



Forma, función y arquitectura biológica: una propuesta para clasificar la evolución de la complejidad

Form, function and biological architecture: a proposal for classifying the evolution of complexity

GIORGIO AIROLDI¹

CRISTIAN SABORIDO²

Resumen: Los conceptos de evolución y cambio evolutivo son a la vez laxos y polisémicos: se aplican a fenómenos muy diferentes y no siempre se definen con precisión. La aplicación extendida del paradigma neo-darwinista clásico, además, suele imponer un esquema adaptacionista al análisis de los hechos evolutivos, en el cual las funciones juegan un papel lógicamente anterior a los rasgos y sus formas. En este artículo proponemos, como etapa previa a la formulación de hipótesis sobre las causas del cambio, un modelo de espacio forma-función que pueda responder a preguntas como cuándo se da un cambio en los rasgos de una arquitectura biológica y de qué tipo son estos cambios. Un modelo de este tipo nos permite ver claramente cuándo se da un cambio en la forma o en la función y qué alcance evolutivo tiene.

Palabras clave: Forma; Función; Arquitectura biológica; Adaptacionismo; Evolución.

Abstract: The concepts of evolution and evolutionary change are both vague and polysemous: they apply to very diverse phenomena and are not always precisely defined. Moreover, the widespread classical neo-Darwinian paradigm tends to impose an adaptationist scheme on the analysis of evolutionary facts, in which functions play a role logically prior to traits and their forms. In this paper, we propose, as a preliminary step to the development of hypotheses about the causes of change, a form-function space model that can address when trait change occurs in a biological architecture. This model allows us to clearly show the evolutionary scope of the different types of changes in form and function.

Keywords: Form; Function; Biological architecture; Adaptationism; Evolution.

Cómo citar: Airoidi, G., & Saborido, C. (2022). Forma, función y arquitectura biológica: una propuesta para clasificar la evolución de la complejidad. *Cuadernos Filosóficos*, 19.

Publicado bajo licencia Creative Commons Atribución-SinDerivadas 4.0 Internacional [CC BY-ND 4.0]



Fecha de recepción: 15/11/22
Fecha de aprobación: 02/12/22

¹ Universidad Nacional de Educación a Distancia (Madrid, Madrid, España).
ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-1535-674X>. gairoidi1@icloud.com

² Universidad Nacional de Educación a Distancia (Madrid, Madrid, España).
ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0001-8778-4298>. cristian.saborido@fsf.uned.es

I. Introducción: desmontando la unión entre forma, función y causa en las explicaciones (neo)darwinianas

En biología es frecuente describir un organismo por los rasgos que lo componen (su forma o morfología) y las funciones que estos rasgos desempeñan, y preguntarnos por las causas que explican el surgimiento y evolución cada uno de esos dos aspectos. Uno de los aspectos centrales de la teoría de Darwin es que establece un vínculo causal evolutivo que vincula íntimamente las nociones de forma y función. Las funciones causan (en un sentido laxo de casualidad) las formas a través del incremento acumulativo de pequeñas variaciones surgidas gracias a mutaciones aleatorias y que son seleccionadas por su contribución a la eficacia reproductiva del organismo. Así, el darwinismo tiene un claro corte funcionalista (Gould, 2002, p. 1179): las funciones requeridas para sobrevivir en un entorno son lógicas y temporalmente anteriores a las morfologías concretas que las desempeñan.

La pregunta evolutiva fundamental sería entonces la de qué función justifica la existencia de un rasgo fenotípico. La existencia de los actuales rasgos biológicos es consecuencia de la presión ejercida por mecanismos como la selección natural sobre los efectos de las ocurrencias previas de estos rasgos en su pasado evolutivo. La selección explicaría así la existencia de los rasgos funcionales actuales a partir de la actividad de las ocurrencias previas del rasgo, ya que estas habrían dado una ventaja selectiva –una mayor fitness– a su portador frente a otras variantes, permitiendo que sus herederos hayan sobrevivido continuamente hasta hoy (Saborido 2014: 292).

