

Los constreñimientos del desarrollo y su papel causal en la evolución

The causal role of developmental constraints in evolution

MAXIMILIANO MARTÍNEZ

*Departamento de Humanidades. Universidad Autónoma Metropolitana.
Unidad Cuajimalpa (México)*

Recibido: 13-2-2013

Aprobado definitivamente: 22-2-2013

RESUMEN

En este artículo defiendo la necesidad de reformular los conceptos de *constreñimiento del desarrollo* y *variación* a la luz de trabajos empíricos y teóricos recientes. Argumento que la noción de *variación* refiere a esquemas establecidos en otras épocas y que deben ser reconsiderados siguiendo los aportes de la biología del desarrollo. La *variación* no sería irrestricta sino restringida y condicionada. Esta reforma del concepto de *variación* coincide con una reforma del concepto de *constreñimiento*: los constreñimientos son un factor causal positivo en la evolución, en contraposición a como son usualmente entendidos en la biología.

PALABRAS CLAVE

CONSTREÑIMIENTOS, VARIACIÓN, GENES HOX, MORFOGÉNESIS, EVODEVO

ABSTRACT

In this paper I propose a revision of the concepts of *developmental constraints* and *variation*, in the light of recent empirical and theoretical works. I argue that the concept of *variation* evokes schemes established in other times that need to be reconsidered due to the contributions of developmental biology; variation is not unrestricted but biased. This conceptual reform of

variation goes hand in hand with a reformulation of the concept of *developmental constraint*: constraints are a positive causal factor in evolution, in contrast with the way they are usually understood in biology.

KEYWORDS

CONSTRAINTS, VARIATION, HOX GENES, MORPHOGENETICS, EVODEVO

The very extent to which scientists aim at a language of fixed and unambiguous meanings constitute, in itself, one of the most distinctive features of their enterprise. Keller & Lloyd (1992:3)

I. INTRODUCCIÓN

LOS CONSTREÑIMIENTOS DEL DESARROLLO juegan un papel causal central en la evolución (Gould 1989, 2002, Raff 1996, Caponi 2008, 2009). Sin embargo, la comprensión de ellos no ha sido generalmente clara y unívoca, ocasionando diversas confusiones al respecto (*cf.* Antonovics & van Tienderen 1991; Resnik 1995, Gould 2002, Schlosser 2007, Etzeberria & Nuño 2009, Martínez 2009). A pesar de la abundante literatura en el tema, aún resulta necesario clarificar el significado del término ‘constreñimiento del desarrollo’, el cual se presta a una interpretación ambivalente acerca de si los constreñimientos juegan un papel positivo encauzador de las variaciones o si por el contrario su papel es meramente restrictivo o negativo. Intentando hacer claridad al respecto se han seguido dos estrategias: 1) intentar reformar el concepto de ‘constreñimiento’ de forma tal que este capture el papel causal positivo de los constreñimientos en la evolución (Gould 1989, 2002, West-Eberhard 1989) o 2) reemplazarlo por conceptos novedosos que lucirían más apropiados (Arthur 2000). A mi modo de ver, las propuestas de reemplazar el concepto de ‘constreñimiento’ son encomiables, pero podrían generar mayor confusión y su éxito no está garantizado. Por esta razón, mi propósito aquí es profundizar en la primera estrategia: articular una reforma del concepto de ‘constreñimiento’ que permita un mayor grado de especificación y que de cuenta del papel causal positivo de los constreñimientos. Me concentro en los constreñimientos históricos y estructurales, argumentando que ellos suponen un cambio en la manera usual de concebir la variación. Para ello retomo el trabajo de Gould (2002) y varios trabajos experimentales sobre morfogénesis genérica y genes Hox. Veamos cómo los constreñimientos implican una reconsideración de la variación evolutiva.

II. LA CRÍTICA A LA NUEVA SÍNTESIS: LOS CONSTREÑIMIENTOS Y EL SESGO SOBRE LA VARIACIÓN

El estudio de los constreñimientos del desarrollo tiene importantes implicaciones en la manera de entender la evolución, afectando, entre otras nociones, la de ‘variación’.

