



THEORIA. Revista de Teoría, Historia y
Fundamentos de la Ciencia

ISSN: 0495-4548

theoria@ehu.es

Universidad del País Vasco/Euskal Herriko
Unibertsitatea
España

CAPONI, Gustavo

Selección interna: el control de la filogenia por la ontogenia en una perspectiva variacional
THEORIA. Revista de Teoría, Historia y Fundamentos de la Ciencia, vol. 23, núm. 2, 2008, pp. 195-
218

Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea
Donostia-San Sebastián, España

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=339730806005>

- ▶ Cómo citar el artículo
- ▶ Número completo
- ▶ Más información del artículo
- ▶ Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Selección interna: el control de la filogenia por la ontogenia en una perspectiva variacional*

(*Internal selection: the control of phylogeny by ontogeny from a variational point of view*)

Gustavo CAPONI

Recibido: 30.01.2008

Versión final: 3.05.2008

BIBLID [0495-4548 (2008) 23: 62; pp. 195-218]

RESUMEN: La idea de *selección interna*, propuesta originalmente por Lancelot Whyte, no sólo sirve para entender el papel causal que los *constrainingos del desarrollo* tienen en evolución; sino que además puede hacernos comprender de qué modo esos *fatores orgánicos o internos*, cuya importancia la *Biología Evolucionaria del Desarrollo* hoy quiere rescatar, son pasibles de ser considerados desde una perspectiva *variacional* o *seleccional* compatible, pero no asimilable, a la *Teoría de la Selección Natural*. Así, considerado como un concepto autónomo y diferente al de *selección natural*, el concepto de *selección interna* puede permitirnos comprender de qué modo eso que Wallace Arthur llama *developmental bias* constituye una causa, efectiva y positiva, de transformaciones evolutivas irreversibles y acumulables.

Descriptores: W. Arthur, L. Whyte, selección interna, selección natural, sesgo del desarrollo.

ABSTRACT: *The idea of internal selection, originally proposed by Lancelot Whyte, not only helps to understand the causal role that the developmental constraints have in evolution, but it can also show how these organic or internal factors, which relevance the Evolutionary Developmental Biology remarks today, can be considered from a variational or selectional perspective that is compatible with, but not reducible to, Natural Selection Theory. Thus, being considered as a concept autonomous and different from natural selection, the concept of internal selection can allow us to understand how that phenomenon that Wallace Arthur calls developmental bias constitutes an effective and positive cause of irreversible and cumulative evolutionary changes.*

Keywords: *W. Arthur, L. Whyte, internal selection, natural selection, developmental bias.*

1. Presentación

Propuesto por Lancelot Law Whyte (1960a, 1960b, 1964, 1965) en la primera mitad de los años sesenta, el concepto de *selección interna*, fue prácticamente ignorado en la *Biología Evolucionaria* (cf. Wimsatt 2007, p. 312 y ss.). Recientemente, sin embargo, algunos autores comprometidos con la construcción de la *Biología Evolucionaria del Desarrollo* comenzaron a rescatarlo como una clave para explicar la manera por la cual los fenómenos ontogenéticos inciden en el curso de la evolución (por ejemplo: Arthur 1997 y 2004a; Wagner & Schwenk 2000 y 2003). La selección interna puede, en efecto, explicar ese *sesgo* en la oferta de variaciones fenotípicas que, en los últimos tiempos, está siendo reconocido como una *causa rectora* de los fenómenos evolutivos equiparable, por su importancia, a la selección natural (Arthur 2001 y 2004b); pero yo creo que su

* En esta segunda versión de mi trabajo intenté contemplar todas las observaciones, críticas y sugerencias de los evaluadores de *THEORIA*. Para ambos mi agradecimiento.



relevancia epistemológica, su valor para la *Filosofía de la Biología*, trasciende sus posibles usos empíricos.

Según espero mostrar, la idea de *selección interna* no sólo sirve para entender mejor cómo eso que Wallace Arthur (2001, p. 271; 2004a, p. 11; 2004b, p. 283; 2006, p. 234) llama *developmental bias*, y que aquí llamaré *sego ontogenético*, constituye una causa efectiva del cambio evolutivo con los mismos derechos epistemológicos que los factores de cambio ya previstos por la teoría clásica de la evolución —selección natural, deriva genética, migración, etc. (cf. Stephens 2007, p. 111); sino que además, ella puede hacernos comprender de qué modo esos *factores organísmicos o internos*, cuya importancia la *Biología Evolucionaria del Desarrollo* hoy quiere rescatar, son pasibles de ser considerados desde lo que Sober (1984, p. 149) y Lewontin (2000, p. 8) caracterizaron como una visión *variacional* o *seleccional* de los fenómenos evolutivos. Una visión que, justamente por ese carácter *variacional*, es totalmente afín y compatible con la perspectiva de la *Teoría de la Selección Natural*.

Pero digo *compatible* para no decir *asimilable*: la selección interna, tal y como Whyte lo pretendía, debe ser pensada como una fuerza evolutiva distinta e independiente de la selección natural. Sin que eso, claro, sea óbice para que ambas puedan articularse como factores concomitantes dentro de un mismo modelo teórico y en la construcción de explicaciones particulares de fenómenos evolutivos concretos. Es decir: lejos de querer denunciar un putativo conflicto entre modelos explicativos heterogéneos, mi recurso a las tesis de Whyte obedece precisamente a la intención de poner en evidencia la profunda afinidad que existe entre el modelo explicativo que rige a la *Biología Evolucionaria del Desarrollo* y aquel que rige a la *Teoría de la Selección Natural*.

Así, y para cumplir dicho cometido, procederé primero a analizar el concepto de *selección interna*, según fue presentado por Whyte, y a continuación insistiré en sus diferencias con el concepto darwiniano de *selección natural*. Finalmente, pero sólo después de intentar aclarar en qué sentido la selección interna puede ser concebida como un agente relativamente autónomo de cambios evolutivos irreversibles y acumulables, procuraré mostrar cómo los análisis de Whyte sirven para esclarecer de qué modo aquello que Pere Alberch (1989, p. 27) y Stephen Jay Gould (2002, p. 521 y ss.) llamarón *internalismo* puede ser pensado en el contexto de lo que cabría caracterizar como una perspectiva variacional o seleccional *ampliada*. Creo que queda claro, por lo tanto, que mi objetivo no es ni *rehabilitar* un autor *injustamente olvidado* por la *cruel ortodoxia neodarwiniana*, ni *consagrar* al gran precursor de la *Evo-Dero*.

Además de poder hacernos incurrir en una ingenuidad historiográfica, atribuir ese lugar a Whyte, o pretender que sus tesis eran plenamente originales e inauditas, implicaría desconocer lo que él mismo insistió en resaltar: lejos de ser el producto de una especulación individual, genial o disparatada, su concepto de *selección interna* no era otra cosa que una formulación, tal vez más clara y acabada, pero definitivamente más contundente, de tesis, o reparos, ya enunciados por otros investigadores, más o menos próximos a la tradición darwiniana, como Bertalanffy, Lima de Faria, Waddington,

Haldane y hasta el propio Dobzhansky (cf. Whyte 1965, p. 75 y ss.)¹. El *retorno* a las tesis de Whyte que aquí se propone, sólo se justifica porque, según me parece, el concepto de *selección interna* facilita el análisis filosófico de los resultados de la *Biología Evolucionaria del Desarrollo*. Interpretados a la luz de Whyte, se hace más notoria la especificidad de éstos frente a lo que Moya y Delatorre (2004, p. 192) llamaron la *teoría externalista ampliada de la evolución*, sin que por eso se pierda de vista la afinidad epistemológica que existe entre ese nuevo campo de los estudios evolucionarios y la ya bien establecida *Teoría de la Selección Natural*.

2. Integración y desarrollo

Después de haberlo esbozado en dos breves artículos (1960; 1964), Whyte desarrolló el concepto de *selección interna* en su opúsculo de 1965 titulado *Internal factors in evolution*; y ya en el prefacio decía que la idea central de ese trabajo era sostener que “además de la selección darwiniana, otro proceso también había jugado un rol importante en la determinación de la evolución de las especies”. Es decir: “al lado de la bien establecida selección competitiva exterior de la teoría ‘sintética’ de la evolución”, había también “un proceso de selección interna actuando directamente sobre las mutaciones, principalmente en los niveles molecular, cromosómico y celular, pero no en términos de lucha y competición, sino en función de la *capacidad sistémica para una actividad coordinada*”². Por eso, continuaba Whyte, “el criterio darwiniano de aptitud para la competición externa” debía ser *suplido*, no *suplantado*, por “el de la buena coordinación interna”. En los seres vivos, consideraba correctamente Whyte, “la *coadaptación interna* es tan necesaria cuanto la adaptación externa”; y era necesario considerarla a la hora de explicar la evolución (Whyte 1965, p. 14; ver también: Arthur 2004a, p. 118).

En realidad, Whyte estaba haciendo referencia a una cuestión que ya había sido planteada por otros autores que se sentían incomodados por el descuido con el que, según ellos, el darwinismo trataba la exigencia de coordinación internas de las partes que Cuvier (1992 [1812], p. 97) había destacado en su *Principio de la Correlación de las Formas en los Seres Organizados*: “todo ser organizado forma un conjunto, un sistema único y cerrado, en el cual todas las partes se corresponden mutuamente, y concurren a la misma acción definitiva por una acción reciproca”. Tal era el caso, por ejemplo, de Edward Stuart Russell (1916, p. 239) que, en su célebre *Form and Function* había critica-

¹ Esta enumeración que Whyte hace de sus precedentes podría ampliarse con otros nombres: si le hacemos caso a Jean Rostand (1932, p. 161), que alude a una *sélection prénatale*, habría que considerar que la idea de *selección interna* ya estaba de algún modo presente en algunos autores *mutacionistas*. Y entre ellos se podría incluir a Richard Goldschmidt que, en *La Base Material de la Evolución*, había dicho: “La selección de la dirección en que será impulsado el organismo por los cambios genéticos no queda, por lo tanto, librada a la acción del ambiente sobre el organismo, sino que es controlada por lo que rodea al primordio en la ontogenia, por la posibilidad de cambiar un proceso ontogenético sin destruir toda la fábrica del desarrollo” (Goldschmidt 1943, p. 297; al respecto ver también: Bowler 1985, p. 227).