Esta narrativa adaptacionista está en la base de las explicaciones en biología evolutiva. De forma usual se recurre a una (o varias) explicaciones evolutivas para dar cuenta de los rasgos biológicos (véase Gould 2002) y, para casos controvertidos en el que esto no resulta sencillo, como el de rasgos sin función aparente, como la forma y distribución de las manchas en el pelaje de la jirafas (Lee et al., 2018), se suele apelar a deficiencias en nuestra comprensión actual, pero no a la carencia de una función adaptativa que los explique. Desde un punto de vista evolutivo, la función no es solo consecuencia, sino también causa de la forma de un rasgo biológico. La función, entendida en este sentido etiológico como efecto evolutivo seleccionado (Godfrey-Smith, 1994) da lugar a la forma.

Esta relación causal entre función y forma es definitoria no solo en la formulación original del darwinismo, sino también en las propuestas neodarwinistas más recientes y sofisticadas. Por ejemplo, la idea de ‘phenotypic gambit’ (traducible como ‘apuesta inicial sobre el fenotipo’)

subyacente al *Proyecto de Darwinismo Formal* desarrollado por Alan Grafen, propugna que si una función es útil a un organismo antes o después aparecerá una combinación genética (y el correspondiente rasgo) que de lugar a la misma (Grafen, 2002, p. 77).

Sin embargo, aún a pesar de su centralidad en la ciencia biológica, este adaptacionismo (neo)darwinista sufre de una notable limitación. Existe una diferencia no trivial entre el surgimiento y la evolución de un rasgo (Müller & Newman, 2005). Mientras hay general acuerdo que la selección guía la evolución a través de variaciones adaptativas (mejoras incrementales en la realización de la función del rasgo existente), no parece obvio que pueda explicar también la aparición de un nuevo rasgo, o novedad evolutiva (Gould, 2002; Schlichting & Pigliucci, 1998): ¿cómo puede la selección actuar sobre rasgos que todavía no existen? (problema ya evidenciado en Mivart, 1871). Aunque Darwin mismo admite que algunos rasgos ‘secundarios’ pueden haberse originado por causas diferentes a la selección natural (Darwin, 1859, p. 196), el neo-darwinismo desestima en general esta posibilidad (Müller & Newman, 2005), al defender que los mecanismos de variación y selección son suficientes para explicar también la aparición de novedades (por ej. Hall, 2005). Sin embargo, desde los estudios en la mitad del siglo XX que pusieron el foco en los fenómenos de canalización en el desarrollo y de asimilación genética de los eventos epigenéticos (Waddington, 1956) hasta los recientes llamamientos a la formulación de una “Síntesis Evolutiva Extendida” (Laland et al., 2015), la validez del funcionalismo neo-darwinista para dar cuenta del origen de las novedades evolutivas ha sido cada vez más cuestionada. Muchos teóricos defienden que este marco teórico debe ser repensado y expandido para incorporar los nuevos avances en el conocimiento biológico. Estos avances han arrojado luz sobre procesos que generan nuevos rasgos previamente a la acción sobre ellos de la selección natural: entre otros, fenómenos de desarrollo (Müller, 2007; West-Eberhard, 2003), procesos que surgen de leyes de complejidad (Kauffman, 2000; Sneppen et al., 1995; Toquenaga & Wade, 1996), dinámicas propias de la construcción de nicho (Laland et al., 2015; Odling-Smee F.J. et al., 2022), mecanismos de herencia inclusiva (Jablonka & Lamb, 2005) y hasta fenómenos neo-lamarckianos (Jablonka et al., 1998). Estas explicaciones no selectivas abandonan el enfoque funcionalista y sugieren que la forma aparece en primer lugar por causas ajenas a la selección, y que solo en un momento posterior es retenida, mejorada o desechada por esta. La evolución sería entonces un proceso en dos etapas (Erwin, 2015) en el que la selección no *genera*, sino *escoge y perfecciona* la forma mas eficiente para realizar una función dada. Frente al funcionalismo neo-darwiniano, estas propuestas tienen un enfoque estructuralista, en el sentido que la aparición de la forma precede y es independiente

de la función que (eventualmente) desempeñará, y pluralista, en el sentido que las causas de la forma pueden ser múltiples.

