

Forma y función en el debate biológico sobre los constreñimientos

JUAN PABLO BERMÚDEZ REY^{*}

Resumen: este texto pretende dar cuenta del enfrentamiento filosófico entre dos posiciones existentes en la biología contemporánea, adaptacionismo y pluralismo, con respecto al concepto de constreñimiento (constraint). Los adaptacionistas dicen que todo lo que los constreñimientos pueden aportar para el estudio de la vida está ya contenido o puede contenerse en el estudio adaptativo de la historia evolutiva de los organismos, mientras que los pluralistas aseguran que hay cierto tipo de constreñimientos cuyo estudio no puede ser efectuado por la biología evolucionista, sino que ha de ser abordado por la biología del desarrollo.

El presente ensayo ofrece un recorrido a través del origen de la disputa sobre los constreñimientos en el ya clásico texto de Gould y Lewontin (1979), *The Spandrels of San Marco*, hasta la distinción entre dos tipos de constreñimiento propuesta por Amundson (1994) en *Two Concepts of Constraint*, examinando las críticas adaptacionistas al pluralismo y planteando problemas aún por resolver.

Palabras claves: Constreñimiento, adaptacionismo, pluralismo, spandrel, Gould, forma, función.

Summary: this paper intends to account for the philosophical struggle between two positions in contemporary biology, adaptationism and pluralism, regarding the concept of constraint. Adaptationists claim that everything constraints have to offer to the study of life is already contained, or can be contained, in the adaptive study of evolutionary history of organisms, whereas pluralists affirm there is a certain kind of constraints whose study cannot be executed by evolutionary biology but is to be accomplished by developmental biology. This essay presents the path taken by the controversy from its origin in Gould and Lewontin's classic text (1979),

The Spandrels of San Marco, to the distinction between two kinds of constraint proposed by Amundson (1994) in *Two Concepts of Constraint*, examining the adaptive criticisms to pluralism and stating problems yet to be solved.

Keywords: Constraint, adaptationism, pluralism, spandrel, Gould, form, function.

Hace veintiséis años, Stephen Gould y Richard Lewontin iniciaron con su texto *The Spandrels of San Marco & the Panglossian Paradigm* una aguda lucha entre los biólogos. Acuñando el nombre de *programa adaptacionista* para el programa de investigación que busca descubrir una historia adaptativa detrás de cada rasgo que aparenta diseño (esto es, la historia de cómo la selección natural diseñó el rasgo para que cumpliera, tan óptimamente como es posible, una función) y oponiendo a la soberanía absoluta del adaptacionismo una *propuesta pluralista* (la propuesta de que el adaptacionista no sea el único de los programas de explicación biológica), los mismos Gould y Lewontin (en adelante *G&L*) dieron nombres a los bandos del debate: *adaptacionistas* y *pluralistas*.

^{*} Filosofía · Departamento de Filosofía · Universidad Nacional de Colombia (Bogotá) ;
juanpa@gmail.com

Uno de los frentes en que se ha dado la lucha entre adaptacionistas y pluralistas ha sido la noción de *constreñimiento* (*constraint*), un concepto que parece ser fundamental en el modo no-adaptacionista de explicación propuesto por G&L desde las primeras páginas de su texto. Ante la propuesta, algunos adaptacionistas han reaccionado ácidamente, intentando mostrar que el asunto de los constreñimientos no se halla afuera del programa adaptacionista, sino que es una herramienta elemental del adaptacionismo, que éste usa ampliamente, concluyendo de ese modo que no hay razón para aceptar pluralismos con base en la existencia de constreñimientos.

La lucha está, pues, en decidir si debe aceptarse o no en la biología un enfoque diferente del adaptacionista, y una de las batallas de esa lucha consiste en definir *cuál es el papel de los constreñimientos en la biología*. Al respecto, G&L, por un lado, dicen que, si se corrigen los vicios del programa adaptacionista, se puede ver que los constreñimientos arquitectónicos son primarios, mientras que las adaptaciones vienen siendo un efecto secundario, y que invertir lo primario y lo secundario, como lo hacen los adaptacionistas, es invertir el orden de la explicación (Cf. G&L 1978: 74-75). Por el otro lado, los adaptacionistas pretenden mostrar que la afirmación de que existen constreñimientos, limitaciones sobre la acción de la selección natural, es tan conocida y aplicada por los adaptacionistas que no tiene sentido siquiera mencionarlo como una crítica (p. ej. Dennett 1999: 442).

Las dos posiciones en pugna pueden ser esquematizadas, más generalmente, así: (1) *posición pluralista*: el hecho de que los constreñimientos existen indica que la selección natural no es la única fuerza constructora de la evolución, por lo cual la realidad evolutiva no se agota dentro del programa adaptacionista; (2) *posición adaptacionista*: la acción de los constreñimientos consiste en limitar el rango de variaciones posibles sobre las que la selección actúa, lo cual permite ver que aquéllos son fuerzas relativas a ésta; el adaptacionismo, por tanto, abarca el estudio de los constreñimientos, y no hay necesidad de introducir enfoques alternativos.