² Esta última afirmación de Whyte explica por qué él prácticamente excluyó a Roux y a Weismann de su *lista de precursores*. Éstos, nos dice, pensaron en “una lucha entre partes, en una competición por espacio y nutrientes en la cual el éxito relativo de una parte implicaba el fracaso relativo de otras”; y “nada podría ser más diferente de una selección interna cuyo criterio es la capacidad de todas las partes para encajar juntas formando una única unidad funcionalmente coordinada” (Whyte 1965, p. 77).

do la escasa importancia que Darwin le concedía a la necesaria “correlación de las variaciones”. Pero también se podría citar a Jakob Von Uexküll (1945 [1913], p. 175) cuando, más o menos para la misma época, acusaba al darwinismo de hacernos olvidar que, además de estar “adaptado conforme a fin a su entorno”, un organismo también “está construido conforme a fin en sí mismo”³.

Claro, Whyte ya está muy lejos de los años de *eclipse del darwinismo* (cf. Huxley 1943; Bowler 1985). Él escribe, incluso, en ese periodo en el que ocurre lo que Gould (2002, p. 520) caracterizó como un *endurecimiento* de la *Nueva Síntesis*; y sus argumentos asumen los logros de la *Teoría de la Selección Natural* sin perderse en diatribas antidarwinistas (cfr. Whyte 1965, p. 41 y ss.). Pero, aun así, su propuesta para complementar esos logros se funda en un *organicismo* afín a las posiciones de autores como Ludwig Von Bertalanffy (1975[1953]) y Kurt Goldstein (1951), a los que Whyte (1965, p. 33) incluso cita como precedentes de sus posiciones. Y ese compromiso con el *organicismo* se patentiza en su insistencia en el hecho de que cualquier cambio en las estructuras y funciones de todo ser vivo debía adecuarse a lo que él llamaba *Condiciones Coordinativas* (CC); es decir: “las reglas de orden que deben ser satisfechas por las partes internas y los procesos de cualquier organismo celular capaz de desarrollarse y de sobrevivir en *algún ambiente*” (Whyte 1965, p. 7 y p. 35, itálicos míos).

Pero, si con todo derecho, estas *Condiciones Coordinativas* nos recuerdan al *Principio de las Condiciones de Existencia* (Cuvier 1817, p. 6), tomado en su sentido originario, cuvieriano, de *coherencia funcional*, y no en el sentido darwiniano de *adecuación a las condiciones de vida* (cfr. Russell 1916, p. 34; Grene & Depew 2004, p. 129; Caponi 2005, p. 80); debemos también subrayar que la tesis de Whyte no sólo alude a la *correlación de las partes* en el organismo ya constituido, sino también, y sobre todo, a la coordinación y coherencia de las distintas etapas de su ontogénesis. Las CC, nos dice Whyte (1965, p. 35): “no son meramente morfológicas [...], sino también *morfogenéticas*”; y, en su opinión, este aspecto *ontogénético* es más importante que el meramente *funcional* (Whyte 1965, p. 36). Para él, en efecto, “el desarrollo es teóricamente anterior a la homeostasis” (Whyte 1965, p. 39). No es, sin embargo, el primado de la ontogenia sobre la homeostasis lo que más debe preocuparnos aquí.

En lo que respecta a la *Biología Evolucionaria*, la tesis más provocativa y relevante de Whyte no está ahí. Ella reside, más bien, en la presunción de que la ontogenia es *teóricamente* anterior a la filogenia (Whyte 1965, p. 46 y p. 63); y esa prioridad es muy fácil

³ La magnitud del descuido de Darwin en lo atinente a la *correlación de las partes* es, con todo, un asunto discutible. La existencia de un apartado titulado “Correlation of Growth” en el quinto capítulo de *On the origin of species* (Darwin 1859, p. 143 y ss.) nos indica, como ya lo había sugerido Paul Janet (1882, p. 352), que Darwin estaba preocupado con el asunto; y así también lo entendieron Stephen Jay Gould (2002, pp. 333-334) y Wallace Arthur (2004a, pp. 31-33). Ambos coinciden, con todo, en el hecho de que la importancia que Darwin le concedía a esta cuestión era, de algún modo, secundaria: la adecuación de las estructuras orgánicas a las exigencias del medio era, para él, siempre más importante que la correlación interna de las partes. Es digno de ser apuntado, de todos modos, que ese posible descuido para con la correlación de las partes no fue una nota común a todo el pensamiento darwinista: la imagen del *poliedro* acuñada por Galton es una forma de expresar como los factores internos, estructurales, pueden ser importantes para entender las sendas de la evolución (cf. Gayon 1992, p. 178; Gould 2002, p. 344).

de entender si se acepta que la filogenia no es más que “una secuencia de relatos ontogenéticos” (Whyte 1965, p. 63). Es obvio, además, que “el crecimiento de un individuo puede ser descrito, en principio, sin considerar la evolución de las formas de vida, pero la evolución no tiene sentido si no hay individuos que hayan crecido”; por eso: “el desarrollo ontogenético debe ser entendido antes que los cambios históricos en ese desarrollo” (Whyte 1965, p. 63). Whyte aceptaba, en efecto, eso que Ron Amundson (2005, p. 176) recientemente ha llamado *Principio de Completud Causal*: “Para producir una modificación en la forma adulta, la evolución debe modificar el proceso embrionario responsable por esa forma. Por eso, para comprender la evolución es necesario comprender el desarrollo”; y esto es crucial para entender cómo es que “la estructura interna de los organismos ha influenciado directamente las avenidas de la filogenia” (Whyte 1965, p. 23)⁴.

Como sabemos, la materia prima sobre la que trabaja la selección natural es la variación hereditaria; y esto Whyte no lo ponía en duda. Pero, conforme él insistía, para que esas variaciones pudiesen producir fenotipos capaces de entrar en el juego de la competición darwiniana, es menester que las mismas produzcan cambios compatibles con las *Condiciones Coordinativas*. Éstas, “al igual que una ecuación algebraica” pueden ser satisfechas “por muchas soluciones particulares” (Whyte 1965, p. 37); pero, si una variación hereditaria produce una reformulación de la ontogenia, ésta debe ser tal que genere una nueva solución [correcta] de dicha ecuación: ella debe ser “un cambio desde una solución particular de las CC hacia otra”⁵. Por eso, observaba Whyte, las CC pueden “revelar por qué el curso de la evolución despliega una serie de tipos estructurales que se siguen los unos a los otros en una determinada secuencia necesaria”. Esos tipos, y sus formas particulares, nos muestran las diferentes soluciones posibles de las CC; y su secuencia evolutiva nos indica el orden en que esos cambios deben ocurrir para que, en cada etapa, se produzcan alteraciones que no rompan con esas *Condiciones Coordinativas*.

O dicho en un lenguaje más moderno: las CC no sólo predefinen el *morfospace* que la evolución habrá eventualmente de ocupar; sino que además predeterminan la secuencia en la cual ese *morfospace* podrá ser ocupado. Partiendo de un punto determinado en ese *morfospace*, “las condiciones de la organización biológica restringen a un espectro finito y discreto las posibles avenidas del cambio evolutivo” (Whyte 1965, p. 52); y es atendiendo a esto que Whyte (1965, p. 48) afirma que “la selección adaptativa

⁴ Implicítamente, ese *principio de completud causal* había sido formulado por Richard Goldschmidt en 1939.

“Un cambio dentro del plasma germinativo”, decía Goldschmidt (1943, p. 236), “sólo tiene significado evolucionario si los diferentes procesos de desarrollo subsecuentes son, de nuevo, convenientemente integrados para producir un todo equilibrado, la nueva forma. Por tanto, *para comprender la evolución, el hecho de considerar las posibilidades del sistema de desarrollo en un cambio más o menos radical tiene una importancia decisiva*” [italicos míos].

⁵ Como Cuvier (1992 [1812], p. 100), Whyte también compara a los organismos con ecuaciones particulares; y su idea de que existen *condiciones coordinativas* muy generales que deban ser satisfechas por todos los seres vivos parece ser otra forma de aludir a las *leyes generales de la organización* cuya búsqueda nor-teaba el programa de la anatomía comparada cuvieriana. Sólo que, insisto, Cuvier no llegó a vislumbrar que esas leyes debían dar más importancia al *desarrollo* que al funcionamiento de los organismos ya constituidos.

darwiniana no ha sido el único agente director que guió la evolución de las formas vivas por los corredores que ella efectivamente siguió”. “La naturaleza de la vida, el propio carácter estructural de los organismos, impuso restricciones básicas en los cambios que son permisibles” (Whyte 1965, p. 48); y por eso esas exigencias organizacionales deben ser reconocidas como “un factor que dirige a la filogenia” (Whyte 1965, p. 52) conjuntamente con esa fuerza más conocida que Darwin llamó *selección natural*.

Es decir: “mientras en la teoría sintética se afirma que el *único factor directivo* en la filogenia es la selección externa darwiniana que actúa sobre formas maduras en virtud de su eficacia reproductiva en ambientes particulares, ahora un *segundo factor directivo* ha emergido: los prerrequisitos de un estricto orden interno expresados en las CC. La vida sólo puede evolucionar dentro de las anchas avenidas determinadas por su propia naturaleza estructural” (Whyte 1965, p. 53). Claro, “las trayectorias efectivamente seguidas dentro de esas avenidas son determinadas por la selección externa darwiniana”, pero es un “previo proceso selectivo interno, más que la selección darwiniana, el que asegura que sólo genotipos bien integrados sobrevivan” (Whyte 1965, pp. 53 y 54); y es a eso que Whyte llama de *selección interna*: un conjunto de “procesos selectivos que actúan directamente sobre las consecuencias iniciales del genotipo que aseguran que las CC son satisfechas por todos los tipos mutantes que sobreviven hasta el punto en el cual la selección externa darwiniana opera” (Whyte 1965, p. 58).

Inicialmente, en el glosario, también se había usado la expresión *developmental selection* (Whyte 1965, p. 7); pero, para reforzar el contraste con la selección *externa* o darwiniana, Whyte, que se resiste a caracterizar a esta última como siendo la única *natural*, acaba prefiriendo el calificativo de *interna*. De todos modos, y más allá de esta cuestión terminológica, lo concreto es que en ese glosario se formulan dos definiciones complementarias, y altamente esclarecedoras, de esta *nueva* fuerza evolutiva. En la primera, la *selección interna* aparece descripta como “la selección interna de mutantes, en los niveles molecular, cromosómico y celular, en virtud de su compatibilidad con la coordinación interna del organismo” (Whyte 1965, pp. 7 y 8); y en la segunda se la caracteriza como “la restricción de las direcciones hipotéticamente posibles del cambio evolutivo por factores organizacionales internos” (Whyte 1965, p. 8).