II.1. LA IDEA CANÓNICA DE VARIACIÓN

La variación es un fenómeno central que enlaza los estudios de la evolución, el desarrollo y la genética de poblaciones (Hallgrímsson 2003). Sin embargo, la misma noción de ‘variación’ ha sido objeto de importantes debates. Concretamente, la idea de una variación biológica aleatoria, isotrópica y no constreñida, que defienden un buen número de exponentes de la Nueva Síntesis, ha sido criticada por estudiosos de la biología del desarrollo, sobre todo de quienes suscriben posiciones afines al estructuralismo. Aunque varios autores importantes de la Nueva Síntesis rechazan la premisa de una variación ilimitada e isotrópica (por ejemplo Dobzhansky 1974, Endler 1986, Williams 1992), esta perspectiva no es la norma. Por el contrario, diversas afirmaciones de influyentes autores como Futuyama (1979), Mayr (1988), Dawkins (1982), Reeve & Sherman (1993), así como de algunos ecólogos del comportamiento y genetistas de poblaciones contemporáneos (*cf.* Endler 1986), sugieren que la variación es aleatoria y no tiene límites, otorgando un papel causal prioritario a la selección natural como factor moldeador de la variación en la evolución.¹ Entre los oponentes de esta idea encontramos a Lewontin (1978), Alberch (1982), Saunders (1989), Kauffman (1993), Raff (1996), Arthur (2000), Salazar-Ciudad (2001), Gould (2002), Andrade (2007) y Pigliucci & Müller (2010), quienes defienden la inclusión de factores causales alternos a la selección en la dirección evolutiva que toma la variación.

La tendencia a considerar la variación como ilimitada y no constreñida se remonta a Wallace (Arthur 2000). Ahora bien, los descubrimientos de homologías genéticas profundas (genes Hox) entre especies evolutivamente distantes, contradicen la afirmación popular de Mayr (1966) quien sostenía que la existencia de tales genes homólogos podía descartarse *a priori*, dadas la incesante

1 Tal como señala Futuyama, autores como Mayr o Dobzhansky afirmaban en algunos lugares la existencia de limitaciones sobre la variación y en otros su ausencia. Sin embargo, la interpretación que tuvo mayor acogida desde los setenta y que se volvió tradicional fue la de una variación no constreñida (Futuyama 2010). Este último autor cita su propio y muy influyente texto escolar de 1979 para reflejar esta convicción: «the ubiquity of genetic variation leads one to wonder whether its amount ever limits a population’s rate of evolution or its ability to adapt to environmental changes» (Futuyama 2010: 1866).

variación genética y la acción permanente de la selección natural (*cf.* Gould 2002, p. 1122, Gilbert & Burian 2003, p. 69). Estos descubrimientos, junto al trabajo proveniente de la morfología genérica en donde se evidencia la existencia ancestral de patrones genéricos de organización biológica (Alberch 1982, Newman & Bath 2008), otorgan apoyo empírico a las críticas mencionadas: los genes *Hox*, fundamentales en la regulación de los procesos de desarrollo, al igual que diversos patrones genéricos de su organización se conservan desde el precámbrico. Esta evidencia obliga a revisar la noción de ‘variación’, puesto que se halla fuertemente constreñida por el desarrollo. Así las cosas, los constreñimientos se convierten en uno de los factores capitales en la explicación causal de la evolución, llegando a ser una fuente de ‘input’ creativo (Gould & Lewontin 1979). En pocas palabras: el desarrollo introduce una dirección determinante que constriñe la variación. Dado este panorama se debe replantear el asunto de la variación, la cual no sería isotrópica ni ilimitada: ella estaría parcialmente determinada por los constreñimientos del desarrollo.

II.2. REFORMULANDO EL CONCEPTO DE ‘VARIACIÓN’

Una de las principales tareas de la ciencia, en todos los campos de investigación, es afinar y reformular conceptos y nociones a la luz de los descubrimientos y avances que permanentemente ocurren. Este es el caso del concepto de ‘variación’: este debe capturar e incorporar los hechos descubiertos recientemente y que no son tenidos en cuenta en su noción tradicional. Asimismo, también deben eliminarse del concepto de ‘variación’ las características que no corresponden con la fenomenología de la variación natural. En este sentido, la variación no siempre reúne las propiedades que a menudo se le han atribuido: copiosa, gradual, e isotrópica. Por el contrario, un análisis factual demuestra que la variación puede estar constreñida, sesgada o encauzada hacia direcciones evolutivas particulares, a partir de morfologías genéricas y de homologías genéticas entre especies no relacionadas filogenéticamente. Como veremos, esto se explica por condicionamientos históricos y estructurales, ampliándose el espectro de causas en la conformación de los rasgos de los organismos. En otras palabras, si tenemos en cuenta la pluralidad causal en la generación y evolución de la forma orgánica, puede decirse que la selección no es el único factor positivo que determina la dirección que adoptan las variaciones, pues los constreñimientos, históricos o estructurales, imponen sesgos sobre aquellas (Raff 1996; Gould 2002, pp. 61, 140ss, 256ss, 1027ss). Este importante hecho trae consigo la necesidad de llevar a cabo una reforma tanto del concepto de ‘variación’ como de la interpretación neodarwiniana de la evolución, donde se reconozca el papel fundamental de los constreñimientos como factor causal (Arthur 2000; Gould 2002; Rasskin-

Gutman & Esteve-Altava 2008).² Por ello resulta imperativo resaltar su aspecto positivo. De acuerdo a Gould (2002: 1028):

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

Concuerdo con Gould y considero que se debe reformar el concepto de ‘variación’ a partir del concepto de ‘constreñimiento del desarrollo’ y la evidencia empírica arriba mencionada.