¿Cuál ha de ser, pues, el papel de los constreñimientos en la biología? ¿Representan realmente una novedad ante el adaptacionismo o, por el contrario, son subsumidos por él? El objetivo de este ensayo es avanzar hacia una respuesta de tales preguntas, enfrentando entre sí los argumentos propuestos por ambas opiniones.

1. Daniel Dennett y los spandrels de San Marcos

1.A Spandrels, espacios y constreñimientos

Nuestro punto de partida ha sido el texto de G&L. La propuesta que en él se expone sobre los constreñimientos está relacionada con la analogía que los autores hacen entre un fenómeno biológico y el fenómeno arquitectónico de los *spandrels* de la capilla de San Marcos, analogía de donde proviene el título del ensayo.¹ Revisemos el pasaje inicial del texto en que G&L exponen la analogía:

The great central dome of St. Mark's Cathedral in Venice presents in its mosaic design a detailed iconography expressing the mainstays of Christian faith. Three circles of figures radiate out from a central image of Christ: angels, disciples, and virtues. Each circle is divided into quadrants, even though the dome itself is radially symmetrical in structure. Each quadrant meets one of the four *spandrels* in the arches below the dome. *Spandrels* —the tapering triangular spaces formed by the intersection of two rounded arches at right angles— are necessary architectural *byproducts* of mounting a dome on rounded arches. Each *spandrel* contains a design *admirably* fitted into its tapering *space*. An evangelist sits in the upper part flanked by the heavenly cities. Below, a man representing one of the four biblical rivers (Tigris, Euphrates, Indus, and Nile) pours water from a pitcher in the narrowing *space* below his feet.

Ya se ha introducido algunos de los términos claves de la analogía arquitectónica con la biología: *spandrel*, *space*, *by-product* y *design*. Vale la pena rastrearlos en lo que queda.

The *design* is so elaborate, harmonious, and purposeful that we are tempted to view it as the starting point of any analysis, as the cause in some sense of the surrounding architecture. But this would invert the proper path of analysis. The system begins with an *architectural constraint*: the necessary four *spandrels* and their tapering triangular *form*. They provide a *space* in which the mosaicists worked; they set the quadripartite symmetry of the dome above.

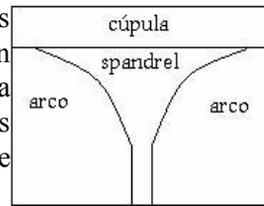
Such *architectural constraints* abound, and we find them easy to understand because we do not impose our biological biases upon them. Every fan-vaulted ceiling must have a series of open *spaces* along the midline of the vault, where the sides of the fans intersect between the pillars. Since the *spaces* must exist, they are often used for ingenious *ornamental effect*. In King's College Chapel in Cambridge, for example, the spaces contain bosses alternately embellished with the Tudor rose and portcullis. In a sense, this design represents an “*adaptation*”, but the *architectural constraint* is clearly primary. The *spaces* arise as a necessary *by-product* of fan vaulting; their *appropriate use* is a secondary effect. Anyone who tried to argue that the structure exists because the alternation of rose and portcullis makes so much sense in a Tudor chapel would be inviting the same ridicule that Voltaire heaped on Dr. Pangloss: “Things cannot be other than they are... Everything is made for the best purpose. Our noses were made to carry spectacles, so we have spectacles. Legs were clearly intended for breeches, and we wear them”. Yet evolutionary biologists, in their tendency to focus exclusively on *immediate adaptation to local conditions*, do tend to ignore *architectural constraints* and perform just such an inversion of explanation (G&L 1979: 73-75; todas las cursivas son mías).

Intentemos rastrear cómo G&L construyen su intrincada analogía arquitectónico-biológica. Tenemos el análisis de una estructura arquitectónica que debe ser análoga al análisis de una estructura biológica. Los elementos de la analogía irían como sigue:

- | | |
|---|------------------------------------|
| [I] Necesidad arquitectónica | [I] Constreñimiento arquitectónico |
| [II] Spandrels o espacios | [II] By-products |
| [III] Diseño, uso apropiado del espacio | [III] Adaptación |

¹ Dado el caos terminológico rodeando los diferentes sentidos y tipos del concepto *spandrel*, que G&L toman prestado de la arquitectura, y las múltiples traducciones posibles del mismo (Cf. Dennett 1999: 442--445), conviene dejarlo como es originalmente.

Intentemos analizar la analogía parte por parte. Tenemos una estructura arquitectónica compleja: la capilla de San Marcos en Venecia. Esta estructura contiene una cúpula que ha sido montada sobre tres arcos. Dados los rasgos anteriores, [I] es una *necesidad arquitectónica* que entre cada par de arcos y la cúpula se dé un espacio triangular.