En el primer caso, podríamos decir, la selección interna aparece caracterizada como una *causa próxima* que actúa en el proceso de constitución de cada organismo individual; y en el segundo ella es entendida como una *causa remota* cuyos efectos se verifican en la filogenia. Pero, aunque Whyte (1965, pp. 57) acabe privilegiando esta última acepción, lo cierto es que ambas definiciones son necesarias para entender sus tesis. Del mismo modo en que no puede haber *selección natural sin lucha por la existencia*, las CC tampoco podrían pautar la evolución si sus exigencias no se hiciesen sentir abortando, y tal vez *revirtiendo* o *reconfigurando*, como Whyte (1965, p. 54) también pretendía, cada proceso ontogenético individual que venga a transgredirlas.

Y aquí es oportuno resaltar que Whyte (1965, p. 70) distingue tres mecanismos diferentes de *selección interna*. El primero es la reversión de las *configuraciones moleculares inapropiadas*, el segundo es la transformación de esas *configuraciones inapropiadas* en otras que satisfagan las *condiciones coordinativas*; y el tercero es la simple eliminación de las ma-

las configuraciones (cfr. Whyte 1965, p. 54 y p. 56). Las dos primeras hoy pueden ser asociadas a los mecanismos de reparación del ADN (cfr. Alberts et al, 2002, p. 267). Mecanismos que, como dice Evelyn Fox Keller (2000, p. 32), al “sacrificar la fidelidad en vistas a garantizar la continuidad del proceso de replicación”, se transforman en factores productores de variaciones *apropiadas* que se parecen, sobre todo, a las *reconfiguraciones coordinativamente correctas* postuladas por Whyte.

Pero, más allá de que las conjeturas de Whyte sobre la existencia de tales mecanismos hayan estado bien encaminadas y hayan sido de algún modo confirmadas por los desarrollos posteriores de la *Biología Molecular*, creo que esos dispositivos de reparación son substancialmente diferentes de la simple *eliminación* de las configuraciones contrarias a las *condiciones coordinativas*; y lo son por la sencilla razón de que, estrictamente hablando, esas *correcciones* no conforman un mecanismo selectivo. Ellas, de hecho, sólo ayudan a componer la oferta de variantes sobre la que siempre acaba actuando el tercero de los mecanismos previstos; y es ése, el *eliminativo*, el que tendremos en cuenta en este trabajo: será a él al que siempre me referiré cuando use el término *selección interna*. Los otros dos, además, podrían de hecho no existir; y, aun así, ese tercer e inevitable mecanismo de eliminación podría continuar ejerciendo su control sobre las configuraciones de los seres vivos. El mismo, después de todo, también parece haber sido reconocido por los desarrollos posteriores de la *Biología Molecular*. Así por lo menos parece indicarlo este pasaje de *El azar y la necesidad* (Monod 1971, p. 134):

Toda *novedad*, bajo la forma de una alteración de la estructura de una proteína, podrá o no ser aceptada en función de su compatibilidad con el conjunto del sistema ya ligado por innumerables sujeciones que deciden la ejecución del proyecto del organismo. Las únicas mutaciones aceptables son pues las que, por lo menos, no reducen la coherencia del aparato teleológico, sino más bien lo confirman en la orientación ya adoptada o, sin duda más raramente, lo enriquecen de nuevas posibilidades⁶.

3. Selección interna y selección natural

Se podría objetar, como Lewontin y Caspary (1960, p. 1688) lo hicieron, que la expresión *selección interna*, sobre todo si es tomada en el sentido restringido aquí propuesto, puede no ser otra cosa que un nuevo rótulo para la *selección normalizante*: esa forma particular de selección natural que, al decir de Dobzhansky (1983, p. 409), “deja el trasfondo genético limpio de variantes genéticas incondicionalmente deletéreas, o, por lo menos, reduce sus frecuencias a un mínimo irreductible” (ver también: Dobzhansky et al 1980, p. 103; Moya y Latorre, 2004, p. 180). Creo, sin embargo, que ambos conceptos, el de *selección interna* y el de *selección normalizante* pueden, y deben, ser distinguidos. Dejaré esa cuestión, sin embargo, para un poco más adelante y me centraré primero en la distinción entre *selección interna* y *selección natural darwiniana* o *externa* en general. A primera vista, la misma puede parecer una distinción arbitraria y se hace necesario insistir sobre la diferencia *cuantitativa* que existe entre ambos conceptos. La tal vez tenue distinción entre *selección interna* y *selección normalizante* será sólo un corolario de las claras diferencias que existen entre *selección interna* y *selección natural* en general.

⁶ Agradezco a uno de los evaluadores de *THEORIA* por esta importante referencia.

En contra de lo que Lewontin y Caspary sugerían (1960, p. 1688), no se deben subestimar las importantes diferencias que existen entre ambas nociones. Pero eso es lo que Wallace Arthur (2004a, p. 125) de hecho hace en *Biased embryos and evolution* cuando dice que “probablemente no existe una cosa tal como una pura selección externa y una pura selección interna” y que “si estos fenómenos existen, ellos no son más que los extremos opuestos de un espectro continuo”. Posición que contrasta con aquello que él mismo había dicho en *The origin of animal body plans*. Allí, siguiendo más de cerca a las tesis de Whyte, Arthur (1997, p. 222) había escrito que “en términos de causalidad biológica, la selección interna es claramente diferente de la selección externa. No hay un continuo de una a la otra [...]. Un agente selectivo es o bien parte del organismo o bien no lo es”. Y esa es, de hecho, la posición sustentada por Whyte. Éste, ya previendo esa posible confusión entre ambos conceptos (cfr. Whyte 1960b, p. 1693 y 1965, p. 58) había resaltado la diferencia entre ambos diciendo:

La selección adaptativa darwiniana es un proceso externo relativo, estadístico, efectivo entre pares de individuos o poblaciones, un asunto de grado determinado sólo por aptitud comparativa y frecuencias en algún ambiente particular. La selección interna es proceso intrínseco, usualmente de *todo o nada*, operando dentro de individuos aislados, y que puede ser determinado por la simple observación de la historia de un organismo en el ambiente más favorable. La selección adaptativa depende de un alto índice de mortalidad y expresa competición; la selección interna se basa en la coordinación dentro de los individuos. (Whyte 1965, p. 59)

La *selección natural darwiniana*, en suma, es un proceso poblacional que supone la competición, y el éxito reproductivo diferencial, comparable, de alternativas fenotípicas con el mínimo de viabilidad, o de competitividad, requerido para participar efectivamente en esa pugna. La selección interna, en cambio “se evidencia en la historia estructural de los organismos”, y dado que “muchos tipos [por ella] excluidos nunca ingresan en *estadísticas poblacionales*” (Whyte 1965, p. 64) sus efectos no pueden verificarse en los parámetros previstos por la *genética de poblaciones*. No cabe afirmar, en este sentido, que en los modelos de la genética poblacional “los agentes de la selección interna y externa” sean, como dice Arthur (1997, p. 222) “formalmente indistinguibles”. Lo cierto, en todo caso, es que esos modelos son inadecuados para captar la acción de la selección interna; por eso, y como ya decía Whyte (1965, p. 65): “la teoría estadística de las poblaciones debe ser complementada por una teoría estructural de la ontogénesis individual y de su influencia sobre la filogenia”.

Malgré Günter Wagner y Kurt Shwenck (2003, p. 54), la eliminación de una variación que produce una disrupción de la dinámica ontogenética tal que causa la muerte del embrión antes de que éste entre en la población, sería un fenómeno que nunca podría ser considerado como un caso de selección natural. Ese sería, por el contrario, un perfecto ejemplo de selección interna; es decir: sería un ejemplo de la *autoeliminación sumaria* a la que está condenado todo aquello que, no llegando a cumplir con los requisitos de *CC*, tampoco cumple con los requerimientos mínimos que son necesarios para entrar en esa competición que es la *lucha por la existencia*. Tampoco puede decirse, por eso, que “las variantes que producen una disrupción en la dinámica interna de los sistemas funcionales u ontogenéticos tengan consecuencias negativas para la aptitud de un organismo” (Wagner y Shwenck 2003, p. 54). Aunque, a primera vista, esto pueda parecer algo totalmente razonable, casi la descripción de un hecho obvio, en

realidad se trata de un craso error categorial provocado por la violación subrepticia de la *gramática* que sanciona el *buen uso* del concepto de *aptitud*.

Es ese error el que hace que Günter Wagner y Kurt Shwenck (2003, p. 57) consideren a la selección interna y a la selección externa como dos componentes de la selección natural. Para ellos, en efecto, “la distinción crucial” entre ambos conceptos reside simplemente en el hecho de que “la selección externa cambia con el ambiente, mientras la selección interna permanece esencialmente constante porque ella viaja con el organismo” (Wagner y Shwenck 2003, p. 57); y aunque esta formulación parezca bastante feliz la misma encubre un hecho clave: *la selección interna no produce, ni supone, diferencias de aptitud*; y es por eso que no puede ser considerada como un tipo de selección natural. “La selección interna”, ya lo decía Whyte (1965, p. 99), “no actúa causando supervivencia diferencial de dos tipos competitivos, sino que acepta o rechaza cada genotipo mutado por sí mismo. El San Pedro de la selección interna no hace comparaciones odiosas, sino que juzga a cada candidato en virtud de sus propios méritos”. Pero aun así es un juez severo hasta la残酷: en el caso humano, por ejemplo, se estima que la mitad de las concepciones acaban en abortos espontáneos y que por lo menos la mitad de ellos son debidos a anomalías hereditarias (cf. Sadler 2001, p. 7).

Mientras tanto, y diferentemente de la adecuación a las *condiciones coordinativas*, la *aptitud* es una magnitud comparativa que indica el *éxito reproductivo diferencial* de una variante al interior de una población; y por eso la aptitud de un fenotipo *puede* llegar a incrementarse con el simple decrecimiento de la aptitud de su alternativa competitora. Cosa que jamás ocurriría con una variante letal: por más que la aptitud de la variante no-disruptiva disminuya, la *aptitud* de la forma letal nunca se incrementará. Se podría hablar aquí, de una *aptitud nula*; pero es importante resaltar que para establecer esa *nulidad* no precisaríamos de las comparaciones supuestas en el concepto darwiniano de *aptitud*: nada precisaríamos saber sobre el éxito reproductivo de la variante no-letal para determinar que aquella que aborta el proceso de desarrollo carece de toda *aptitud posible*. Es decir: mientras la acción de la selección natural sólo puede registrarse comparando la desigual frecuencia relativa de las alternativas en pugna, la acción de la selección interna puede ser registrada analizando un único ciclo vital.