A la luz de estos nuevos desarrollos teóricos parece entonces útil volver a diferenciar las cuestiones de la identificación de la función de un rasgo y el de su historia causal. Se debe distinguir entre una descripción de la evolución de la complejidad de los organismos y una teoría de las causas de la evolución de esa complejidad. Consecuentemente, en este artículo defendemos que es posible y conveniente analizar el cambio en los organismos sin comprometerse con un enfoque funcionalista o estructuralista sobre sus causas. Para ese fin ofrecemos una caracterización de la noción de complejidad en los organismos basada en la idea de *arquitectura biológica*, la cual nos ofrece un marco teórico prometedor para comprender el alcance de las modificaciones incrementales de las formas y funciones en la evolución de los seres vivos. La estructura de este artículo es la siguiente: Hay muchas propuestas para definir la complejidad biológica: en la sección 2 ilustramos algunas definiciones de la complejidad biológica y mostramos que son de poca utilidad práctica. En la sección 3 elaboramos una propuesta teórica que nos permite entender la evolución de la complejidad biológica en términos de cambios incrementales en la arquitectura biológica. Tras esto, en la sección 4, exploramos cómo esta propuesta sirve para definir y clasificar algunos cambios evolutivos. Por último, en la sección 5 resumimos nuestras conclusiones y proponemos futuros desarrollos.

2. ¿Qué es la complejidad? Polisemia del concepto

La complejidad es un concepto de sentido común pero difícil de formalizar, y la complejidad biológica lo es aún más. ¿Es un mamífero más complejo que un reptil? ¿O que una planta? ¿Y en qué sentido? ¿Qué estamos comparando al afirmarlo? Incluso cuando la respuesta parece obvia, un análisis más profundo muestra que las apariencias engañan: ¿es el metabolismo de *E. coli* realmente menos complejo que la estructura de un ojo?

Charles Darwin, en el *Origen*, afirma que “los naturalistas no han definido a satisfacción de cada uno lo que se entiende por un avance en la organización” (Darwin, 1872 p. 141). Esto no ha cambiado demasiado en estos últimos 150 años. Actualmente, encontramos muchas definiciones de complejidad en la literatura especializada. En genética de poblaciones la complejidad fenotípica se reduce a la del genotipo: “[Asumimos que] la complejidad de un organismo es un reflejo de la complejidad física de su genoma” (Adami et al., 2000, p. 4463). El modelo de Darwinismo formal de Grafen (Grafen, 2007, 2014), un intento de formalización de las narrativas adaptacionista, no define explícitamente la complejidad, pero afirma que “la

adaptación es diseño, y la maximización del fitness es para lo que los organismos están diseñados." (Grafen, 2007, p. 1248): por tanto, parece identificar la complejidad como la causa remota del incremento del fitness fenotípico, cuya causa inmediata es la selección natural. El enfoque de la ‘ciencia de la complejidad’, por el contrario, ve en la complejidad un fenómeno emergente de la interacción entre elementos homogéneos y relativamente simples que constituyen sistemas abiertos, no jerárquicos y alejados del equilibrio, en el límite entre el orden y el desorden (Kauffman, 2000). Para (Mitchell, 2009), los sistemas complejos presentan un comportamiento no trivial, emergente y auto-organizado. Para (Johnson, 2010), un sistema complejo es una mezcla sutil entre el orden y el desorden, entre cuyos límites fluctúa. Por el contrario, el enfoque de la Highly Optimized Tolerance (Tolerancia Altamente Optimizada), propuesto por Carlson y Doyle (Carlson & Doyle, 1999, 2002), caracteriza los sistemas complejos como conjuntos de elementos heterogéneos organizados en estructuras jerárquicas que constituyen organizaciones robustas frente a las turbulencias esperadas, pero frágiles frente a las inesperadas.

A continuación, ofrecemos un breve resumen de las principales formas alternativas de definir y medir la complejidad (cfr. Mitchell, 2009):

- Como ‘entropía de Shannon’, o la cantidad media de información (o ‘sorpresa para el receptor’) que lleva un mensaje. Un mensaje compuesto únicamente por la letra A tiene una entropía nula; un mensaje compuesto por letras aleatorias tiene una entropía máxima. En biología, el problema es cómo describir un organismo en forma de mensaje. Incluso los reduccionistas extremos estarían de acuerdo en que las cadenas de información genética no son una descripción completa y suficiente del organismo. Incluso si lo fueran, una mayor entropía de Shannon no significaría necesariamente una mayor complejidad genómica: un genoma no funcional y totalmente aleatorio es formalmente más complejo que uno funcional e internamente ordenado. El número de genes de un organismo es igualmente poco significativo para medir la complejidad. La planta de mostaza *Arabidopsis* tiene aproximadamente el mismo número de genes que los humanos.
- Como contenido de ‘información algorítmica’, o el programa informático más corto que podría generar la descripción de un objeto. Una cadena de n veces la letra A puede resumirse en 'imprimir A, n veces'; mientras que una cadena aleatoria de todas las letras del alfabeto no tiene una descripción comprimida. El problema es que, según esta propuesta, cuanto más aleatorio es un objeto, más complejo resulta. Para evitar este escollo, sólo se considera la ‘complejidad efectiva’, o las regularidades dentro de la cadena.