[II] Ese espacio se llama *spandrel*, y es un *by-product* (esto es, un producto necesario de un proceso que no tenía como fin producirlo) porque es una consecuencia necesaria que se desprende de apoyar una cúpula sobre algunos arcos. Es necesario —aunque no fue deseado— que ese espacio esté allí: dados la cúpula y los arcos, y puestos en esa relación, es imposible que el espacio no se dé. [III] Los arquitectos y diseñadores han aprovechado al máximo ese espacio utilizándolo para ubicar en él un *undiseño* que le da mucho significado al espacio mismo. Sin embargo, no hay que olvidarse de que el espacio apareció como un *by-product* forzado por una necesidad arquitectónica. En relación con la necesidad arquitectónica, pues, el diseño es secundario.

Construyamos la analogía poniendo un ejemplo biológico de una característica que haría las veces de *spandrel*. Tenemos una estructura viva compleja: un ser humano. Se ha encontrado que el tamaño cerebral de los animales en general puede calcularse por medio de una fórmula: $E = S.C^r$, donde E es el *tamaño del cerebro*, S es el *tamaño corporal*, C es una constante llamada *factor de cefalización* y r es un exponente determinado empíricamente (que, para los mamíferos, es 0.66). Dado esto, [I] se ha encontrado una especie de *necesidad arquitectónica*: que el tamaño cerebral de un ser humano sea determinado por el tamaño corporal, la constante de encefalización y el exponente de los mamíferos. [II] Así, el tamaño cerebral parece ser un *by-product*, pues surge a partir de la relación arquitectónica necesaria entre tamaño cerebral y los demás factores de la ecuación: dados el tamaño corporal y los demás factores, es imposible que el tamaño cerebral sea distinto del que es. [III] El tamaño cerebral del ser humano constituye un espacio necesariamente dado, una potencialidad, de la que han resultado rasgos como la lectura y la escritura, tan significativos en cuanto a la adaptación del ser humano a su ambiente. El spandrel (el tamaño cerebral) ha recibido su *diseño*. Sin embargo, no hay que olvidar que el 'espacio libre' que significó el tamaño cerebral humano —cuya presencia permitió que surgieran en él 'diseños' adaptativamente relevantes como la escritura y la lectura— apareció originariamente como un '*by-product*' necesario que surgió forzado por un constreñimiento arquitectónico. En relación con el constreñimiento arquitectónico, pues, el diseño adaptativo resulta secundario.²

² El ejemplo del tamaño cerebral es del mismo Gould: “Reading and writing are now highly adaptive for humans, but the mental machinery for these crucial capacities must have originated as spandrels that were co-opted later, for the brain reached its current size and conformation tens of thousands of years before any human invented reading or writing” (Gould 1997: §7). Algo al respecto

Esto parece ser un ejemplo de lo que G&L tenían en mente cuando usaron su imagen de los spandrels: un constreñimiento arquitectónico genera un *by-product* por la relación entre ciertos rasgos; ese *by-product* deja espacio para que actúe sobre él la selección natural; el resultado posterior de ello es un rasgo adaptado en el espacio necesariamente dado que constituía el *by-product*. Se puede ver entonces de qué modo el constreñimiento es primario y la adaptación secundaria.

Sin embargo, la de los spandrels no le parece una buena imagen a Daniel Dennett. Él la critica arduamente, y concluye que de ninguna manera un spandrel es necesario arquitectónicamente —más bien, su conclusión es que el spandrel mismo es una adaptación. A continuación examinaremos su crítica, para intentar poner en claro el porqué de su error.

1.B. Dennett y los spandrels como adaptaciones

Since Dennett shows so little understanding of evolutionary theory beyond natural selection, his critique of my work amounts to little more than sniping at false targets of his own construction. He never deals with my ideas as such, but proceeds by hint, innuendo, false attribution, and error (Gould 1997: §11)

Según Dennett, el propósito de la obra de Gould ha sido atacar los dos problemas principales de la síntesis moderna: la “adaptación invasiva” y el gradualismo. Lo que se esconde detrás de la imagen de los *spandrels* —asegura Dennett— es una crítica a la adaptación invasiva. Por esa motivación,

Gould desea convencernos de que la adaptación no es invasiva, así que necesita un término para designar los hechos biológicos (presumiblemente muchos) que no son adaptaciones. Han de llamarse “spandrels”. Los spandrels son, em..., cosas que *no son* adaptaciones, sean lo que sean (Dennett 1999: 439; la traducción fue ligeramente modificada por mí).³

se dijo en G&L 1979: 83. Cf. también el estudio de Gould sobre ese tema, *Allometry in Primates, with Emphasis on Scaling and the Evolution of the Brain* (1975), publicado poco antes de la aparición del artículo de los Spandrels. El argumento de Gould sobre el tamaño cerebral, y la correlación necesaria entre tamaño cerebral y tamaño corporal, se ve ratificado en un artículo reciente sobre el mismo tema: “In our article, we take the position that a pattern of correlated growth in most brain structures is best predicted by a conserved order of neuronal development, not by particular selective pressures on particular brain components. As Gould and Lewontin hold in their metaphor, we regard ‘the architectural constraint [as] clearly primary’ ” (Finlay *et al.* 2001: 300-301).

