution of morphological organization." En *Origination of organismal form. Beyond the gene in developmental and evolutionary biology.*, 51-69. Cambridge: MIT Press.
- Müller, G. B. 2006. "Six Memos for Evo-Devo." En , editado por J. Maienschein y M. D. Laubichler. Cambridge: MIT Press.
- Müller, G. B. 2008. "Evo-devo as a discipline." *Evolving pathways: Key themes in evolutionary developmental biology*, 5-30.
- Müller, G. B. 2010. "Epigenetic Innovation." En , editado por M. Pigliucci y G. B Müller, MIT Press, 308-32. Cambridge.
- Müller, G. B., y S. A. Newman. 1999. "Generation, integration, autonomy: three steps in the evolution of homology." En *Homology*, editado por G. R. Bock y G. Cardew. Chichester, UK: Wiley.
- Müller, G. B., y S. A. Newman. 2003. *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. Bradford Books.
- Müller, G. B., y S. A. Newman. 2005. "The Innovation Triad: An EvoDevo Agenda." *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 304: 487-503.
- Müller, G. B., y G. P. Wagner. 1991. "Novelty in evolution: restructuring the concept." *Annual review of ecology and systematics* 22 (1): 229-56.
- Newman, S. A., y G. B. Müller. 2000. "Epigenetic mechanisms of character origination." *Journal of Experimental Zoology* 288 (4): 304-17.
- Newman, S.A., and Bhat, R. 2009. "Dynamical patterning modules." *International Journal of Developmental Biology*, n.o 53: 693-705.



Newmann, S., y G. B. 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. 2012. "El concepto de forma en la biología contemporánea. Examen filosófico." Tesis doctoral. Dirigida por J. L. González Recio y J. Gayon. Universidad Complutense de Madrid y Universidad París 1-Sorbona.

Nuño de la Rosa, L. 2013. "El problema de la función en evo-devo." *Contrastes. Suplemento*, n.o 18: 187-99.

Nuño de la Rosa, L. 2014. "On the Possible, the Conceivable, and the Actual in Evolutionary Theory." *Biological Theory*, 1-8.

Nuño de la Rosa, L., y A. Etxeberria. 2012. "Pattern and Process in Evo-Devo: Descriptions and Explanations." En *EPSA Philosophy of Science: Amsterdam 2009*, 1:263-74. Amsterdam: Springer.

Oster, G., y P. Alberch. 1982. "Evolution and bifurcation of developmental programs." *Evolution*, 444-59.

Oster, G. F, N. Shubin, J. D Murray, y P. Alberch. 1988. "Evolution and morphogenetic rules: the shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny." *Evolution* 42 (5): 862-84.

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.

Rieppel, O. 2005. "Modules, kinds, and homology." *Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution* 304 (1): 18-27.

Rieppel, O. 2006. "'Type" in morphology and phylogeny". *Journal of Morphology* 267 (5): 528-35.

Roth, V. L. 1991. "Homology and hierarchies: Problems solved and unresolved." *Journal of Evolutionary Biology* 4 (2): 167-94.

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., J. Jernvall, y S. A. Newman. 2003. "Mechanisms of pattern formation in development and evolution." *Development* 130 (10): 2027-37.

Sander, K. 1983. "The evolution of patterning mechanisms: gleanings from insect embryogenesis and spermatogenesis." En *Evolution and Development*, editado por B. C. Goodwin, N. Holder, y C. C. Wylie, 137-58. New York: Cambridge University Press.

Scholtz, G. 2005. "Homology and ontogeny: pattern and process in comparative developmental biology." *Theory in Biosciences* 124 (2): 121-43.

Schwenk, K., y G. P. Wagner. 2001. "Function and the Evolution of Phenotypic Stability: Connecting Pattern to Process 1". *Amer. Zool.* Vol. 41. Soc Integ Comp Biol.

Schwenk, K., y G. P. Wagner. 2004. "The Relativism of Constraints on Phenotypic Evolution." En , editado por M. Pigliucci y K. A. Preston, 390-408. Oxford University Press.

Shubin, N. H., y P. Alberch. 1986. "A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb." *Evolutionary biology* 20: 319-87.

Sterelny, K. 2006. "What is evolvability?" *Philosophy* 3.



Von Dassow, G., y E. Munro. 1999. "Modularity in animal development and evolution: Elements of a conceptual framework for EvoDevo." *Journal of Experimental Zoology* 285 (4): 307-25.

Waddington, W. 1953. "Epigenetics and evolution." En , 7:186-99.

Wagner, G P. 2000. "What is the promise of developmental evolution? Part I: why is developmental biology necessary to explain evolutionary innovations?" *The Journal of experimental zoology* 288 (2): 95-98.

Wagner, G. P. 1989. "The biological homology concept." *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20 (1): 51-69.

Wagner, G. P. 1996. "Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity." *American Zoologist* 36 (1): 36-43.

Wagner, G. P. 2006. "The Current State and the Future of Developmental Evolution." En *From embryology to evo-devo*, editado por J. Maienschein y M. D. Laubichler, 425-45. Cambridge: MIT Press.

Wagner, G. P., y L. Altenberg. 1996. "Perspective: Complex Adaptations and the Evolution of Evolvability." *Evolution* 50 (3): 967-76.

Wagner, G. P., C. Chiu, y M. Laubichler. 2000. "Developmental Evolution as a Mechanistic Science: The Inference from Developmental Mechanisms to Evolutionary Processes" 40: 819-31.

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 K. Schwenk. 2000. "Evolutionarily stable configurations: functional integration and the evolution of phenotypic stability." *Evolutionary biology* 31: 155-218.

Wagner, G. P., y G. P. Wagner. 2001. "Characters, units and natural kinds: an introduction." En *The Character Concept in Evolutionary Biology*, 1-10.

Wake, D. B. 1994. "Comparative terminology." *Science* 265 (5169): 268.

West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. USA: Oxford University Press.

Wilkins, A. S. 2002. *The evolution of developmental pathways*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc.

Winsor, M. P. 2006. "The creation of the essentialism story: an exercise in metahistory." *History and Philosophy of the Life Sciences* 28 (2): 149-74.

11 Cómo Citar [↑](#)

Nuño de la Rosa, Laura. 2016. "Evo-devo - Biología evolutiva del desarrollo". En *Diccionario Interdisciplinar Austral*, editado por Claudia E. Vanney, Ignacio Silva y Juan F. Franck.

URL=http://dia.austral.edu.ar/Evo-devo_-_Biología_evolutiva_del_desarrollo

12 Derechos de autor [↑](#)

DERECHOS RESERVADOS Diccionario Interdisciplinar Austral © Instituto de Filosofía - Universidad Austral - Claudia E. Vanney - 2016.



ISSN: 2524-941X

13 Herramientas académicas [↑](#)

Otros recursos en línea

- [Evolutionary Developmental Biology - A Reference Guide](#)
- Entrada de la wikipedia en español sobre la [Historia de la evo-devo](#)
- García Azkonobieta, T. (2005) *Evolución, desarrollo y autoorganización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo*. Tesis doctoral dirigida por A. Etxeberria presentada en la Universidad del País Vasco. Existe [versión ebook](#) del 2011.
- [Pan-American Society for Evolutionary Developmental Biology](#)
- European Society for Evolutionary Developmental Biology ([Euro Evo Devo](#))

14 Agradecimientos [↑](#)

Este capítulo fue escrito bajo el amparo de un contrato de investigación postdoctoral Juan de la Cierva, en el grupo de investigación IAS-Research, de la Universidad del País Vasco.