Tanto las cadenas muy ordenadas como las aleatorias carecen de regularidades, por lo que su ‘complejidad efectiva’ es baja. Los genes podrían ser un ejemplo de regularidades entre el ‘ADN basura’ dentro del genoma.

- Como ‘profundidad lógica’ de un objeto, o la dificultad de construir un objeto, por ejemplo, un genotipo viable. Una vez que el objeto se traduce en una secuencia de 0 y 1, su profundidad lógica es el número de pasos que necesitaría la máquina de Turing más corta para reproducir la cadena. Aunque teóricamente interesante, esta definición tiene poca aplicación práctica, ya que sería complicado escribir, por ejemplo, la cadena booleana de un fenotipo, y describir la correspondiente máquina de Turing.
- Como ‘profundidad termodinámica’, o cantidad de recursos termodinámicos e informativos que requiere el proceso de construcción física del objeto. En el caso un organismo, esto conllevaría, en un enfoque evolutivo, describir todos los acontecimientos históricos que han llevado a su aparición; alternativamente, en un enfoque de desarrollo, contabilizar todos los acontecimientos de desarrollo necesarios para construir el organismo. En ambos enfoques, un ser humano tiene una profundidad termodinámica mucho mayor que una ameba. Las dificultades para identificar y definir todos esos acontecimientos, sin embargo, limitan la utilidad de este método para la descripción de los cambios de complejidad tras un fenómeno evolutivo. Está claro que, más allá de los casos más simples (por ejemplo, un sólido geométrico), es imposible calcular la ‘profundidad termodinámica’ de cualquier entidad biológica real (por ejemplo, un virus).
- Como ‘complejidad estadística’, o la cantidad mínima de información sobre el comportamiento pasado de un sistema para predecir su comportamiento estadístico futuro. Al contrario que la entropía de Shannon, una cadena de letras al azar tiene una baja ‘complejidad estadística’, ya que su descripción se resume en una simple regla: elegir una letra al azar. Tanto los objetos muy ordenados como los muy desordenados tienen una complejidad baja, coherentemente con lo que sugiere el sentido común (Fig. 1). La traducción del objeto en un algoritmo no es una tarea trivial, por lo que la complejidad estadística es un concepto teórico interesante, pero de difícil aplicación en el ámbito de la biología.

Cadena alfabética	Descripción más compacta	Complejidad estadística
HBFTHCINDLARTOP	15 letras casuales	} baja
AAAAAAAAAAAAAAAA	13 veces la letra A	
ABDHP	1) La primera letra de la cadena es A 2) La letra n+1 de la cadena es la letra cuya posición en el alfabeto es n posiciones después de la posición de la letra n 3) La última letra de la cadena es P	} alta

Fig. 1 – ‘Complejidad estadística’ de diferentes cadenas alfabéticas. Las descripciones más cortas de cadenas completamente aleatorias y completamente ordenadas muestran una complejidad baja, mientras que las cadenas construidas siguiendo alguna regla tienen una complejidad mayor.

- Como ‘dimensión fractal’. Los fractales son objetos geométricos de características peculiares; en particular, presentan una organización a diferentes escalas y propiedades de similitud entre escalas. Para ilustrar esto, consideremos el copo de nieve ideal de la Fig. 2: su forma tiene un patrón que se repite también a escalas más pequeñas. Para construirlo, se empieza con un triángulo; luego se construyen, en medio de cada uno de sus lados, tres triángulos con tamaños de lado iguales a 1/3 del original; luego se construyen triángulos similares en los lados de estos tres triángulos; y así indefinidamente.