³ Gould mismo hace un comentario sobre este pasaje de Dennett, en una reseña sobre el libro de aquél:

The details of Dennett's discussions also rest largely on ridicule and mischaracterization. For example, he denigrates the principle of spandrels by mockery, not argument.

Gould wants to convince us that adaptation is not “pervasive”, so he needs to have a term for the (presumably many) biological features that are not adaptations. They are to be called “spandrels”. Spandrels are, um,... things that aren't adaptations, whatever they are.

Dennett se propone entonces buscar algún sentido arquitectónico en que los spandrels sean un rasgo necesario de la construcción con cúpulas y arcos (Cf. Dennett 1999: 443-448). Él distingue sentidos posibles de ‘spandrel’, traza la diferencia entre *spandrels*, *squinches* y *pendentives* y, en últimas, su análisis lo obliga a concluir que no hay ningún sentido en el que los spandrels sean necesarios porque, en cualquier caso, puede pensarse una alternativa diferente.

Sin embargo, lo de Dennett es evidentemente una sofisticada falacia. Que es una falacia salta a la vista si comparamos su caracterización de *spandrel* y la de G&L:

DENNETT: Los spandrels son, em..., cosas que no son adaptaciones, sean lo que sean.

G&L: Los Spandrels —los espacios triangulares formados por la intersección de dos arcos redondos en ángulos rectos [...]— son by- products arquitectónicos necesarios de montar una cúpula sobre arcos redondos.

La diferencia radical entre una formulación y la otra está en el primer sustantivo que cada uno utiliza para caracterizar a los spandrels: mientras que Dennett dice “cosas”, G&L dicen “espacios”. ¿No es acaso ésta una diferencia abismal?

Aparentemente no. Pero, si se examina con detenimiento, hay que concluir que las consecuencias del cambio de ‘espacios’ por ‘cosas’ sí que son abismales. La formulación de Dennett es incapaz de diferenciar completamente el *spandrel* del *diseño* que contiene el spandrel. Esa diferenciación es precisamente lo que G&L hacen justo después de su caracterización: “Cada spandrel contiene un diseño adecuado admirablemente al espacio triangular”. La diferenciación entre spandrel y diseño es sumamente importante porque, como vimos arriba (Cf. *supra*, 1A), cada uno de ellos es un término de la analogía arquitectónico-biológica: el espacio representa el *by-product* producido por un constreñimiento arquitectónico, mientras que el diseño representa la *adaptación* que se monta sobre el *by-product*.

1.C. La *raison d'être* de los spandrels de la capilla de San Marcos en Venecia

Seguro de sí mismo, Dennett descansa tranquilo en su argumento y lanza sobre Gould su conclusión:

Los spandrels de San Marcos no son spandrels, ni siquiera en el sentido lato de Gould. Son adaptaciones, escogidas de un conjunto de alternativas igualmente posibles, por razones en gran parte estéticas. Han sido diseñadas para tener la forma que tienen precisamente con el fin de disponer de superficies apropiadas para desplegar toda la iconografía cristiana (Dennett, 1999: 448).

But I have always defined spandrels precisely as one particular and eminently testable kind of nonadaptive structure —an architectural byproduct, or what Darwin called, in his own favorite and pluralistic example of nonadaptation, a “correlation of growth” (Gould, 1997: §14).

Aquí se puede entrever el problema de la interpretación de Dennett: él ha confundido dos términos de la analogía arquitectónica. Eso lo desarrollaremos a continuación.

Seguramente G&L dirían sin titubear que el *diseño* del spandrel es en la analogía lo equivalente a adaptaciones. Pero, si entendemos el spandrel como *el espacio* independiente del diseño que se le sobreimponga, entonces salta a la vista la necesidad arquitectónica de la que G&L hablan. El diseño es innegablemente una adaptación, pero el espacio es un *by-product*, un producto necesario, de poner una cúpula sobre arcos redondos. La manera particular de llenarlo y darle sentido es una adaptación (y una adaptación óptima en el caso de los iconos de San Marcos), pero el espacio desnudo es lo arquitectónicamente necesario.

Sin embargo, Dennett arremete con otro argumento que, a mi parecer, resulta fundamental para aclarar en qué nivel realmente está la discusión sobre los constreñimientos. Después de todo, dice, San Marcos no es otra cosa que una iglesia; esto indica que

la función primaria de sus bóvedas y de sus cúpulas nunca fue resguardar la iglesia de la lluvia [...], sino disponer de áreas para la exposición de los símbolos del credo [...]. Otto Demus [...], la gran autoridad en los mosaicos de San Marcos, demostró, en cuatro magníficos volúmenes, que los mosaicos son *laraison d'être* de San Marcos y, en consecuencia, de muchos de sus detalles arquitectónicos (Dennett 1999: 448).