“La evidencia de la selección interna”, ya lo decía Whyte (1965, pp. 59-60) con toda claridad, “no es una tasa relativa de aumento en un ambiente dado, sino la observación estructural directa de la coordinación interna exitosa (o fallida) de un único organismo mutante”. Es cierto: todo proceso de desarrollo ocurre, y supone, un cierto entorno; y lo que sería letal y *disruptivo* en un entorno podría no serlo en otro. Una *reprogramación ontogenética* puede ser letal para un animal anfibio y podría no serlo para uno acuático. Pero, en ese caso, no podría decirse que esa variante contradice las *condiciones coordinativas*. Ella las satisface puesto que de hecho existe un contexto posible en el cual la reprogramación ontogenética que ella genera se torna viable; y eso puede darnos una clave para distinguir los conceptos de *selección normalizadora* y *selección interna*. Éste aludiría a las exigencias más generales y universales de las *condiciones coordinativas* y aquél se referiría a lo que, aun siendo letal, y totalmente incompetente, en el ambiente ocu-

pado por la población en estudio, podría gozar de cierta aptitud en otros ambientes tal vez muy particulares y restrictos.

Así, aunque Gerhard Schlosser (2007, p. 126) tenga razón cuando dice que la aplicación de las ecuaciones de la *teoría de selección natural* siempre presupone, como una condición límite, la presencia de variantes con diferentes índices de aptitud; él se equivoca cuando hace esto extensivo a la *selección interna*. La expresión *selección interna*, por lo menos si atendemos al modo en que Whyte la entendía, no puede ser considerada una abreviatura de “selección entre variantes que difieren en aptitud (principalmente) en virtud de constreñimientos interiores” (Schlosser 2007, pp. 126-127). La selección interna, que no es interna por el hecho de ocurrir dentro de un útero sino que lo es por tener que ver con la coordinación y la coherencia interna de las partes y de las etapas de la ontogenia, tiene que ver con lo siempre incompetente: tiene que ver con aquello que nunca podrá encontrar el ambiente el cual gozar de un mínimo éxito reproductivo; y esto se puede deber a dos tipos de razones: a la total inviabilidad de la ontogenia o a su carácter irremediablemente inconcluso.

La selección interna, como lo dice el propio Whyte (1965, p. 69), no sólo incluye la eliminación de los genotipos que generan *embriones* o *larvas* inviables; sino que también tiene que ver con esas variaciones hereditarias que “matan al individuo antes de la madurez o lo dejan infértil”. Los organismos son *ciclos vitales* y una de las etapas cruciales de todo ciclo vital es aquella en la que se adquiere la aptitud para la reproducción (cfr. Arthur 2006, p. 234). Un ser que, por su propia dinámica ontogenética, llegue a la senescencia y a la muerte sin nunca poder pasar por esa fase, no satisfaría las *condiciones coordinativas* y, por consecuencia, sería invisible para la selección natural.

Si el pichón que está formándose en un huevo tiene condiciones funcionales de llegar a su edad reproductiva, aunque sea protegido en un ambiente artificial: él será considerado como acorde a las *CC*. Incluso cuando toda la evidencia nos indique que, en la naturaleza, ni siquiera hubiese podido preservar su lugar en el nido por unas pocas horas. Por el contrario, un búfalo portador de una mutación que afecta su sistema endocrino al punto de hacerlo mayor y más fuerte que sus semejantes, pero que al mismo tiempo lo deja irremediablemente estéril, no estaría satisfaciendo las *CC*; y, por eso, pese a su *adaptación ecológica* individual superior, jamás podría entrar en competición darwiniana con sus congéneres más pequeños y débiles por el simple hecho de nunca alcanzar esa fase crucial de la ontogenia que es la edad reproductiva. Y es esa diferencia entre ambas nociones que Arthur (2004a, p. 123) parece pasar por alto cuando pretende establecer un contraste entre la supuesta *selección* [puramente] *externa* que podría beneficiar un incremento de tamaño en ciertas moscas y la supuesta *selección* [casi exclusivamente] *interna* que acabaría castigando cualquier mutación que implique una articulación defectuosa entre las alas y el tórax de dichas moscas.

En lo primero, claro, Arthur no se equivoca: dentro de una población de moscas sometidas a una disminución de la humedad ambiente, un incremento del tamaño, como él bien observa, puede representar una ventaja adaptativa, en tanto y en cuanto ese mayor volumen implica una disminución relativa de la superficie corporal en contacto con el aire (Arthur 2004a, p. 122). En ese caso, las moscas mayores, si eso nos las torna, por ejemplo, más fáciles de ser cazadas, tendrán una *aptitud* superior a las

menores; y esta diferencia de aptitud estará obviamente correlacionada con un factor ambiental que, de revertirse, podrá volver a tornar más aptas a las moscas menores. Estaríamos ahí ante un clásico ejemplo de selección natural darwiniana, o *selección externa*, beneficiando ciertas formas alternativas en detrimento de otras; y la presión selectiva en juego tendría que ver con un factor claramente ambiental (Arthur 2004a, p. 123).

Pero, creo que Arthur (2004a, p. 123) no razona de modo correctamente darwiniano, ni tampoco razona como Whyte lo haría, cuando dice que una variación hereditaria que disminuya la articulación entre las alas y el tórax de esas moscas, disminuyendo su capacidad para volar, sería adaptativamente inconveniente en cualquier ambiente; y, por lo tanto, su eliminación selectiva podría ser considerada como un caso de selección interna *a la Whyte*. En esa situación, nos dice Arthur (2004a, p. 123), “las diferencias de aptitud entre individuos no son causadas por ninguna característica específica del ambiente”: ellas serían, más bien, *ambiente-independientes* [environment-independent] o *casi ambiente-independientes*. Pero ahí se esconden dos errores: el primero consiste en dar por descontado que, “aunque el vuelo ocurre en el ambiente en un sentido general, la habilidad para el buen vuelo no es solamente una ventaja en cualquier selva o pradera en particular; sino que ella lo es en todas las selvas y praderas” (Arthur 2004a, p. 123); y el segundo consiste en suponer que, por esa razón, la selección que estaría ocurriendo en contra de esa característica sería “la selección interna de Whyte” (Arthur 2004a, p. 123).

Claro, imaginar un ambiente, o condiciones de vida, en donde las moscas no precisen volar, no es muy fácil. Es casi tan difícil como imaginar un ambiente en donde un animal semejante a una musaraña no precise de una visión minimamente desarrollada; y, sin embargo, ahí están los topos que, de hecho, son descendientes de alguna forma primitiva de musaraña (Lecointre y Le Guyader 2001, p. 443). Las condiciones de vida a las que pueden estar sometidos los seres vivos son tan variadas, y las formas en que los recursos del ambiente pueden ser explotados, son tan imprevisibles, que nada nos puede permitir afirmar que una morfología ontogenéticamente producible, como parece serlo la de la mosca *mal alada*, no pueda nunca encontrar, o *producir*, un nicho en el cual esa característica resulte en una ventaja. En una región muy árida, pero tal vez repleta de pequeñas cavernas oscuras y húmedas en donde ciertas moscas depositan sus larvas, de pronto podría surgir una variante de las mismas que encuentre ventaja permaneciendo en una vida subterránea lejos del sol y del aire seco; y pocas moscas estarían mejor preparadas para eso que aquellas que la falta de buenas alas, al impedirles volar hacia un exterior deshidratante, las predisponga a deambular por esas pequeñas galerías subterráneas.

Es verdad que esas circunstancias ecológicas pueden no darse jamás. Pero eso tampoco implica que no sea la selección natural la que presiona en contra de los mutantes de alas mal articuladas. Si en una población de moscas se atenuasen las exigencias que hacen del vuelo una necesidad adaptativa —pensemos, por ejemplo, en una disminución de la depredación simultánea con un aumento de las fuentes de alimentos explotadas por las moscas—, la frecuencia de los individuos de alas *mal articuladas* podría incrementarse aun cuando nunca llegue a superar la frecuencia de los individuos

normales; y eso nos estaría indicando que, en las circunstancias habituales, era la propia selección natural darwiniana, y no la selección interna, la que impedía que esa frecuencia se incrementase. Es claro, además, que de volver a imperar esas circunstancias anteriores habituales, depredación más intensa y menor abundancia de alimentos, sería también la selección natural la que haría retornar esas frecuencias relativas a sus niveles anteriores.

En síntesis: dado el universo de todas las *condiciones ecológicas posibles* en las que un *ciclo ontogenético* puede completarse, desde las más benignas a las más exigentes, desde las más habituales a las más improbables, las *condiciones coordinativas* son satisfechas por cualquier *ciclo ontogenético* que pueda llegar a su etapa reproductiva aunque sea en un subconjunto muy restricto e improbable de dichas *condiciones ecológicas*. Esto, claro, es sólo una aclaración del concepto de *selección interna* y no un criterio empírico para determinar si un ciclo ontogenético es o no acorde a las condiciones coordinativas. Si así fuese, antes de decidir si un ciclo satisface o no dichas condiciones, sería necesario ensayar todas las condiciones ecológicas posibles, naturales o experimentales, en las que él podría cumplirse; y, dado que éstas son infinitas, nunca podríamos llegar a una conclusión a ese respecto. Pero si la *observación estructural directa de la coordinación interna fallida de un único organismo mutante* (cf. Whyte 1965, p. 60) nos convence de que esa configuración constituye algo así como una *autocontradicción fisiológica u ontogenética*, podremos decir que ese ciclo vital, por no satisfacer las *condiciones coordinativas*, no encontraría nunca condiciones ecológicas en las cual cumplirse⁷.

Es decir: si por un análisis de los procesos ontogenéticos se concluye que una determinada alteración genética generaría un organismo incapaz de asegurar sus funciones vegetativas y reproductivas sin una intervención tecnológica *desde el exterior* (esto es: sin la ayuda de una reformulación o un acabamiento artificial de su ontogenia conseguido en base a recursos como pulmotores, corazones artificiales, transplantes de órganos, injertos, o cualquier otro medio semejante); entonces, podríamos concluir que ese organismo sería inviable en cualquier circunstancia, y que la configuración generada por esa alteración genética sería eliminada siempre por la selección interna, sin que para ello sea necesaria la mediación de la lucha darwiniana por la existencia. Tal podría ser el caso de un embrión humano anencefálico; pero no el de un portador no estéril del *Síndrome Down*: en este caso, diríamos, la responsable de su baja frecuencia en cualquier población es resultado de esa forma de selección natural que es la *selección normalizante*. Es que, en la medida en que el portador de dicho síndrome pueda completar su ontogenia y desarrollar la capacidad de reproducirse sin la mediación de recursos tecnológicos que lo ayuden a cumplir con sus funciones vegetativas, diremos que su *trisomía 21*, dio lugar a una configuración acorde con las *condiciones coordinativas*.