III. LOS CONSTREÑIMIENTOS DEL DESARROLLO

La existencia de constreñimientos promueve un cambio en la manera de entender la evolución, pues imprimen dirección a la variación. Veamos cómo ello repercute en la conceptualización misma del concepto de ‘constreñimiento’.

III.1. ‘CONSTREÑIMIENTO’ Y SUS DOS ASPECTOS

Entender la importancia de los constreñimientos para la evolución pasa por un análisis de lo que usualmente se quiere decir en biología evolutiva y del desarrollo con ‘constreñimiento’. Dicho concepto se ha entendido, confusa e indiscriminadamente, de dos maneras: como una fuerza negativa y/o como una fuerza positiva (cf. Wimsatt & Schank 1988; West-Eberhard 1989; Gould 1989, 2002; Oyama 1993; Amundson 1994; Resnik 1995, Arthur 2004, Caponi 2008). Veamos en que consisten estas dos perspectivas. La noción negativa de ‘constreñimiento’ evoca la limitación o restricción de la variación sobre el ‘número’ de fenotipos posibles sobre los que actúa la selección natural. En otras palabras, el término ‘constreñimiento’, en su sentido negativo, refiere a la idea *cuantitativa* (pasiva) de que el número de opciones de variación que se le presenta a la selección natural es limitado. Por el contrario, el sentido positivo del concepto refleja un aspecto *cualitativo* (activo) del fenómeno de los constreñimientos: ellos imprimen dirección evolutiva a la forma orgánica al impulsarla por canales particulares de desarrollo. Es decir, buena parte de la evolución de la forma es causada por constreñimientos del desarrollo, al imprimir éstos dirección a ciertas características particulares de la morfología de los organismos (un hecho que no es capturado por el aspecto negativo/cuantitativo). Recalco que la ambivalencia en la manera de entender el concepto de ‘constreñimiento’ ha repercutido en

2 Aunque la idea de variación irrestricta se extiende en diversos ámbitos de investigación, existen varios modelos de selección natural que no le otorgan tal carácter (Dobzhansky 1974, Campbell 1974, Martínez & Moya 2011).

una confusa determinación de su referencia factual, puesto que confunde el aspecto cuantitativo y negativo con el aspecto cualitativo y positivo. Este tipo de confusiones representa, como lo han señalado Resnik (1995) y Gould (2002), un freno en el avance de la comprensión del papel de los constreñimientos. Coincido con este señalamiento y defiendo la necesidad de reformar el concepto de ‘constreñimiento’ en donde se reintroduzca su aspecto positivo.

III.2. LOS CONSTREÑIMIENTOS COMO FACTOR CAUSAL POSITIVO

Numerosos autores toman partido por el aspecto positivo del término ‘constreñimiento del desarrollo’ para resaltar su causalidad en la evolución (Wimsatt & Schank 1988; West-Eberhard 1989; Gould 1989, 2002; Oyama 1993, Amundson 1994; Arthur 2004; Caponi 2008, Wagner & Draghi 2010). Por ejemplo, West-Eberhard (1989) afirma que los constreñimientos se han visto como fuerzas restrictivas y conservativas para el cambio evolutivo, nublando su aspecto positivo. Por su parte, afirma Oyama (1993) que la estabilidad morfológica involucra a los constreñimientos como parte de un proceso formativo, más que como factor limitante de la selección.

A pesar de estas posturas, en los trabajos en el tema aún no existe un tratamiento claro, adecuado y sistemático de la propuesta positiva, reflejando ciertas confusiones como las mencionadas anteriormente (*cf.* Antonovics & van Tienderen 1991; Resnik 1995, Gould 2002). Preguntas como ¿Qué son los constreñimientos del desarrollo? ¿Cuántas clases existen? ¿Cómo determinan la variación? ¿En qué consiste su positividad? ¿Cómo imponen dirección evolutiva? están lejos de tener una respuesta unívoca y satisfactoria, más aún cuando se parte de una comprensión dispar del término. Intentando hacer algo de claridad en torno a las tres primeras cuestiones, en otro lugar he defendido la necesidad de recuperar la clasificación bipartita de los constreñimientos que los separa en globales y locales o, lo que es lo mismo, estructurales e históricos (Martínez 2009). Veamos en que consiste esta clasificación y la definición canónica de los constreñimientos, para luego abordar el tema de su positividad.