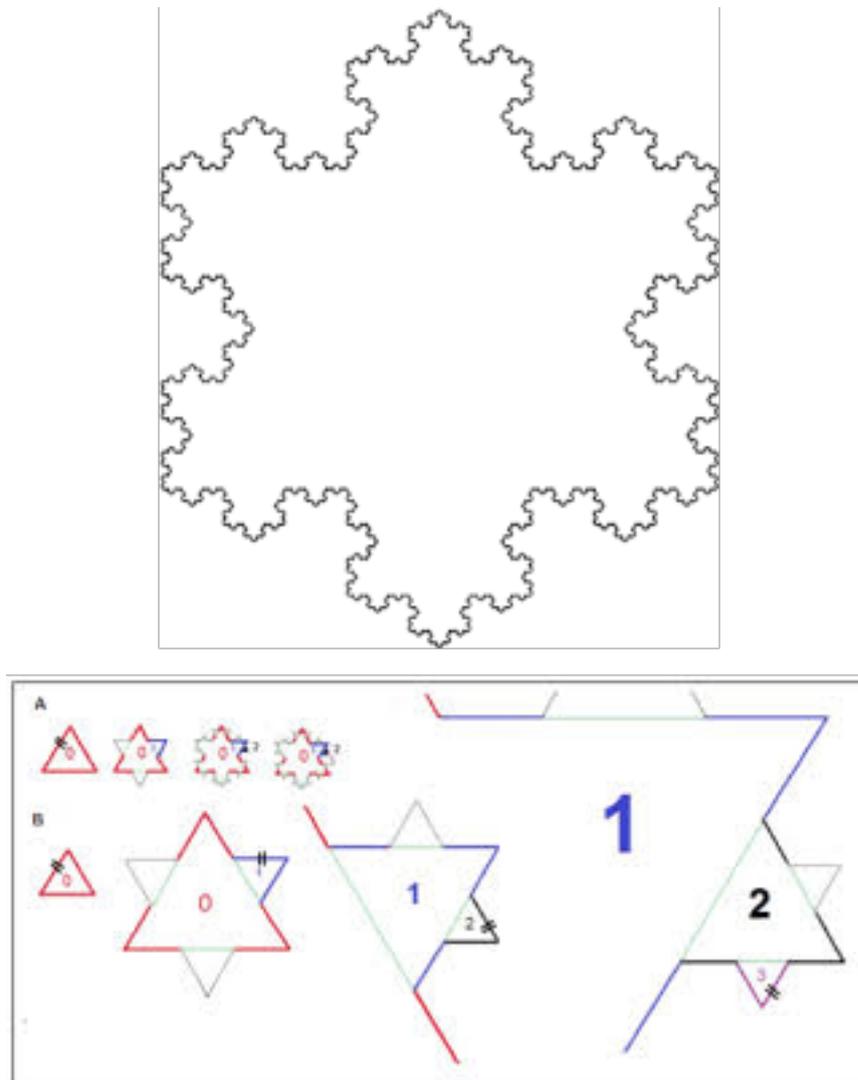


Fig. 2 - Estructura fractal de un copo de nieve ideal. La dimensión de un fractal se define según la siguiente regla: ‘Crear una estructura geométrica a partir de un objeto original dividiendo repetidamente la longitud de sus lados por un número x . Entonces cada nivel está formado por copias de $x^{\text{dimensión}}$ del nivel anterior.’³

Aplicando la regla al ejemplo del copo de nieve, se tiene $x=3$ (se divide la línea de nivel anterior en 3 partes), y se obtienen 4 nuevas estructuras (las nuevas líneas de nivel). La

³ Esta definición es coherente con la idea de sentido común de ‘dimensión’. Si se divide una línea por x para obtener sublíneas iguales, se obtienen x de ellas: la dimensión de una línea es, pues, $x=1$. Si dividimos un cuadrado por x para obtener subcuadrados iguales, obtenemos x^2 de ellos: por ejemplo, si $x=2$, obtenemos 4 de ellos. La dimensión del cuadrado es, pues, $x=2$. Con un cubo, se obtiene una dimensión $x=3$.

dimensión es, pues, 1,26, dado que $3^{1,26}=4$. Las dimensiones fractales no son números enteros, y miden el interés de los detalles que se descubren al observar el objeto a mayor escala. Un círculo, por ejemplo, muestra la misma información sin importar la escala, por lo que tiene una dimensión fractal baja.

La dimensión fractal capta la complejidad geométrica de una estructura; sin embargo, se puede considerar que la complejidad de un organismo depende no sólo de su forma, sino también de su función, y esto es algo que la dimensión fractal no puede tener en cuenta.