4. La selección interna como productora del sesgo ontogenético

Un constreñimiento del desarrollo, conforme fue definido en el *consensus paper* organizado por Maynard Smith, Richard Burian y Stuart Kauffman en 1985, sería “un sesgo

⁷ La expresión *contradicción fisiológica* fue usada por Cuvier (1964, p. 189) en un texto inédito que Coleman (1964, pp. 189-190) incluyó como segundo apéndice documental de *Georges Cuvier: zoologist*.

en la producción de variantes fenotípicas o una limitación de la variabilidad fenotípica, causada por la estructura, carácter, composición, o dinámica del sistema en desarrollo” (Maynard Smith et al 1985, p. 266); y, para entender esos *constrainingos*, debemos pensar en lo siguiente: toda innovación evolutiva posible, toda variación que pueda ofrecerse al escrutinio de la selección natural, tiene que poder corporizarse antes en una alteración ontogenética viable (Amundson 2001, p. 314; Schwenk y Wagner 2003, p. 59; Moya y Delatorre 2004, p. 194). Es decir: tiene que corporizarse en un ciclo ontogenético capaz de satisfacer las *coordinaciones coordinativas* a las que se refería Whyte. Recorriendo, claro, que éstas no sólo se refieren a la *coordinación de las partes* en cualquier etapa particular de la ontogenia; sino también, y sobre todo, a la propia congruencia entre dichas etapas.

Sea cuál sea la índole de la variación fenotípica que venga a ser sometida al veredicto de la selección natural, y sea cuál sea ese veredicto, ella tiene que cumplir, antes, con dos requisitos fundamentales: en primer lugar ella tiene que ser *accesible* para el sistema en desarrollo (Maynard Smith et al 1985, p. 269; Raff 2000, p. 78), es decir: tiene que tratarse de una alteración posible de ser producida en y por ese mismo proceso ontogenético (cf. Arthur 1997, p. 48; Azkonobieta 2005, p. 118); y, en segundo lugar, ella tiene que ser tal que, ni aborte ese proceso, ni genere un monstruo totalmente inviable (Amundson 2001, p. 320). Un cambio evolutivo tiene que ser *ontogenéticamente posible* (cf. Amundson 2005, p. 231; Azkonobieta 2005, p. 118); y, por eso, aun cuando la ontogénesis pueda o no recapitular a la filogénesis, debemos reconocer que, con seguridad, la limita y la orienta (cf. Hall 1992, p. 11; Wilkins 2002, p. 384; Callebaut et al 2007, p. 25) tal y como Lancelot Whyte lo pretendía.

La limita estableciendo cuáles modificaciones morfológicas y funcionales son viables y cuáles no; pero al hacer eso también la orienta: si un rasgo A puede cambiar a la forma A' o a la forma A'' , pero la viabilidad de A' depende de que simultáneamente a ella se dé otra serie compleja de cambios en otros rasgos, y la viabilidad de A'' no depende de esa coincidencia feliz; entonces éste será un cambio más probable que aquél. Para la evolución, para decirlo de algún modo, el estado A'' será *más accesible* que el estado A' ; y esto puede explicar que A'' se dé, y no A' , aun cuando nosotros pudiésemos imaginar que éste sería darwinianamente más eficaz que aquél. Una innovación puede ser muy útil pero si es muy difícil de ser incorporada al proceso de desarrollo, si el cambio en la solución de las *condiciones coordinativas* exige demasiados pasos; entonces es muy posible que dicha innovación nunca ocurra y que en su lugar ocurra otra, tal vez un poco menos eficaz en términos adaptativos, pero que exige una reformulación menor y menos improbable, *más fácil* diría Wallace Arthur (2004a, p. 115 y 2004b, p. 283), de la ontogénesis.

Por otro lado, además de permitirnos explicar la oferta de variaciones que pueden darse en una determinada población, el estudio de los procesos de desarrollo también puede permitirnos entender la secuencia de las innovaciones evolutivas. La ontogénesis es un proceso necesariamente secuencial: una estructura sólo surge cuando existen otras estructuras previas que le sirven de base; y el estudio de esas etapas puede permitirnos determinar cuáles fueron los pasos que siguió la propia evolución. Si en la ontogénesis, un órgano A surge por la diferenciación de las células que componen el

tejido de un órgano *B* ya parcialmente conformado; entonces, podemos inferir que *A* es una innovación evolutiva posterior a *B*. La filogénesis puede hacer muchas cosas con *A* y con *B*; pero si las células de *A* son una especialización de las células de *B*, ella necesariamente tuvo que producir a *B* antes que a *A*. La ontogénesis, lo vemos otra vez, pauta y ordena los pasos de la filogénesis (Hall 1992, p. 11; Amundson 2005, p. 90); y es por eso que Wallace Arthur (2001, p. 272 y 2004b, p. 283) tiene razón al insistir en el hecho de que el *sesgo ontogenético* produce tanto *constreñimientos* quanto *direccionalamientos* de la evolución.

La selección natural, claro, habrá de ser siempre el tribunal que juzgará la conveniencia y la oportunidad *ecológica* de cada una de esas innovaciones; pero ella no podrá alterar su secuencia. Y esto es muy importante para entender y reconstruir las sendas efectivamente seguidas por la evolución. La variación posible de la información hereditaria puede ser isotrópica como Wallace (1891, p. 158) quería; pero, de hecho, la oferta de alternativas a ser seleccionadas ciertamente no lo es (Arthur 1997, p. 251 y 2004a, p. 90). Entre la variación genética y la selección natural opera otro filtro: aquél que discrimina entre alteraciones viables y alteraciones no viables de la ontogénesis; y es a eso que alude el concepto de *selección interna* propuesto por Whyte. Lo difícil, claro, es comprender cómo es que ese primer filtro funciona (Arthur 1997, p. 218 y 2004a, p. 122).

Individualizar y cartografiar las trabas y canales que las *condiciones coordinativas* le imponen y le ofrecen a las invenciones evolutivas no es una tarea simple. La ecuación general de las *CC* puede ser resuelta, como Whyte (1965, p. 108) decía, de muchas formas; pero, cada una de ellas impone sus propias restricciones, y abre distintas posibilidades, a los cambios morfológicos y funcionales que la evolución pueda producir. No obstante los genes homeóticos puedan indicarnos la existencia de constreñimientos ontogenéticos comunes a moscas y ratones (cf. Arthur 1997, p. 161 y ss), es dable pensar que los constreñimientos y direccionamientos ontogenéticos que rigen la evolución de los vertebrados no pueden ser exactamente los mismos a los que rigen la evolución de los insectos. Algunos de esos constreñimientos, es cierto, tal vez puedan ser comunes, no sólo a insectos y a vertebrados, sino también a todos los animales tri-poblásticos; pero habrá otros constreñimientos que, siendo propios de los vertebrados estarán ausentes en los insectos, y otros que, siendo específicos de los mamíferos, estarán ausentes en los anfibios.

Es decir: dado un orden taxonómico y un suborden taxonómico a él subordinado, éste estará sometido a exigencias de la selección interna presentes en todos los otros subórdenes de dicho orden, pero también estará sometido a exigencias que lo son propias. Pero, en cierto sentido, esto no es muy distinto de lo que ocurre con la selección natural. En rigor, no hay una fuerza única que se llame *selección natural*: hay un conjunto indefinido y heteróclito de presiones selectivas que actúan de diferente modo sobre diferentes poblaciones, y ellas deben ser individualizadas *inductivamente*, caso a caso. Cómo también deberán ser individualizadas caso a caso las presiones de la selección interna que actúan en los diferentes taxones.

Claro, insistir en la imagen de un filtro puede reforzar la idea de que la selección interna es sólo un *constraint*, en el sentido puramente negativo del término, y eso puede

desabonar la tesis de que los factores ontogenéticos constituyen *comandos* o *direccionamientos* [drives] de la evolución. Pero creo que esta objeción no es aquí pertinente: si la imagen del filtro refuerza la idea de *constraint* en detrimento de la *drive* eso también vale para el caso de la selección natural (cf. Dobzhansky 1983, p. 409; Martínez 2007, p. 23). No hay duda, sin embargo, que este último filtro ha guiado las trayectorias de la evolución; y creo que lo mismo se puede decir de la selección interna: reteniendo sólo lo que es compatible con las *condiciones coordinativas* está otra fuerza evolutiva no sólo pauta cuáles son las sendas posibles de la evolución; sino que además establece las posibles secuencias de las invenciones evolutivas y hace que algunas de estas sean más probables que otras.

5. Irreversibilidad y acumulación de los efectos de la selección interna

Es digno se subrayar, por otra parte, que ese filtro de la selección interna es capaz de producir una secuencia de cambios irreversibles; y esto también puede servirnos para comprender su estatuto de factor director, y no meramente limitante, de la evolución. Cuando la selección interna acepta una *reprogramación ontogenética* en virtud de su compatibilidad con las *condiciones coordinativas*, esa circunstancia altera y condiciona sus futuros veredictos sobre otras *reprogramaciones*; y esto es así porque el primer cambio ya implicó una resolución diferente de dichas *condiciones*. Cambios que antes hubiesen sido aceptados ahora no lo serán; y otros que antes eran imposibles ahora dejarán de serlo. A su vez, claro, la probabilidad o la *facilidad* de muchas *reprogramaciones ontogenéticas* que ya antes eran accesibles será alterada, disminuida o incrementada, por la instauración de una nueva resolución de las *condiciones coordinativas*.

Es decir: si los dictámenes por sí o por no de la selección interna fuesen siempre recurrentes y constantes, como los de un termostato, se podría decir que ella sólo explica por *restricciones*, que ella es sólo un poder limitante o negativo (cf. Bateson 1973, p. 375); pero en la medida en que cada uno de esos dictámenes sienta una jurisprudencia que alterará y condicionará la naturaleza de las sentencias venideras, la comparación con el termostato ya no cabe. Éstos son sistemas *conservadores* que se obstinan en preservar un mismo estado privilegiado (cf. Cereijido 1978, p. 175); y la selección interna puede alterar la definición de esos estados. Las decisiones de esa primera, pero inapelable, corte a la que se someten las alteraciones ontogenéticas puede cambiar las vías posibles de la evolución y empujar a ésta por bretes sin retorno.

Pero creo que hay más: la selección interna, por sí misma, al igual que la selección natural darwiniana (cf. Neander 1995, p. 77; Ayala 2004, p. 55; Martínez 2007, p. 29), pero con independencia de ella, también puede producir efectos acumulativos en los perfiles de los seres vivos. Dichos efectos, claro, no tienen que ver con las demandas de la *lucha por la existencia* sino que se relacionan con la seguridad y la *confiabilidad* de los procesos ontogenéticos. El modo más fácil de producir una descendencia capaz de pasar por el filtro de la selección interna es garantizar que la información hereditaria esté lo más protegida posible de cualquier perturbación que pueda producir variaciones deletéreas. Dada una población inicial de cualquier tipo de seres vivos, aquellos individuos que se reproduzcan con mayor *fidelidad* tenderán a tener menos chances de generar criaturas que sean eliminadas por un simple y rotundo *no* de la selección inter-

na, que aquellos cuya *información hereditaria* esté más expuesta a ruido capaz de producir mutaciones que generen formas contrarias a las *condiciones coordinativas*.