IV. CONSTREÑIMIENTOS ESTRUCTURALES E HISTÓRICOS

Una primera categorización sistemática a los constreñimientos aparece en Maynard Smith *et al.* (1985), quienes estipulan lo que ha venido a ser su definición canónica (*cf.* Reeve y Sherman, 1993; Amundson, 1994):

Developmental constraints [are] defined as *biases* on the production of variant phenotypes or *limitations* on the phenotypic variability caused by the structure, character, composition, or dynamics of the developmental system.

Es decir, dependiendo de ciertas características naturales de la ontogenia de los organismos (como propiedades físico-químicas de las macromoléculas constitutivas, requerimientos estructurales en la interacción célula a célula, patrones propios de los sistemas complejos, etc.), muchos senderos evolutivos se vuelven menos 'transitables' o incluso se 'cierran', disminuyendo de este modo la probabilidad de la aparición de ciertos fenotipos o sesgando las variaciones hacia direcciones morfológicas específicas. Aunque esta propuesta constituye un apreciable intento de caracterización de los constreñimientos, su alcance es cuestionable ya que no logra esclarecer del todo la independencia de éstos con respecto a los procesos de selección (*cf.* Williams 1992; Reeve y Sherman 1993). Pero lo que aquí quiero rescatar es la clasificación bipartita de los constreñimientos allí estipulada, globales y locales, la cual pretende denotar la naturaleza y origen de los constreñimientos. Se trata ahora de especificar a qué grupo de fenómenos se refieren Maynard Smith *et al.* con cada una de estas dos clases generales de constreñimientos. Por un lado, los constreñimientos globales son de tipo estructural y necesario, impuestos por las leyes de la física y la química a las que están sujetos todo objeto material, incluyendo a los seres vivos (por ejemplo, las leyes de la palanca o las de reacción-difusión). Por el contrario, los constreñimientos locales son de carácter histórico y contingente, aquellos exclusivos de un taxón particular que surgen como consecuencia de alguna característica específica fijada filogenéticamente (en plantas las palmas son un claro ejemplo: las monocotiledóneas presentan patrones de crecimiento más conservados que las dicotiledóneas en cuanto a la facilidad con que adoptan patrones bifurcados. Esto por accidente histórico más que por necesidad estructural (Maynard Smith *et al.* 1985: 267)). La clasificación que divide a los constreñimientos en globales y locales coincide en lo esencial con la división bipartita que proponen Gould y Lewontin (1979) y Gould (1989, 2002): estructurales e históricos (*cf.* Martínez 2009). Esta coincidencia refuerza su relevancia como clasificación fundamental a tener en cuenta en su estudio. Los constreñimientos serían de dos clases: (1) Estructurales o globales: son consecuencia directa de las leyes de la física y de la química y aplican a toda organización natural. Surgen de las propiedades invariantes de ciertos materiales o de la dinámica de los sistemas complejos (i. e. son propiedades físico-químicas de la materia). (2) Históricos o locales: surgen como consecuencia de alguna característica específica fijada en un taxón particular (i. e. son contingencias ancestrales que se atrincheran filogenéticamente). Tanto los constreñimientos históricos como los estructurales son positivos, en el sentido que juegan un papel determinante como causantes de la dirección y cambio evolutivo de la forma orgánica, puesto que imponen canales particulares sobre la variación. Veamos con mayor detalle en qué consiste cada uno de estas dos clases de constreñimientos.