- Como ‘grado de jerarquía’. (Simon, 1962) define un sistema complejo como un conjunto de partes que interactúan entre sí de forma no lineal, que dan lugar a regiones caóticas en el espacio de fases, y cuyo comportamiento no es reducible al de la simple suma de sus partes véase también (Callebaut W. & Rasskin-Gutman E., 2005, p. ix-xiii). Estos sistemas tienen dos características distintivas.
 - o Sus partes están organizadas jerárquicamente, hasta llegar a algún subsistema elemental. Por ejemplo, los organismos se organizan en órganos, los órganos en tejidos, los tejidos en células, las células en partes de la célula como el núcleo, la membrana, etc.
 - o Las interacciones *entre* las partes son de varios órdenes de magnitud inferiores a las interacciones *dentro* de las partes. Por ejemplo, si consideramos el nivel jerárquico de las células, el metabolismo *dentro de una célula* consta de muchas más interacciones entre los componentes moleculares que el número de interacciones existentes *entre las células*. Por tanto, el sistema es ‘casi descomponible’: el comportamiento a corto plazo de cada subsistema es aproximadamente independiente del comportamiento de los demás subsistemas; aunque, a largo plazo, depende del comportamiento agregado de ellos. Esto conlleva que la dinámica de alta frecuencia del sistema (vinculada a la estructura interna de los subsistemas) esté disociada de la dinámica de baja frecuencia (vinculada a las interacciones entre los subsistemas).

Simon afirma que los sistemas biológicos suelen ser jerárquicos, ya que sus estructuras en forma de ‘bloques de construcción’ aceleran la evolución de rasgos independientes. La selección juzga al organismo en su conjunto y no a cada uno sus rasgos, ya que la mejora de un rasgo podría empeorar el rendimiento de otros. Sin embargo, esta eventualidad es poco

probable gracias a la modularidad, que permite la mejora de cada rasgo de forma independiente (Simon & Ando, 1961).

McShea (2001) sugiere una forma operativa de medir la jerarquía en los organismos biológicos basada en la idea de ‘nivel de anidamiento’ de las entidades de nivel inferior dentro de los individuos de nivel superior. Su propuesta de medición incluye dos componentes:

- o Anidamiento. Se refiere a la inclusión física: las entidades de nivel superior están compuestas por entidades de nivel inferior, que a su vez están dispuestas espacialmente e interactúan de alguna manera específica. Las entidades de nivel inferior deben ser homólogas a algún organismo (existente o extinto) en estado de vida libre (es decir, no como parte de una entidad mayor). McShea sugiere varios niveles de anidación:
 - Nivel 1: células procariotas (por ejemplo, bacterias). No hay un nivel inferior al de las células, porque no encontramos sus componentes (proteínas, etc.) como organismos independientes;
 - Nivel 2: células eucariotas, como agregados de las procariotas;
 - Nivel 3: organismos multicelulares, como agregados de células eucariotas;
 - Nivel 4: individuos coloniales, como agregados de células (por ejemplo, biofilms) o de organismos multicelulares (por ejemplo, colonias de insectos).
- o Individuación. Se refiere al requisito de que la entidad de nivel superior se identifique como un nuevo conjunto, es decir, como un individuo. Aunque es difícil hacer una lista de tales requisitos sin recurrir a conceptos funcionales, McShea (2001) sugiere tres criterios: conexión de las entidades de nivel inferior entre sí; diferenciación de las entidades de nivel inferior en distintos tipos; presencia de partes de nivel intermedio más grandes que las entidades de nivel inferior.

Podemos sacar algunas conclusiones de este breve resumen de definiciones. En primer lugar, la complejidad no puede reducirse a una medida escalar y, tal y como ha enfatizado McShea “es difícil imaginar cómo podría concebirse una noción útil de complejidad global” (1996, p. 480). Significativamente, esto casa muy bien con la etimología del término. Complejo viene del latín *cum-plexus*, e indica la estructura del tejido, cuyas fibras están estrechamente entrelazadas y no pueden simplificarse sin destruirlo. En cambio, algo complicado (del latín *cum-plicum*) tiene pliegues o arrugas (*plicum*) que pueden simplificarse (*sine-plicum*) mediante

un proceso de ex-plicación, o desenrollado (ex-plicare) que las elimine (Fig. 3). La complejidad es un fenómeno holístico en el que intervienen varias estructuras y procesos que interactúan a la vez, y es quizá el funcionamiento en serie de nuestro entendimiento lo que hace que sea difícil de captar, al tiempo que genera la necesidad frustrada de una reducción imposible de obtener.