Es cierto que los veredictos de la selección interna no son comparativos: los ciclos ontogenéticos no son *más* o *menos* adecuados a las *condiciones coordinativas*. Lo son o no lo son. Pero distintos organismos pueden tener chances desiguales de producir una descendencia que se aadecue a esas condiciones. Puede decirse, por eso, que, aunque sea de un modo indirecto, la selección interna estará favoreciendo cualquier propiedad que torne más estable la transmisión hereditaria; y entre dichas propiedades se podrían encontrar esos mecanismos de *reversión* mutaciones deletéreas a los que Whyte se refería. El problema, claro, es que esa tendencia conservadora de la selección interna parece también atentar contra la capacidad de evolucionar que caracteriza a los seres vivos. A primera vista, por lo menos, esta la línea de razonamiento nos llevaría a concluir que en términos de selección interna nada sería mejor que una *ontogenia blindada* contra cualquier perturbación que lo pueda alterar: esa sería, claro, la forma más simple de evitar configuraciones contrarias a las *condiciones coordinativas*. Pero, esa también sería una manera de tornar imposible la evolución.

La selección interna, podríamos pensar, sería una fuerza que, desde el origen de la vida, estaría trabajando en contra de la capacidad de evolucionar. Creo, sin embargo, que es demasiado simplista pensar que el progresivo blindaje de la ontogenia sea la forma por medio de la cual se consiga esa seguridad de los procesos ontogenéticos hacia la que obstinadamente debe tender la selección interna; y, para entender por qué, es necesario recordar un aspecto fundamental y desde hace mucho tiempo reconocido de los seres vivos: me refiero a su organización jerárquica. No todas las estructuras y rasgos de los seres vivos tienen la misma importancia organizacional; y aquellos que son organizacionalmente menos importantes, como Cuvier (1817, pp. 10-11) ya lo decía cuando enunciaba su *Principio de la Subordinación de los Carácteres*, pueden variar en mayor grado que aquellos que son organizacionalmente más importante o *dominadores*. Así, podemos pensar ahora nosotros, cuando menos importante sea un carácter, más indiferente será la selección interna tanto en lo que toca a sus variaciones como en lo que toca a su variabilidad: ella dejará pasar más variantes de los mismos; y así no tendrá cómo premiar su estabilidad.

Esta última, sin embargo, continuará siendo premiada en esos caracteres organizacionalmente más importantes que a menudo se configuran en las fases más tempranas de la ontogenia (cf. Arthur 2004a, p. 133); y cuánto más importantes sean esos caracteres, mayor será la propensión a mantener su estabilidad. La constancia evolutiva de las homologías y de los grandes *bauplanes* puede ser así explicada, por lo menos parcialmente, como un resultado de la selección interna; y al decir esto no estamos más que insistiendo sobre la tesis de que esas estructuras más estables no deben considerarse sólo como el simple remanente de una forma ancestral común que la selección natural habría dejado, por ahora, intocado, sino como el resultado de *constreñimientos ontogenéticos* que activamente preservan ciertas estructuras en virtud de su importancia organizacional (cf. Hall 1992, p. 190; Donoghue 1992, p. 176; Raff 1996, p. 35; Amundson 2005, p. 240; Brigandt 2007, p. 714).

Serían los caracteres de importancia secundaria, que resultan más variables y que en general surgen en etapas tardías de la ontogenia (cf. Arthur 2004a, p. 153), los que ofrecerían las alternativas a ser explotadas por la selección natural. Así, la divergencia morfológica seguiría siendo explicada por la intervención de esta última; pero la semejanza ya no sería explicada, por lo menos no exclusivamente, por mera filiación común: ahora también podríamos explicarla como un producto de la selección interna. Pero creo que se puede ir todavía un poco más lejos y pensar que la selección interna es capaz de hacer algo más que simplemente dejar un margen de variabilidad a ser explotado por la selección natural.

Aún como resultado de su inevitable tendencia a incrementar la *robustez* de los procesos ontogenéticos, ella también podría propiciar, y no sólo tolerar, la *evolucionabilidad* de las formas orgánicas. Ocurre que el *blindaje* de ciertas estructuras no es el único modo de incrementar dicha *robustez*. Sea cual sea el tipo de sistema o de proceso al que nos estemos refiriendo, biológico, social o tecnológico, la *rigidez* no es el único modo de garantizar la estabilidad; y en general nunca es el más eficiente. Existen otras propiedades organizacionales que la *selección interna* también puede premiar, y ellas tienen más que ver con la *flexibilidad* y la *complejidad* que con la *rigidez* y la *simplicidad*. Un ejemplo de ello es la *redundancia* y otro es la *modularidad* o *compartimentalización* organizacional (cf. Arthur 2004a, p. 154; Hammerstein *et al* 2005, p. 92).

Un incremento en la complejidad de un ser vivo producido por la simple multiplicación, funcional y ontogenéticamente innecesaria, y por eso *redundante* pero también no deletérea, de una estructura organizacionalmente importante, puede ser también un recurso para incrementar la seguridad de los procesos ontogenéticos (cf. Arthur 2004a, p. 154; 2006, p. 138). Las ontogenias que incorporasen esas redundancias tolerarían cualquier falencia en la estructura originaria, mucho mejor que aquellas que no las presenten; y, por ello, tendrían más chances de pasar por el filtro de la selección interna.

Pero, además de operar como un reaseguro de la ontogenia, esa redundancia puede también generar un incremento en la capacidad de evolucionar de esos organismos: una vez preservadas por la selección interna, algunas de esas estructuras redundantes pueden ser cooptadas y trabajadas por la selección natural para cumplir con otras funciones (cf. Arthur 2004a, p. 154 y 2006, p. 140); y, si esas funciones se transforman, a su vez, en algo organizacionalmente muy importante, se crearán condiciones propicias para que la selección interna también premie su redundancia y para que, a continuación, la selección natural cincelé también algunas de esas nuevas estructuras en virtud de otras posibles funciones. La selección interna, podríamos decir, es capaz de generar un espiral de complejidad y *evolucionabilidad* creciente.

Claro, para que la selección natural pueda *cooptar* y *trabajar* esas estructuras redundantes es necesario que las modificaciones que ellas vengan a sufrir no afecten el funcionamiento y el desarrollo de sus homólogas. Pero, si es cierto que una *correlación* demasiado estricta de las partes constituye un obstáculo para la evolución *en mosaico* producida por selección natural (cf. Gould 1984, p. 109; Caponi 2004, p. 245); también es cierto que esa *correlación demasiado estricta* es, ya antes, una propiedad organizacionalmente *peligrosa* y por eso pasible de ser limitada por la selección interna.

Organismos donde cualquier cambio en una de sus estructuras, o fases de desarrollo, pueda afectar a las demás, son más propensos a sufrir mutaciones deletéreas que aquellos en donde una estructura puede cambiar sin implicar un cambio en el conjunto; y por eso puede decirse que un sistema constituido por módulos o compartimientos funcionales relativamente autónomos será *más seguro* que uno absolutamente integrado (cf. Moss 2003 p. 197; Arthur 2004a, p. 153; Schlosser y Wagner 2004, p. 2; Sterelny 2004, p. 496; Azkonobieta 2005, p. 150). Así, organismos cuyas estructuras presenten cierto grado de independencia funcional y ontogenética tenderán a pasar más fácilmente el filtro de la selección interna que aquellos que no presenten esa propiedad clave para la *evolucionabilidad* (Sterelny 2007, p. 173).

En suma: hay propiedades que la selección interna puede propiciar y acentuar con independencia de la selección natural; y esto justifica a Whyte (1965, pp. 66-67) cuando decía que la omnipresente vigilancia que las *condiciones coordinativas* ejercen sobre la ontogenia es capaz, no sólo de controlar, sino también de promover cambios evolutivos aun en ausencia de toda selección natural. En circunstancias muy particulares, en donde por sobreabundancia de recursos disponibles no se da el caso de que nazcan más individuos de los que pueden sobrevivir, la selección natural darwiniana queda en suspenso; y ahí la única fuerza que controlará el cambio evolutivo será la selección interna. Pero, ese control, lejos de limitarse a evitar que surjan variantes contrarias a las *condiciones coordinativas*, también acabará propiciando esas características que hacen que los ciclos ontogenéticos sean más seguros; y esto podrá producir un incremento de la complejidad, y de la variedad, sin que sea preciso atender a las exigencias de la selección darwiniana.

Así, cuando la bonanza se acabe, esta última deberá trabajar sobre un conjunto de estructuras y alternativas generadas por la propia selección interna. Lo *habitual*, lo *típico*, sin embargo, es que selección interna y selección natural trabajen simultáneamente: ésta preservando la adecuación del viviente a las exigencias del entorno y aquella preservando su adecuación a *condiciones coordinativas*. Es posible, con todo, representar esa *división de tareas* como una secuencia: *Variación Genética* → *Selección Interna* ⇒ *Variantes fenotípicas* → *Selección Natural*.

6. *El carácter variacional de la teoría de Whyte*

Pero, más allá de la oposición entre una causa efectiva del cambio y un puro límite del mismo, mi insistencia en caracterizar a la *selección interna* como un *filtro intermediario*, apunta sobre todo a mostrar que, al postular un control de la filogenia por parte de la ontogenia, no se está propiciando el retorno de lo que Elliott Sober (1984, p. 147 y ss) y Richard Lewontin (1985, p. 85 y ss) caracterizarían como una explicación *transformacional* de la evolución. Al entender el *sesgo ontogenético* como un resultado de la selección interna estamos subrayando que la *Biología Evolucionaria del Desarrollo*, conforme lo dije en la presentación, también adopta lo que estos autores definirían como una perspectiva *variacional* o *seleccional*. Una perspectiva que, sin ser asimilable o reducible a la darwiniana, tampoco es incompatible con ella y, por eso, puede funcionar perfectamente como su complemento, pudiendo incluso integrarse a ella en modelos explicativos en

donde la selección interna, junto a la selección natural y los demás factores *clásicos* del cambio evolutivo (cf. Moya y Latorre 2004, p. 191), sean considerados como variables de un mismo *paralelogramo de fuerzas*.