IV.1. LOS CONSTREÑIMIENTOS ESTRUCTURALES Y SU ASPECTO POSITIVO

Desde la perspectiva estructuralista, el desarrollo ontogenético y su organización obedece, en buena medida, a los patrones y leyes físicas que sigue todo sistema complejo, incluyendo los sistemas no biológicos (Alberch 1982). Si bien Raff (1996); Griffiths (1996) y Gould (2002) critican acertadamente aproximaciones estructuralistas extremas, es posible afirmar que se han hecho considerables avances en diversos tópicos, principalmente en el intento de identificar las propiedades físicas genéricas del desarrollo temprano y su relación con la evolución (Newman & Müller 2000; De Renzi 1995; Newman & Bhat 2008). Los constreñimientos estructurales tienen dos causas primordiales: a) son estructuras ordenadas que emergen como consecuencia de las propiedades genéricas fisicoquímicas de la materia y de la naturaleza dinámica de las fuerzas (Thompson 1942, Alberch 1982 y Newman *et al.* 2006, por ejemplo); b) son *Spandrels* o estructuras que emergen colateral y necesariamente de cambios estructurales funcionales (Gould & Lewontin 1979). Con respecto a los primeros, Newman y colaboradores (Newman *et al.* 2006; Newman & Bhat 2008) afirman que todo proceso de desarrollo es la confluencia causal de propiedades genéricas y genéticas. Las primeras son de tipo global, propias de la físico-química, tales como adhesión, efectos gravitacionales, viscosidad, reacción-difusión, inmiscibilidad de fluidos de diferente densidad, etc. Propiedades de este tipo serían la causa del origen de características básicas de los planes corporales, como la segmentación o la formación de cavidades. Las propiedades genéticas son reacomodamientos e interacciones macromoleculares, de alta especialización, que co-evolucionaron concertadamente y en donde las propiedades físicas se reorganizaron en servicio de una función particular. Según Newman, las propiedades del primer tipo producen morfologías genéricas. Así, la ontogenia controlada por genes habría evolucionado posteriormente para hacer más estables y precisos tales procesos genéricos de morfogénesis. En otras palabras: muchos de los procesos morfogenéticos emergieron en la evolución por la acción de mecanismos genéricos sobre células y tejidos, cuyos resultados favorables fueron estabilizados gracias a la sobre-imposición de posteriores mecanismos genéticos. En este caso, dichas propiedades genéricas constriñen positivamente la variación, haciendo que la conformación primaria de la forma siga patrones específicos de organización. Los mecanismos genéticos (como los que veremos a continuación), habrían evolucionado posteriormente en la historia, permitiendo la estabilización y complejización de dichas estructuras. Es en este sentido que los constreñimientos estructurales del desarrollo son factores causales positivos en la evolución de la forma orgánica: orientan rasgos básicos fundamentales de la organización morfológica por senderos establecidos por las propiedades físico-químicas de la materia.

IV.2. LOS CONSTREÑIMIENTOS HISTÓRICOS Y SU ASPECTO POSITIVO

Gould (2002: 1025ss) señala que si el término ‘constreñimiento’ puede reflejar un aspecto causal positivo, éste necesariamente debe ir ligado a la noción de cambio; el constreñimiento da dirección al cambio evolutivo. Por esta razón, el concepto usado en teoría evolutiva debe desligarse de su aspecto negativo usual y entenderse más bien de manera positiva, como «causas de la dirección de cambios evolutivos particulares» (Gould 2002: 1026). Esto resulta clave para comprender la causalidad que implican los constreñimientos en la evolución. En la literatura sobre constreñimientos no resulta claro cuál es su papel causal positivo, pues, como señalé arriba, en general se confunden los aspectos positivo (cualitativo) y negativo (cuantitativo). Resulta problemático tratar de comprenderlos como una fuerza positiva a través de un concepto usualmente negativo y restrictivo. Así como los constreñimientos estructurales imprimen direcciones específicas a la variación, también lo hacen los constreñimientos históricos a través de homologías genéticas profundas. ¿Qué tipos de constreñimientos se implantaron ancestralmente y condicionaron todo cambio posterior en la evolución de la forma orgánica? La investigación en genética del desarrollo muestra la existencia de ciertos genes reguladores compartidos por la mayoría de los *phyla*, los cuales se encargan de la activación, en el embrión, del desarrollo de las estructuras apropiadas para las diferentes regiones de éste. Tales genes se expresan a lo largo del eje corporal en el mismo orden en todos los grupos en que se encuentran presentes, contribuyendo a la organización del plano corporal o *Bauplan* (Raff 1996; Maynard Smith & Szathmary 1999; Carroll 2001. Cf. Martínez & Andrade 2011). Los experimentos demuestran que hay genes Hox homólogos en artrópodos, vertebrados y anélidos, pero se puede generalizar la existencia de esta homología en moluscos, hemicordados, protostomos y deuterostomos (Raff 1996: 182-3; Maynard Smith & Szathmary 1999: 120-1; Amundson 2005: 5-6). Estos genes actúan como un ‘control maestro’ en el desarrollo embrionario temprano, activando una cascada de otros genes particulares necesarios para el desarrollo de las estructuras particulares para cada región específica del embrión (Maynard Smith & Szathmary 1999, p. 120). Lo importante de estos descubrimientos es que se prueba la existencia de una genética homóloga subyacente y compartida desde el precámbrico por la mayoría de los seres del reino animal, a pesar de la gran disparidad morfológica y fenotípica de los diversos grupos.