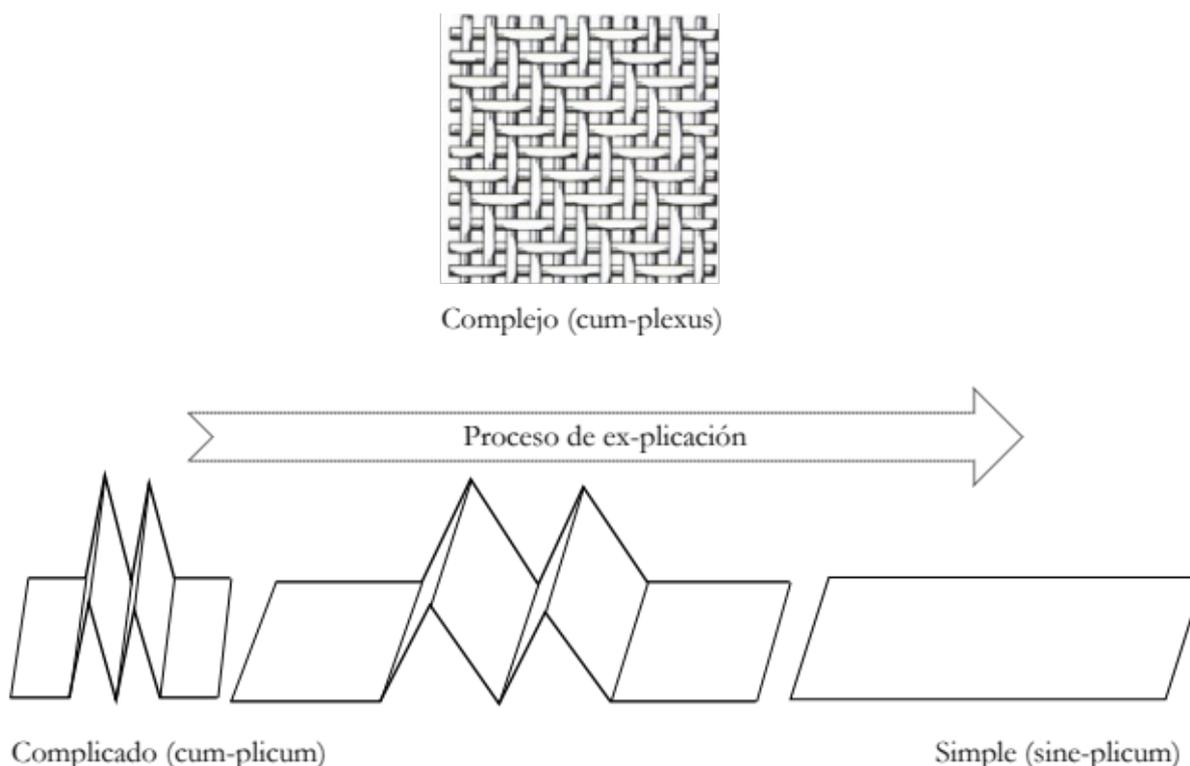


Fig. 3 - Diferencia entre estructuras complejas (irreducibles) y complicadas (explicables).

En segundo lugar, esta breve lista de definiciones revela que la complejidad de una entidad puede abordarse desde varios puntos de vista, dependiendo de si el enfoque se centra en lo complejo que resulta construir la entidad (como en las definiciones 3. ‘profundidad lógica’ y 4. ‘profundidad termodinámica’), en describir su estructura (como en las definiciones y 2. ‘información algorítmica’, 6. ‘dimensión fractal’ y 7. ‘grado de jerarquía’), o en describir su relación con el mundo exterior (como en las definiciones 1. ‘entropía de Shannon’ y 5. ‘complejidad estadística’). Estas tres cuestiones se corresponden en biología con las preguntas sobre cómo surge un organismo (la principal cuestión evolutiva), sobre por qué presenta determinados rasgos (la cuestión estructuralista básica) y sobre por qué realiza determinadas

funciones (la típica cuestión adaptativa). Por supuesto, las tres cuestiones se entrelazan a través de las fuerzas, los procesos y los mecanismos que vinculan la forma, la función y la evolución: un organismo evoluciona hacia otro diferente porque sus formas y funciones cambian generación tras generación.