¿En qué consiste esta crítica? Dennett opone, por un lado, la *función* de la estructura de San Marcos y, por el otro, sus detalles arquitectónicos (o su *forma*). Dice que la función es la razón de ser de la forma: si no hubiera habido necesidad de un lugar en el cual desplegar los iconos cristianos, nunca se habría dado el espacio triangular entre la cúpula y los arcos. Por lo tanto, lo primario de la estructura es el diseño mismo, pues aquélla fue construida *para* albergarlo a él. El diseño es, pues, la causa primaria de la estructura.

En ese pasaje, Dennett realiza precisamente la inversión de la explicación que G&L señalan como propia del biólogo evolucionista al final de su analogía de los spandrels:

In a sense, this design represents an “adaptation”, but the architectural constraint is clearly primary. The spaces arise as a necessary by-product [...]; their appropriate use is a secondary effect [...]. Evolutionary biologists, in their tendency to focus exclusively on immediate adaptation to local conditions, do tend to ignore architectural constraints and perform just such inversion of explanation (G&L 1979: 75).

¿Cuál es, entonces, la causa primaria de la existencia del spandrel en la capilla de San Marcos: la necesidad arquitectónica de que haya un espacio entre cúpula y arcos, o la necesidad funcional de un lugar bien dispuesto para contemplar los iconos de la fe? ¿Qué debe ir primero en la explicación?

El debate parece poder expresarse de manera verosímil en términos de *forma* y *función*: Existe una estructura con cierta forma o figura. Esa figura incluye un diseño que cumple una función. Ahora bien, ¿qué es primero en el orden de la explicación: la forma o la función de esa estructura? De otra manera, tal vez más entendible: ¿debería uno explicar la forma en términos de la función (la razón de ser de San Marcos es sus mosaicos) o, más bien, la función en términos de su forma

(un constreñimiento arquitectónico, al requerir que haya cuatro espacios entre la cúpula y los arcos, proporciona el espacio en que los diseñadores trabajaron para obtener la solución óptima)?

Mi intención en este aparte ha sido mostrar que el debate entre adaptacionismo y pluralismo sobre los constreñimientos y los spandrels de San Marcos puede trasladarse al debate sobre qué es primario, si la forma o la función. El constreñimiento sobre la forma implica los cuatro espacios en que está puesto el diseño; sin embargo, la estructura fue construida para poner en ella el diseño. ¿Cuál es la causa primaria de la estructura?

2. Forma y función

Puesto que es claro que hay que obtener el conocimiento de las causas primeras (pues a eso llamamos conocer cada cosa, cuando creemos conocer la causa primera), las causas se dicen de cuatro maneras, de las cuales una causa decimos que es la entidad y la esencia [esto es, la forma] [...]; otra la materia, es decir, el substrato; la tercera *es a partir de lo cual [se da] el origen del movimiento*, y en cuarto lugar la causa opuesta a ésta, *el para qué*, es decir, el bien (pues ése es el fin de toda generación y todo movimiento)

(Aristóteles, *Met. A*, 3, 983a24-32).

En el pasaje anterior encontramos la exposición de las cuatro causas aristotélicas: formal (la esencia), material (el substrato), eficiente (aquello a partir de lo cual se origina el movimiento), final (el para qué)⁴.

Apliquemos este esquema a nuestro caso: tenemos un spandrel de la capilla de San Marcos. (Cuando hablamos de ‘spandrel’, sólo por esta vez, nos referimos a *todos sus detalles*: su figura, su diseño, sus características materiales y de ubicación, su historia). ¿Cuál es la causa del spandrel? Esa respuesta, si nos servimos del esquema de Aristóteles, puede ser respondida de cuatro maneras: la causa del spandrel es (1) la forma que tiene, la figura que hace de él un spandrel (esto es, el ser un espacio triangular en medio de dos arcos); (2) los materiales que lo componen, apropiados para un elemento de una construcción como ése; (3) los arquitectos y diseñadores que se procuraron la materia adecuada y le dieron la forma y el diseño al spandrel; y (4) la función que el spandrel cumple, esto es, ornamentar, disponer iconos para que la gente los pueda contemplar.