Ahora, los genes Hox no son los únicos genes reguladores altamente conservados a través de la evolución. El gen *Pax-6* (identificado en ratones) es fundamental en el desarrollo del ojo de los vertebrados, pues actúa activando una cascada de otros genes y factores de transcripción que controlan los tejidos y estructuras. Es interesante saber que un gen homólogo al *Pax-6* de los ver-

tebrados, llamado *eyeless*, controla el desarrollo del ojo en *Drosophila* (Raff 1996, p. 185-6; Maynard Smith & Szathmary 1999, p. 122). Asimismo, el gen *Dlx-1* en vertebrados y el gen *Distal-less* en *Drosophila* resultan homólogos en el desarrollo de apéndices corporales. Lo mismo para *Hox-7* (vertebrados) y *msh* (*Drosophila*). Como afirman Maynard Smith y Szathmary (1999, p. 122), con respecto a lo sorprendente de este hallazgo (en lo que concierne a *Pax-6* y *eyeless*), «if the mouse gene is transferred to *Drosophila*, then, wherever it is activated, it causes an eye to appear. The kind of eye that develops, of course, is a compound eye, not a vertebrate eye». Este hecho revela la profunda conservación de un gen fundamental que activa y orienta el desarrollo del ojo de los vertebrados y de los artrópodos. Así, se muestra que el desarrollo de una estructura funcional como el ojo, el cual se origina y evoluciona contingentemente en la historia ancestral (contingente porque pudo haber evolucionado, en vez del ojo, una estructura funcional diferente para discriminar detalladamente el ambiente –un sistema de sonar, por ejemplo–, permanece desde entonces y es regulada ontogenéticamente por factores genéticos que se encargan, en buena medida y junto a factores ambientales, de reproducir una estructura particular atrincherada y fijada desde su misma aparición evolutiva (pero que va evolucionando, sobre esa base, en el tiempo).

En plantas, el gen regulador ancestral *LEC* (encontrado en *Arabidopsis*) es la base interna del desarrollo de las hojas que da dirección a los cambios posteriores como las hojas compuestas o las flores. Estas estructuras posteriores pueden ser vistas como derivaciones de la misma estructura ancestral (Gould 2002: 82-3, 1092ss). La estructura ancestral permanece de forma derivada en morfologías más complejas y de aparición posterior (tanto ontogenética como filogenéticamente) en el tiempo. Esto permite ver cómo las estructuras de las plantas (angiospermas) mantienen subyacente dicho patrón ancestral, el cual da dirección a todo cambio posterior. Ello no implica que no haya cambio evolutivo estructural, sino que hay dirección en dicho cambio (delimitado, orientado por la estructura implantada históricamente) (Hofer *et al.* 1997; Theissen & Saedler 2001; Ma 2003).

Tenemos entonces que los descubrimientos de genes reguladores homólogos demuestran que la variación, en sus aspectos relevantes, ha estado fuertemente constreñida a lo largo de su evolución. Es preciso insistir en que el hecho que revelan tales genes no es tanto la existencia de una limitación sobre el número de fenotipos posibles sobre los que actúa la selección (sentido negativo del término *constreñimiento*), sino la existencia de una homología profunda que actúa como canal positivo encauzador de dirección y cambio evolutivo (sentido positivo del término *constreñimiento*), contribuyendo a marcar la pauta causal de la permanencia o modificación de las características fijadas ancestralmente. Así, una de las causas de la coincidencia fenotípica entre especies lejanas sería un caso de

paralelismo histórico entre ellas (por la posesión de genes ancestrales homólogos), que bien puede integrarse con un caso de posterior evolución convergente o de selección estabilizadora. Recordemos que este tipo de constreñimientos se diferencian de los estructurales en su naturaleza contingente: eventos históricos afortunados, que dieron paso a estructuras funcionales especializadas, se atrincheraron ancestralmente condicionando desde entonces toda variación de la forma. Estos, a su vez, deben comprenderse como un factor causal positivo que, desde el precámbrico y a través del desarrollo en cada nuevo ciclo de vida, imprimen dirección evolutiva sobre la forma orgánica.

V. CONCLUSIONES

En este texto defendí la necesidad de revisar el concepto de ‘variación’ a partir de la importancia que los constreñimientos del desarrollo tienen en la evolución de la forma orgánica. La evidencia experimental obliga a llevar a cabo una reconceptualización de la noción canónica de ‘variación’. Esta última evoca la equívoca idea de variación isotrópica e irrestricta sobre la cual operaría la selección natural. La existencia de constreñimientos estructurales e históricos muestran que, por el contrario, la variación está parcial y positivamente constreñida y que la evolución de la forma es guiada por senderos específicos conformados conjuntamente por factores históricos, estructurales y selectivos. Este hecho refuerza el llamado a una reforma del concepto de ‘variación’ que permita capturar la estabilidad positiva que le imprimen a ella los constreñimientos del desarrollo. Defendí a su vez que los constreñimientos, tanto estructurales como históricos, refieren a mucho más que una mera limitación del número de variaciones posibles; ellos establecen canales de dirección que guían la evolución de la forma biológica. Eso justamente es lo que se desprende del trabajo sobre morfogénesis genérica y genes Hox aquí señalada. Las nuevas concepciones de variación y constreñimiento del desarrollo deben, a su vez, hacernos repensar lo que entendemos por ‘evolución’. Ese es un tema que pos-tergo para otra oportunidad.