Recordemos que, conforme Lewontin (1985, p. 86) y Sober (1984, p. 149) lo apuntaron, podemos intentar explicar los procesos de cambio que ocurren en cualquier sistema natural o social, apelando a dos tipos de teorías: las *transformacionales* y las *variacionales* o *seleccionales*. Las primeras, nos dicen estos autores, intentan explicar la evolución de un sistema en virtud de cambios simultáneos y conjugados que ocurren en todos y en cada uno de sus componentes. Las segundas, mientras tanto, explican los cambios del sistema en virtud de alteraciones en las proporciones de sus componentes. Estos componentes, se piensa, difieren los unos de los otros en ciertas características, varían; y el conjunto como un todo se modifica a causa de una alteración en la representación proporcional de las diferentes variantes cuyas propiedades específicas permanecen inalteradas (Lewontin 2000, p. 9).

Así, como ejemplo paradigmático de *explicación transformacional* es inevitable citar nuestra concepción de la ontogénesis. Un embrión se desarrolla en virtud de una multitud de cambios paralelos y conjugados que ocurren en las células que lo componen: éstas se multiplican y se diferencian siguiendo determinadas pautas y trayectos; y el resultado total de ese proceso es el desarrollo del organismo. Pueden ser citados, con todo, ejemplos de otra naturaleza: si afirmamos que “como grupo, las personas de setenta años son más canosas y más olvidadizas que el conjunto de las que tiene 35 años, porque la mente y el cuerpo de todos los individuos envejecieron”, estamos dando una *explicación transformacional* del estado general de este grupo de personas (Lewontin 2000, p. 8). En ambos casos, el sistema total, organismo o grupo humano, se alteró porque así lo hicieron paralelamente todos, o la mayor parte, de sus elementos.

En contrapartida, si decimos que el tamaño medio de una carga de arbejas se incrementó porque fue pasado por un cribo que eliminó las arbejas menores, estamos dando una *explicación seleccional* de ese cambio: el sistema se modifica porque, por la mediación de un proceso selectivo, se altera la frecuencia y la proporción de sus componentes. Pero estos componentes, se supone, no padecieron individualmente ningún cambio de tamaño. Y el ejemplo de un proceso de cribo es pertinente porque las explicaciones seleccionales suponen siempre alguna suerte de “proceso eliminatorio en el cual algunas variantes persisten en cuanto otras desaparecen, y de ese modo la naturaleza del conjunto cambia sin ningún cambio sucesivo en los elementos individuales” (Lewontin 1985, p. 86). Pero, en lo que atañe a nuestro asunto, el mejor modo de entender la distinción entre explicaciones *transformacionales* y *seleccionales* es la comparación entre la *teoría transformacional* de Lamarck y la *teoría seleccional* de Darwin.

En la teoría de Lamarck, “las especies se alteraban en el tiempo porque cada organismo individual en el interior de la especie sufría los mismos cambios”. En esta teoría, como bien lo decía Lewontin (1985, p. 85) los organismos individuales son “los sujetos de los cambios evolutivos”; es decir: las transformaciones que en ellos ocurren son las que “producen la evolución”. Así, aquél que explique esas alteraciones ontogenéticas, podría también explicar el fenómeno evolutivo congregando estas narraciones de procesos individuales de desarrollo en una explicación del fenómeno colectivo.

Mientras tanto, “la teoría darwiniana de la evolución orgánica se basa en un modelo variacional” (Lewontin 2000, p. 9): en ella el fenómeno evolutivo, ni puede, ni necesita, ser explicado por congregación de narraciones de procesos individuales de transformación. Según esta teoría, una población “se modifica no porque cada individuo pase por desarrollos paralelos durante la vida, y sí porque existe variación entre los individuos y algunas variantes producen más descendientes que otras” (Lewontin 2000, p. 9).

Así, y “diferentemente de la *historia transformacional*, el enfoque *seleccional* no explica el hecho de nivel poblacional por agregación de explicaciones individuales” (Sober 1984, p. 155). “En lugar de ensamblar narraciones ontogenéticas individuales en una única explicación de un hecho poblacional”, Darwin, nos dice Sober (1984, p. 150), “planteó la cuestión en un nivel irreduciblemente poblacional”. En la teoría lamarckiana, al igual que en cualquiera otra teoría transformacional de la evolución que pueda ser propuesta, lo que en definitiva es explicado, lo que constituye su *objetivo explanatorio*, es cómo los organismos de un determinado tipo llegaron a tener la forma que de hecho tienen. En la teoría darwiniana, a cambio, lo que se busca explicar es la composición de la población. O dicho de otro modo: mientras la teoría darwiniana explica perfiles poblacionales, las teorías transformacionales explican perfiles orgánicos. Sería el organismo el que inicial y paulatinamente se modificaría; y la suma y la concatenación de esos fenómenos fisiológicamente verificables explicarían la evolución general de las formas orgánicas. La ontogénesis sería, entonces, *la causa de la filogénesis*.

Lo interesante, y lo que puede resultar problemático, es que esta última idea parece estar de vuelta. Como vimos más arriba, la *Biología Evolucionaria del Desarrollo* supone, en efecto, que la ontogenia, de alguna manera, pauta y encausa la filogenia; y esto parece estar implicando el retorno a una explicación *desarrollista* o *transformacional* del cambio evolutivo: una explicación contraria al carácter *variacional* de la teoría darwiniana. La *Biología Evolucionaria del Desarrollo*, al no olvidar que todo cambio evolutivo debe corporizarse antes en una alteración ontogenética viable, parecería querer explicar los fenómenos evolutivos considerándolos como el agregado o la resultante de cambios ocurridos a nivel del organismo individual; y hasta se podría pensar que es ahí en donde reside la razón más profunda de las desavenencias entre los darwinistas ortodoxos y los *amigos del desarrollo*.

Pero, para que la *Biología Evolucionaria del Desarrollo* pueda ser considerada como un verdadero retorno al *desarrollismo*, sería necesario pensar que sus posiciones presuponen algo semejante a la rehabilitación de una *teoría preweismanniana* de la herencia; y esto, por supuesto, nadie querría sostenerlo: la *transmisión de los caracteres adquiridos*, como se quiera que ella sea entendida, no es el mecanismo por el cual la ontogenia incidiría en la filogenia. Nadie está sosteniendo que cambios ocurridos a lo largo de la ontogenia se pueden transmitir a la descendencia, produciendo así un impacto filogenético. Pese a haber abierto la *caja negra del desarrollo* (cf. Hamburger 1980, p. 99; Callebaut et al 2007, p. 27; Walsh 2007, p. 179; Amundson 2008, p. 256), los teóricos de la *Evo-Devo* son a este respecto bastante *conservadores*.

El *internalismo* adoptado por la *Biología Evolucionaria del Desarrollo* (cf. Azkonobieta 2005, p. 13; Schlosser 2007, p. 114), la idea tan cara a Whyte de que no sólo las exi-

gencias *externas* o ambientales son las que definen los perfiles de lo viviente, tal vez puede permitirnos hablar de un *retorno del organismo* (Arthur 2004a, p. 194) en la *Biología Evolucionaria*. Pero lo cierto es que éste no volvió para tener el papel de *agente, sujeto, o locus privilegiado* de la evolución que tenía en la teoría de Lamarck. Lejos de producir las modificaciones que orientarán la evolución, lejos de *instruir* a la filogenia, las *ontogenias individuales* continúan siendo *meros ensayos* o, si se prefiere, *experimentos cruciales*, en donde las alternativas de cambio son testadas ya no sólo en virtud de sus ventajas ecológicas, sino también en función de su *viabilidad ontogenética*. Lo *interno*, lo *organismico*, es ahora una instancia de *selección*, y no de *generación*, de las variantes que puedan surgir. *La filogenia*, tal vez quepa ahora decir, *no es más que una serie de experimentos ontogenéticos*. Algunos malogrados por su falta de congruencia interna; y otros por su escasa viabilidad ecológica. Pero los habrá también que tenderán a permanecer por el hecho de ser ontogenéticamente *más seguros*; y otros que lo harán por ser ecológicamente más aptos que sus competidores.

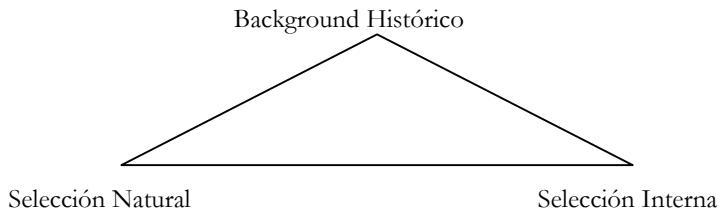
7. Consideraciones finales

Se puede conceder que la *variación genética* sea isotrópica como Wallace pretendía, o se puede pensar que ese *in-put* inicial de cambio está sujeto a ciertas restricciones intrínsecas producidas por la propia arquitectura de los circuitos genéticos (cf. Kauffman 1993, p. 439) y por esas capacidades de autoreparación que actuarían en los procesos de replicación. Esas restricciones, sin embargo, no serían suficientes para explicar el *sesgo ontogenético* que limita la oferta de fenotipos alternativos a ser premiados o castigados por la selección natural: ese *sesgo* sería producido por la *selección interna* que, de todas las variaciones genéticas efectivamente producidas, sólo dejaría pasar aquellas que se ajustan a las *condiciones coordinativas*.

Pero, independientemente de que pensemos a la variación a la manera de Wallace o la manera de Kauffman, es necesario no olvidar que ella está obviamente restringida por su punto de partida. Una *verdad de Perogrullo* no deja de ser una verdad: las variaciones a las que está sujeto el genotipo de un burro no son las mismas a las que está sometido el genotipo de un caballo. Por eso, el punto de partida real o efectivo de esa secuencia es siempre muy importante; y esa importancia no sólo afecta la naturaleza de la variación sino que también afecta los dictámenes de la selección interna y de la selección natural. Lo que se aceptará como organizacionalmente u ontogenéticamente viable dependerá de cuál es la configuración que sirve como punto de partida del proceso; y lo que se premie o castigue como ecológicamente ventajoso o desventajoso dependerá también del *pico adaptativo* ocupado por la población en análisis. La historia de los seres vivos nunca puede ser olvidada y sus marcas también determinan las sendas que la evolución podrá tomar en cualquier coyuntura evolutiva (cf. Schlosser 2007, p. 119). Esas marcas, sin embargo, también son el decantado de los anteriores dictámenes de la selección interna y la selección natural.