Quedó dicho (*Cf. supra*, 1C) que la contienda entre adaptacionistas y pluralistas puede pensarse como el debate sobre la primacía entre explicación formal y explicación final. Los pluralistas dicen que, para comprender el rasgo de un organismo, la forma debe ser explicada antes de estudiar su finalidad, función o utilidad (utilicemos esos términos como sinónimos) para el organismo. Un argumento claro a favor de la visión adaptacionista es el que dice que el papel de los constreñimientos es limitar la variación sobre la que actúa la selección natural (*p. ej.* Sober 1994: 76).⁵ Si ése es el único papel de los constreñimientos, y éstos

⁴ Introduzco el esquema causal de Aristóteles para intentar presentar un poco más claramente la diferencia entre forma y función. No tengo la pretensión de justificar la validez de las cuatro causas.

representan la fuerza que habita tras la explicación formal, entonces hay que concluir que, dado que los constreñimientos son secundarios con respecto a la selección natural, y ésta es la fuerza detrás de la explicación final y adaptativa, entonces la explicación formal está contenida en la final, y así está bien.

Ese argumento es debatido por Ron Amundson (1994), quien rastrea y separa con claridad meridiana dos ideas diferentes de constreñimiento, una manejada por los adaptacionistas en sus explicaciones, la otra perteneciente al ámbito de la biología del desarrollo.

3. Constreñimientos sobre la adaptación y constreñimientos sobre la forma

The divergent meanings of "constraint" fit nearly into divergent theoretical interests and commitments. The dispute is, at bottom, a clash of explanatory strategies, of approaches to explaining the nature of organic life
(Amundson 1994: 559)

Es momento de introducir una definición de ‘constreñimiento’ que se ha convertido en el punto de referencia al respecto. Los *constreñimientos del desarrollo* son “restricciones [*biases*] sobre la producción de fenotipos variados o limitaciones sobre la variabilidad fenotípica causadas por la estructura, el carácter, la composición o la dinámica del sistema del desarrollo” (Maynard Smith *et al.* 1985: 265). Estos constreñimientos pueden entenderse de dos maneras: como constreñimientos que actúan sobre la adaptación o como constreñimientos que actúan sobre la forma. Es necesario examinar esta distinción, pues, de ser aceptada, conllevaría importantes consecuencias sobre la relación entre la fuerza del constreñimiento y la fuerza de la selección natural.

3.A. Constreñimientos sobre la adaptación

Los constreñimientos son, como hemos dicho, limitaciones sobre la variación. Esto es traducido por los adaptacionistas a términos evolutivos como ‘limitaciones sobre la adaptación’. Hay que tener en cuenta los constreñimientos -dicen ellos- para saber qué rasgos están disponibles para que la selección elija entre ellos y cuáles son vedados por principio.

Los adaptacionistas se relacionan con la idea de constreñimientos a través de los *modelos de optimalidad* (Cf. Amundson 1994: 559-560; Dawkins 1998: 219-245). Éstos permiten calcular el estado óptimo de un rasgo dado, dentro de los parámetros permitidos por los constreñimientos internos (propios del organismo) y externos

⁵ No está de más aclarar someramente dos términos: La *selección natural* puede entenderse como la fuerza generadora de la adaptación, cuya acción en cada rasgo es lo explicado en las explicaciones adaptativas. Por su parte, una *adaptación* es un rasgo que sirve para la supervivencia o la reproducción de un organismo (Cf. Mayr 2001: 149).

(propios del ambiente) establecidos. Cuando el estado óptimo del rasgo, inferido a partir del modelo de optimalidad, resulta ser diferente del estado del rasgo que existe en la realidad, de allí se infiere la presencia de un constreñimiento que no se había tenido en cuenta.⁶ De ese modo, una hipótesis de optimalidad (un elemento típicamente adaptativo) es la clave para encontrar los constreñimientos: éstos no podrían siquiera ser vistos sin ayuda de las hipótesis adaptacionistas. Además, los modelos de optimalidad muestran cómo los constreñimientos no son ajenos al programa adaptacionista, sino que, por el contrario, son una parte fundamental del buen desarrollo del mismo. De modo que el pluralismo no aporta nada con su discusión sobre los constreñimientos. La explicación final abarca la explicación formal.

3.B. Constreñimientos sobre la forma

Sin embargo, los biólogos del desarrollo no se refieren a ese tipo de constreñimientos cuando hablan de constreñimientos *del desarrollo*. Para explicarlos, Amundson se refiere a un experimento teórico presentado en Alberch (1982). Supóngase que se puede construir un gráfico bidimensional en que los dos vectores expresen los rasgos que describen la morfología de una especie. El gráfico completo abarcará todas las formas concebibles de esa especie. De todo el espacio abarcado en el gráfico, sólo unos cuantos grupos amontonados corresponden a las formas verdaderamente existentes en la naturaleza. Las formas correspondientes al espacio restante, ¿por qué no se dan?

Hay dos respuestas extremas posibles: (1) porque la selección natural impide que las demás formas sobrevivan, ya que no se logran adaptar óptimamente a su ambiente y, por ende, desaparecen; o (2) porque los constreñimientos del desarrollo impiden la aparición de tales fenotipos.