AGRADECIMIENTOS

A Eugenio Andrade por las importantes sugerencias hechas a este trabajo. También a los integrantes del Seminario de Filosofía de la Biología de la UAM-C. La redacción de este artículo fue posible gracias a la beca de investigación ‘Apoyo a Nuevos PTC PROMEP-SEP.’

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBERCH, P. «Developmental Constraints in Evolutionary Processes», en J.T. Bonner (Ed.), *Evolution and Development*. Berlin. Springer- Verlag, 1982.
- AMUNDSON, R. «Two Concepts of Constraint» en *Philosophy of Science*: 61 (1994), pp. 556-578.
- _____, *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*. Cambridge: Cambridge U.P, 2005.
- ANDRADE, E. «Las interrelaciones entre genotipo, fenotipo y medio ambiente. Una aproximación semiótica al debate entre ‘Evolución y Desarrollo», en A. Rosas (Ed.) *Filosofía, Darwinismo y Evolución*: Bogotá, UNAL.
- ANTONOVICS, J. & VAN TIENDEREN P. «Ontoecogenophiloconstraints? The Chaos of Constraints Terminology», en *Trends in Ecology and Evolution* 6 (1991), pp. 166-169.
- ARTHUR, W. «The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms», en *Evolution and Development*, 5 (2000), pp.49-57.
- _____, «The effect of development on the direction of evolution: toward a twenty-first century consensus» en *Evolution and Development* 6 (2004) pp. 282-288.
- CAMPBELL, D. «Downward Causation in Hierarchically Organized Biological Systems», en F. Ayala & Th. Dobzhansky (Eds.) *Studies in The Philosophy of Biology*: London MacMillan, 1974. pp. 179-186.
- CAPONI, G. «La EvoDevo como ciencia histórica de causas remotas», en *Acta Biológica Colombiana* 14s, (2009), pp. 133-150.
- _____, «Selección interna: el control de la filogenia por la ontogenia en una perspectiva variacional», en *THEORIA* 62 (2008), pp. 195-218.
- CARROLL, S. «Endless Forms: The Evolution of Gene Regulation and Morphological Diversity», en *Cell* 101, (2001), pp. 577-580.
- DAWKINS, R. *The Extended Phenotype*. Oxford: Oxford U.P, 1982.
- DERENZI, M. «Plantas: Un caso especial de evolución y morfogénesis», en *Coloquios de Paleontología* 47, (1995), pp. 210-218.
- DOBZHANSKY, Th. «Chance and Creativity in evolution», en Ayala F. & Th. Dobzhansky (eds.) *Studies in The Philosophy of Biology*: London MacMillan. 1974. pp. 179-186.
- ENDLER, J. *Natural Selection in the Wild*. Princeton: Princeton U.P, 1986.
- ETXEBERRIA, A. & L. NUÑO «A world of opportunity within constraint: Pere Alberch’s early evo-devo», en Rasskin-Gutman, D & M. De Renzi (Eds.) *Pere Alberch. The Creative Trajectory of an Evo-Devo Biologist*. Valencia: Universidad de Valencia. 2009.
- FUTUYMA, D. «Evolutionary constraint and ecological consequences», en *Evolution* 64-7, pp. 1865-1884.
- GILBERT, S. & R. BURIAN. «Developmental Genetics», en Hall, B. & W. Olson (Eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: MIT Press. 2003.