A cada momento de su evolución, las configuraciones de los seres vivos, podemos entonces decir, son la resultante de las exigencias organizacionales o internas, de las exigencias ecológicas o externas y de la propia estructura que esos seres han heredado de sus ancestrales; y esa tríada de *codeterminantes* de las formas orgánicas podría ser cap-

tada en una versión modificada *en la letra*, pero no *en el espíritu*, del *triángulo exaptativo* propuesto por Stephen Jay Gould (cf. 2002, p. 259 y p. 1052). Ella sería así:



En una teoría completa de la evolución, podríamos decir entonces, los perfiles de los seres vivos no sólo deben ser considerados como respuestas a las exigencias ambientales externas que promueven la selección natural (vértice izquierdo, darwiniano); sino que también deben ser comprendidos en términos de las exigencias de coherencia organizacional que se concretizan en la selección interna (vértice derecho, hoy estudiado por la *Biología Evolucionaria del Desarrollo*). Pero, también es necesario no olvidar que ambos procesos selectivos tienen siempre como punto de partida el producto acumulado de sus dictámenes anteriores: hay siempre una estructura heredada de un momento anterior que no puede dejar de ser considerada a la hora de entender cualquier configuración efectiva de los seres vivos.

REFERENCIAS

- Alberts, B., et al (2002). *Molecular biology of the cell*, 4th. edition. New York: Garland.
- Amundson, R. (2001). “Adaptation and Development: on the lack of a common ground”, en S. Orzack y E. Sober (eds.), *Adaptationism and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 303-334.
- (2005). *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*. Cambridge: Cambridge University Press.
- (2008). “Development and evolution”, en S. Sarkar y A. Plutynski (eds.), *A companion to the Philosophy of Biology*. Oxford: Blackwell, pp. 248-268.
- Arthur, W. (1997). *The origin of animal body plans*. Cambridge: Cambridge University Press.
- (2004a). *Biased Embryos and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- (2004b). “The effect of development on the direction of evolution: toward a twenty-century consensus”, *Evolution & Development* 6 (4), pp. 282-288.
- (2006). *Creatures of accident*. New York: Hill & Wang.
- (2001). “Developmental drive: an important determinant of the direction of phenotypic evolution”, *Evolution & Development* 3 (4), pp. 271-278.
- Ayala, F. (2004). “In W. Paley shadow: Darwin explanation of design”. *Ludus Vitalis* 12 (21), pp. 53-66.
- Azkonobieta, T. (2005). *Evolución, desarrollo y (auto)organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la Evolución*. San Sebastián: Universidad del País Vasco [Tesis Doctoral].
- Bateson, G. (1973). *Steps to an Ecology of Mind*. Frogmore: Paladin.
- Bertalanffy, L. (1979 [1953]). “Evolución: azar o ley”, en *Perspectivas en la Teoría General de Sistemas*, pp. 125-136. Madrid: Alianza.
- Bowler, P. (1985). *El eclipse del darwinismo*. Barcelona: Labor.
- Brigandt, I. (2007). “Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability”, *Biology & Philosophy* 22, pp. 709-725.
- Callebaut, W., G. Müller y S. Newman (2007). “The Organism Systems Approach: streamlining the naturalistic agenda”, en R. Sansom y R. Brandon (eds.), *Integrating evolution and development*, Cambridge: MIT Press, pp. 25-92.

- Caponi, G. (2004). "Los objetivos cognitivos de la paleontología cuvieriana", *Principia* 8 (2), 233-258.
- _____. (2005). "Funcionalismo cuvieriano vs adaptacionismo darwiniano: consideraciones sobre la noción de *condiciones de existencia*", *Episteme* 22, pp. 79-100.
- Cerejido, M. (1978). *Orden, equilibrio y desequilibrio*. México: Nueva Imagen.
- Cuvier, G. (1817). *Le règne animal*. Paris: Deterville.
- _____. (1964). "Essay on zoological analogies", en W. Coleman, *Georges Cuvier: zoologist*, Cambridge: Harvard University Press, pp. 189-190.
- _____. (1992 [1812]). *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes* [Discours préliminaire]. Paris: Flammarion.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species*. London: Murray.
- Dobzhansky, T. (1983). "El azar y la creatividad en la evolución", en F. Ayala y T. Dobzhansky (eds.), *Estudios sobre la filosofía de la biología*, Barcelona: Ariel, pp. 392-430.
- _____. F. Ayala, G. Stebbins, J. Valentine (1980). *Evolución*. Barcelona: Omega.
- Donoghue, M. (1992). "Homology", en E. Keller y E. Lloyd (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, pp. 170-179. Cambridge: Harvard University Press.
- Gayon, J. (1992). *Darwin et l'après-Darwin*. Paris: Kimé.
- Goldschmidt, R. (1943). *Base material de la evolución*. Buenos Aires: Espasa-Calpe.
- Goldstein, K. (1951). *La structure de l'organisme*. Paris: Gallimard.
- Gould, S (1984). *Dientes de gallina y dedos de caballo*. Barcelona: Blume.
- _____. (2002). *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge: Harvard University Press.
- Grene, M., y D. Depew (2004). *The Philosophy of Biology: an episodic history*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hall, B. (1992). *Evolutionary Developmental Biology*. London: Chapman & Hall.
- Hamburger, V. (1980). "Embryology and the Modern Synthesis in Evolutionary Theory", en E. Mayr y W. Provine (eds.), *The evolutionary synthesis*, Cambridge: Harvard University Press, pp. 97-111.
- Hammerstein, P., et al (2005). "Robustness: a key to evolutionary design", *Biological Theory* 1 (1), 90-93.
- Huxley, J. (1943). *The modern synthesis*. London: Allen & Unwin.
- Janet, P. (1882). *Les causes finales*. Paris: Baillière.
- Kauffman, S (1993). *The origins of order*. New York: Oxford University Press.
- Keller, E. (2000). *The century of the gene*. Cambridge: Harvard University Press.
- Lecointre, G., H. Le Guyader (2001). *Classification phylogénétique du vivant*. Paris: Belin.
- Lewontin, R. (1985). "The organism as subject and object of evolution", en R. Lewontin y R. Levins, *The dialectical biologist*, Cambridge: Harvard University Press, pp. 84-93.
- _____. (2000). *The triple helix*. Cambridge: Harvard University Press.
- _____. y E. Caspary (1960). "Developmental selection of mutations", *Science* 132, 1688-1692.
- Martínez, M. (2007). "La selección natural y su papel causal en la generación de la forma", en A. Rosas (ed.), *Filosofía, darwinismo y evolución*, Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, pp. 19-35.
- Maynard Smith, J., et al (1985). "Developmental Constraints and Evolution", *The Quarterly Review of Biology* 60 (3), pp. 265-287.
- Monod, J. (1971). *El azar y la necesidad*. Caracas: Monte Ávila.
- Moss, L. (2003). *What genes can't do*. Cambridge: MIT Press.
- Moya, A., y A. Latorre (2004). "Las concepciones internalista y externalista de la evolución". *Ludus Vitalis* 12 (21), pp. 179-196.
- Neander, K. (1995). "Pruning the tree of life", *The British Journal for the Philosophy of Science* 46 (1), pp. 59-80.
- Raff, R. (1996). *The shape of life*. Chicago: The University of Chicago Press.
- _____. (2000). "Evo-devo: the evolution of a new discipline", *Nature Reviews Genetics* 1, pp. 74-79.
- Rostand, J. (1932). *L'évolution des espèces*. Paris: Hachette.
- Russell, E.S. (1916). *Form and Function*. London: Murray.
- Sadler, T. (2001). *Medical embryology*. Buenos Aires: Williams & Wilkins.
- Schlosser, G. (2007). "Functional and developmental constraint on life-cycle evolution", en R. Sansom y R. Brandon (eds.), *Integrating evolution and development*, Cambridge: MIT Press, pp. 113-172.

- y G. Wagner (2004). “The modularity concept in developmental and evolutionary biology”, introducción a G. Schlosser y G. Wagner (eds.), *Modularity in development and evolution*, Chicago: The University of Chicago Press, pp. 1-14.
- Sober, E. (1984). *The Nature of Selection*. Chicago: The Chicago University Press.
- Stephens, C. (2007). “Natural selection”, en M. Matthen y C. Stephens (eds.), *Philosophy of Biology*, Amsterdam: Elsevier, pp. 111-127.
- Sterelny, K. (2004). “Symbiosis, evolvability and modularity”, en G. Schlosser y G. Wagner (eds.), *Modularity in development and evolution*, Chicago: The University of Chicago Press, pp. 490-518.
- (2007). “What is evolvability”, en M. Matthen y C. Stephens (eds.), *Philosophy of Biology*, pp. 163-178. Amsterdam: Elsevier.
- Von Uexküll, J. (1945 [1913]). *Ideas para una concepción biológica del mundo*. Buenos Aires: Espasa Calpe.
- Wagner, G., y K. Schwenk (2000). “Evolutionarily stable configurations: functional integration and the evolution of phenotypic stability”, *Evolutionary Biology* 31, pp. 155-227.
- Wagner, G., y K. Schwenk (2003). “Constraint”, en B. Hall, y W. Olson (eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*, Cambridge: Harvard University Press, pp. 52-60.
- Wallace, A.R. (1891). “Creation by law”, en *Natural Selection and Tropical Nature*, London: Macmillan, pp. 141-166.
- Walsh, D. (2007). “Development: three grades of ontogenetic involvement”, en M. Matthen y C. Stephens (eds.), *Philosophy of Biology*, Amsterdam: Elsevier, pp. 179-200.
- Whyte, L. (1960a). “Developmental selection of mutations”, *Science* 132, p. 954.
- (1960b). “Developmental selection of mutations” [réplica a Lewontin y Caspary (1960)], *Science* 132, pp. 1692-1694.
- (1964). “Internal factors in evolution”, *Acta Biotheoretica* 17, p. 33.
- (1965). *Internal factors in evolution*. New York: Braziller.
- Wilkins, A. (2002). *The evolution of developmental pathway*. Sunderland: Sinauer.
- Wimsatt, W. (2007). “Echoes of Haeckel? Reentrenching development in evolution”, en M. Laubichler y J. Maienschein (eds.), *From embryology to evo-devo*, Cambridge: MIT Press, pp. 309-355.

Gustavo CAPONI, nacido en Rosario, Argentina, en 1961, obtuvo el grado de Doctor en Lógica y Filosofía de la Ciencia por la Universidad Estadual de Campinas en 1992; y, desde 1993, es profesor en la Universidad Federal de Santa Catarina en donde ahora ocupa el cargo de Profesor Asociado del Departamento de Filosofía. Ha publicado medio centenar de artículos, la mayor parte de ellos sobre Filosofía e Historia de la Biología, en revistas tales como *Ludus Vitalis* (de México), *Asclepio* (de Madrid), *Cadernos de Filosofia e História da Ciência* (de Campinas), *Scientiae Studia* (de São Paulo) y *Episteme* (de Porto Alegre). Actualmente es también becario del Consejo Nacional de Investigaciones (CNPq) del Brasil.

DIRECCIÓN: Rua Estéves Jr. 605 (apto. 1414), 88.015-130 Florianópolis SC, Brasil. E-mail: caponi@cfh.ufsc.br.