Supóngase ahora que la presión selectiva desaparece completamente, que la acción de la selección natural es del todo neutralizada y todo fenotipo logra ahora sobrevivir, sin importar qué tan adaptado esté a su ambiente. ¿Qué sucedería con los espacios vacíos del plano? Si uno se adhiriera a la hipótesis 1, diría que todo el plano de formas posibles se llenaría de formas existentes; por el contrario, si seguimos la hipótesis 2, concluiríamos que la mayor parte de los vacíos en el plano permanecería igualmente vacía, pues los constreñimientos del desarrollo actúan sobre la producción de formas, independientemente de la acción de la selección natural.

Esta manera de entender la acción de los constreñimientos es radicalmente diferente de la de los adaptacionistas, por esto: los constreñimientos no dependen

⁶ “It might be discovered, for example, that a bird which chooses a poor food source when a rich one is available is simply unable visually to discriminate the two food sources” (Amundson 1994: 560).

de la selección natural; su acción es explicable en términos no-selectivos y se mantiene así la selección no actúe sobre los organismos.

Unlike the main currents of neo-Darwinism, developmental biology does not focus its explanatory attention on adaptations *or on their absence*. Rather, developmental biology aims to explain *organic form* and its origins in the embryo. The explanandum is not adaptation, but form. Constraints thus proposed by developmental theorists are not constraints on adaptation, but *constraints on form* (Amundson 1994: 563-564).

Los constreñimientos del desarrollo, entendidos así, son claramente independientes de la selección natural y la investigación sobre ellos lo es también del programa adaptacionista. El objeto que se explicará es el surgimiento y la constitución de la forma orgánica, y en ningún momento la adaptación.

Nos encontramos, pues, ante un verdadero debate entre adaptacionistas y pluralistas: si el hallazgo de los constreñimientos requiere de hipótesis adaptacionistas, esto es, si el conocimiento de los constreñimientos resulta derivarse del conocimiento adaptacionista, entonces es fácilmente visible cómo los constreñimientos no son una fuerza separable de la de la selección natural, sino que dependen de ella. Entonces el pluralismo de los constreñimientos se desvanece y nos quedamos solamente con constreñimientos adaptacionistas. Pero, si los constreñimientos no pueden reducirse a términos adaptacionistas, entonces hay aún lugar para el pluralismo.

4. Conclusión: sobre evolución y desarrollo

En la parte 1 concluimos que el debate sobre los constreñimientos y los spandrels de San Marcos puede expresarse en términos de forma y función. En la parte 2 formulamos el debate así: “¿cuál explicación es primaria: la formal —no-adaptacionista— o la final —adaptacionista?” Dijimos también que el argumento adaptacionista contra el pluralismo (*Cf. supra*, 3.A) es que la explicación final abarca la formal, pues la acción de los constreñimientos se conoce en virtud de la acción de la selección natural, y éstos no implican nada nuevo para el programa adaptacionista. Amundson, sin embargo, rescata la diferencia ineluctable entre adaptacionismo y biología del desarrollo (*Cf. supra*, 3.B): aquél trata de adaptaciones, mientras que ésta estudia la forma orgánica y su surgimiento.

Tenemos pues, que, aunque los constreñimientos sobre la adaptación sean abarcados por el estudio adaptacionista, los constreñimientos sobre la forma y el estudio de éstos son independientes del adaptacionismo. Así que el campo para el pluralismo está salvado (pues la biología del desarrollo no podría reducirse a la adaptacionista). Pero no parece haberse definido aún cuál de las dos explicaciones es primaria: la formal o la final.⁷

⁷ La primariedad no es necesariamente un asunto muy oscuro. Se trata de anterioridad explicativa: se pregunta si hay que explicar la forma para poder explicar la función, o si más bien es necesario conocer primero la función para luego explicar por ella la forma. En últimas, es el mismo asunto del

4.A. La primacía de la forma

Amundson presenta (tal vez sin que ésa sea su intención) un argumento a favor de la primacía de la forma. Es algo, en últimas, muy sencillo: la adaptación —el objeto de la explicación final del adaptacionismo— consiste en “la relación entre la forma orgánica (o algún otro rasgo fenotípico) y el ambiente” (Amundson 1994: 570). Se puede ver, entonces, que es necesario conocer tanto la forma como el ambiente para poder hablar de adaptación de la una al otro. El conocimiento de la forma es explicativamente anterior al de la adaptación. Esto parece ser un argumento que apoya la ruda afirmación de G&L al comienzo de sus *Spandrels* (Cf. *supra*, 1A-B): explicativamente hablando, la forma es primaria (así como los constreñimientos sobre ella) y la adaptación es secundaria.