- GOULD, S.J. «A Developmental Constraint on Cerion», en *Evolution*: 43 (1989), pp. 516-539.
- _____, *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge: Harvard U.P. 2002.
- GOULD, S.J. & R. LEWONTIN. «The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm», en *Proc. of the Royal Soc. of London*: 205 (1979), pp. 581-598.
- GRIFFITHS, P. «The Historical Turn in the Study of Adaptation», en *British Journal for the Philosophy of Science*: 47 (1996), pp. 511-532.
- HALLGRÍMSSON «Variation» en Hall, B. & W. Olson (Eds.) *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: Harvard U.P. 2003.
- HOFER, J, TURNER, R., *et al.* «Unifoliata regulates leaf and flower morphogenesis in pea», en *Current Biology* 7 (1997), pp. 581-587.
- KAUFFMAN, S. *The Origins of Order*. Oxford: Oxford UP, 1993.
- KELLER, E. & LLOYD, E. *Keywords in Evolutionary Biology*. Harvard UP, 1992.
- LEWONTIN, R. «Adaptation», en *Scientific American* 239 (1978), pp.156-169.
- MA, H. «Homeotic Genes in Flowering Plants», en Hall, B. & W. Olson (Eds.) *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: MIT Press, 2003.
- MARTÍNEZ, M. «Los constreñimientos del desarrollo y la integración EvoDevo» en *Acta Biológica Colombiana* 14s, (2009), pp. 151-168.
- MARTÍNEZ, M. y A. MOYA «Natural Selection and Multilevel Causation», en *Philosophy and Theory in Biology* (3) (2011), pp. 1-14.
- MARTÍNEZ, M. y E. ANDRADE «A contingência dos padrões de organização biológica: superando a dicotomia entre pensamento tipológico e populacional», en P. Abrantes (Ed.), *Filosofia da Biologia*. ARTMED: Sao Paulo, 2011.
- MAYNARD SMITH, J & SZATHMÁRY, E. *The Origins of Life*. Oxford: Oxford U.P, 1999.
- MAYNARD SMITH, R. BURIAN *et al.* «Developmental Constraints and Evolution», en *Quarterly Review of Biology* 60 (1985), pp. 265-287.
- MAYR, E. *Animal Species and Evolution*. Cambridge: Belknap. 1966.
- _____, *Toward a new philosophy of biology: observations of an evolutionist*. Cambridge: Harvard U.P, 1988.
- NEWMAN, S. & G. MÜLLER. «Epigenetic Mechanisms of Character Origination», en *Journal of Experimental Zoology* 288 (2000), pp. 304-317.
- NEWMAN, S., MÜLLER, G. & G. FORGACS. «Before Programs: The physical origination of multicellular forms», en *Int. J. Dev. Biol* 50 (2006), pp. 289-299.
- NEWMAN S, & R. BHAT. «Dynamical patterning modules: Physico-genetic determinants of morphological development and evolution», en *Physical Biology* 5 (2008).
- OYAMA, S. «Constraints and Development», en *Netherlands Journal of Zoology* 43 (1993), pp.6-16.
- PIGLIUCCI, M. & G. MÜLLER. «Elements of an Extended Evolutionary Synthesis», en Pigliucci, M. y G. Müller (Eds.) *Evolution -The Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press, 2010.

- RAFF, R. A. *The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form*. Chicago: University of Chicago Press, 1996.
- RASSKIN-GUTMAN, D. & ESTEVE-ALTAVA, B. «The multiple directions of evolutionary change», en *Bioessays* 30 (2008). pp. 521-525.
- REEVE, H. & P. SHERMAN. «Adaptation and the Goals of Evolutionary Research» en *The Quarterly Review of Biology* 68 (1993), pp.1-32.
- RESNIK, D. «Developmental constraints and patterns: some pertinent distinctions», en *Journal of Theoretical Biology* 173 (1995), pp. 231-240.
- SALAZAR-CIUDAD, I. *Gene Network Models in Embryonary Development and Evolution*. (Tesis Doctoral). Departamento de Genética, Universidad de Barcelona, 2001.
- SAUNDERS, P.T. «The Evolution of Form and Pattern», en *Leonardo*, 22 (1989), pp. 33-38.
- SCHLOSSER, G. «Functional and Developmental Constraints on Life-Cycle Evolution», en Sansom, R. y R. Brandon (Eds.), *Integrating Evolution and Development* Cambridge: MIT Press, 2007.
- THEISSEN, G & SAEDLER, H. «Floral quartets», en *Nature* 409 (2001), pp. 469-471.
- THOMPSON, D. *On growth and form*. Cambridge: Cambridge U.P, 1942.
- WAGNER, G. & J. DRAGHI. «Evolution of Evolvability», en Pigliucci, M. y G. Müller (Eds.) *Evolution -The Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press. 2010.
- WEST-EBERHARD, M. «Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity», en *Annual Review of Ecological Systems* 20 (1989), pp. 249-278.
- WILLIAMS, G.C. *Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges*. Oxford: Oxford UP, 1992.
- WIMSATT, W. & SCHANK, J. «Two Constraints on the Evolution of complex Adaptations and the Means for their Avoidance», en Nitecki, M. (Ed.) *Evolutionary Progress*. Chicago: Chicago UP, 1988.

MAXIMILIANO MARTÍNEZ es Profesor-Investigador asociado en el Departamento de Humanidades de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Cuajimalpa, México.

Líneas de investigación:

Filosofía de la biología, naturalismo moral

Publicaciones recientes:

MARTÍNEZ, M. y A. MOYA «Natural Selection and Multilevel Causation», en *Philosophy and Theory in Biology* (3) (2011).

MARTÍNEZ, M. y E. ANDRADE «A contingência dos padrões de organização biológica: superando a dicotomia entre pensamento tipológico e populacional», en P. Abrantes (Ed.), *Filosofia da Biologia*. ARTMED: Sao Paulo (2011).

Dirección electrónica: mmartinez@correo.cua.uam.mx