4.B. El problema de la conexión entre teoría de la evolución y teoría del desarrollo

Pero ¿qué repercusiones prácticas puede tener esto sobre la metodología de la biología? ¿Acaso el adaptacionismo necesita la ayuda de la biología del desarrollo para llevar a cabo sus explicaciones? ¿Necesita saber cómo se genera la forma de un organismo para estudiar la función de un rasgo? Parecería que no (Cf. Amundson 1994: 576). Uno puede conocer la función ornamental de los spandrels sin tener idea sobre la necesidad arquitectónica que, formalmente hablando, les dio lugar.

Tal vez por eso la biología adaptacionista no parece interesarse por la embriología y la biología del desarrollo —es más, parece rechazar como insulso su intento de participar en la explicación por medio de sus spandrels—: no se ve la utilidad de conocer el proceso de construcción del fenotipo a partir del genotipo para hablar de funciones, utilidad y optimización. Para los adaptacionistas, el desarrollo funciona como una caja negra: sabemos cuál es el *input* —el genotipo— y cuál es el *output* —el fenotipo—; cómo se llega del *input* al *output* parece no tener interés. En efecto, ¿para qué tendría que remitirse el evolucionista al proceso de desarrollo? ¿No podría simplemente investigar la adaptación como se le muestra en un fenotipo dado, sin importar cómo llegó a formarse?

Como dice Amundson, a los biólogos del desarrollo corresponde mostrar que existe la necesidad de abrir la caja negra que representa el proceso del surgimiento de la forma orgánica, pues un adaptacionista bien podría conformarse con una explicación de la forma ya desarrollada. Por ahora, podemos regocijarnos en haber mostrado que definitivamente hay un campo no adaptacionista en los fenómenos biológicos y que la explicación formal del desarrollo parece ser anterior a la explicación final del adaptacionismo.

comienzo, en el ámbito de la explicación: ¿la necesidad arquitectónica explica la existencia del diseño del spandrel, o es el diseño el que justifica la existencia de la arquitectura global?

Bibliografía

- Alberch, P (1982) "Developmental Constraints in Evolutionary Processes", en: *Evolution and Development*, ed. J. T. Bonner, New York, Springer-Verlag, pp. 313-332.
- Amundson, Ron (1994) "Two Concepts of Constraint: Adaptationism and the Challenge from Developmental Biology", *Philosophy of Science*, 61, pp. 556-578.
- Aristóteles [Met.] (1924) *Metaphysics*, ed. D. Ross, Oxford, Oxford University Press.
- Dawkins, Richard (1998) *Escalando el monte improbable*, Barcelona, Tusquets.
- Dennett, Daniel (1999) *La peligrosa idea de Darwin*, Barcelona, Galaxia Gutemberg.
- Finlay, B.; Darlington, R.; Nicastro, N. (2001) "Developmental Structure in Brain Evolution", *Behavioral & Brain Sciences*, 24, pp. 263-308.
- Gould, Stephen Jay (1975) "Allometry in Primates, with Emphasis on Scaling and the Evolution of the Brain", *Contributions to Primatology*, 5, pp. 244-292.
- Gould, Stephen Jay & Lewontin, Richard (1979). "The Spandrels of San Marco & the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme", *Proceedings of the Royal Society of London*, 1161 pp. 581-598.
- _____ (1997) *Evolution: The Pleasures of Pluralism* [Reseña de Dennett (1995).] *New York Review of Books* (online: <http://cogweb.ucla.edu/Debate/Gould.html>).
- Maynard Smith, J.; Burian, R.; Kauffman, S.; Alberch, P.; Campbell, J; Goodwin, B.; Lande, R.; Raup, D.; Wolpert, L. (1985) "Developmental Constraints & Evolution", *The Quarterly Review of Biology*, 60, pp. 265-287.
- Mayr, Ernst (2001) *What Evolution Is*, New York, Basic.
- Sober, Elliot (1994) "Six Sayings About Adaptationism", en: *The Philosophy of Biology*, ed. D. Hull & M. Ruse, Oxford, Oxford University Press, pp. 72-86.

Bibliografía para continuar la investigación

Se ha escrito relativamente poco sobre los constreñimientos desde los años '90 hasta ahora. Sin embargo, el debate sigue vigente. Prueba de eso son el artículo de Oyama y la obra monumental de Gould, en la cual pretende exponer la teoría evolutiva ortodoxa actual y los desafíos a sus principios —uno de cuyos desafíos es el de los constreñimientos—, más los comentarios a esa obra publicados en la revista *Biology and Philosophy* el año pasado.

- Erwin, Douglas H. (2004) "One Very Long Argument" (reseña de Gould, 2002), *Biology and Philosophy*, 19, pp. 17-28.
- Gould, Stephen Jay (2002) *The Structure of Evolutionary Theory*, Belknap Press (1433 pp.).
- Grantham, Todd A. (2004) "Constraints and Spandrels in Gould's Structure of Evolutionary Theory", *Biology and Philosophy*, 19, pp. 29-43.
- Oyama, Susan (1993) "Constraints & Development", *Netherlands Journal of Zoology*, 43, pp. 6-16.