En lo que queda del artículo, proponemos una forma de analizar la complejidad biológica como suma de complejidad estructural (o morfológica) y funcional, abstrayendo de las causas que han dado lugar a esas formas y funciones. Como hemos señalado en la Introducción, es útil mantener separadas la morfología y la función: un sistema puede estar organizado para realizar una función muy compleja incluso con una estructura simple. Y, complementariamente, un sistema morfológicamente complejo puede tener una función muy simple o incluso carecer por completo de funcionalidad (McShea, 1991, p. 305). Distinguir entre forma y función ayuda a evitar la trampa de buscar una definición unidimensional y escalar de la complejidad ligada a la fitness de un rasgo.

Cabe señalar que no proponemos aquí ninguna forma absoluta de medir las complejidades morfológicas y funcionales, sino que simplemente sugerimos un modelo para seguir sus cambios en los organismos que muestre cómo los fenómenos evolutivos pueden describirse como cambios de complejidad tanto en la forma como en la función, sin necesidad de comprometerse a priori con las causas que han determinado el cambio.

3. Arquitectura del organismo y complejidad biológica

En nuestra discusión, proponemos considerar la evolución de la complejidad biológica en términos de cambios en la *arquitectura* de un organismo. La idea de comparar seres vivos y artefactos por sus arquitecturas no es nueva (Davies, 2016). Utilizamos el término ‘arquitectura’ en lugar de ‘organización’ porque implica la idea de un conjunto de entidades interconectadas en una estructura compleja, mientras que ‘organización’ solo se refiere a la disposición de las mismas en un diseño que puede, o no, ser complejo⁴. Como subraya el Grupo de Arquitectura Biológica del prof. Davies de la Universidad de Edimburgo:

La arquitectura biológica incluye, pero va más allá de, la consideración de las estructuras físicas. Abarca las estructuras de los sistemas, de las redes, de las conexiones; implica estructuras en el tiempo y el espacio, y se ocupa de los principios

4 El Oxford English Dictionary define la organización como "la forma en que están dispuestos los elementos de un conjunto", y la arquitectura como "la estructura compleja o cuidadosamente diseñada de algo".

fundamentales de organización que separan el mundo vivo del no vivo. (Davies et al., 2017, Marzo 17)

En otras palabras, la arquitectura de un organismo puede definirse como la suma de sus formas y funciones.

Muchos fenómenos evolutivos pueden interpretarse como cambios cualitativos o cuantitativos en la morfología o en las funciones realizadas por un rasgo (Mayr, 1960): por lo tanto, en su arquitectura, tal y como se define aquí. Aquí vamos a centrarnos en los fenotipos morfológicos, pero los fenómenos relacionados con los fenotipos conductuales o fisiológicos también pueden explicarse si se acepta la hipótesis razonable de que el comportamiento y la fisiología deben implementarse en alguna estructura física y pueden interpretarse como un conjunto de funciones: por ejemplo, en fisiología, las funciones de las células, los tejidos y los órganos. La reducción del comportamiento a funciones y rasgos se apoya en el modelo de las ‘cuatro preguntas de Tinbergen (2010). El modelo, basado en las cuatro causas de Aristóteles, explica el comportamiento a través de dos pares de categorías complementarias: la perspectiva diacrónica frente a la sincrónica, y las preguntas de cómo frente a las de por qué. El desarrollo responde a la pregunta diacrónica/cómo (cómo llega a ser el individuo); los mecanismos responden a la pregunta sincrónica/cómo (cómo hacen los rasgos del individuo lo que hacen); la evolución responde a la pregunta diacrónica/por qué (por qué llegó a ser la especie); y, por último, la función responde a la pregunta sincrónica/por qué (por qué tiene la especie los rasgos que tiene). Las referencias a los cambios evolutivos en términos de forma y función son frecuentes en la literatura. Erwin (2015), por ejemplo, define los cambios en la morfología como novedad fenotípica y como innovación los cambios en las funciones, y subraya que son independientes: una novedad fenotípica no es necesariamente una innovación funcional, y una innovación no tiene por qué implicar una novedad (por ejemplo, una exaptación⁵ involucra un rasgo existente). Un ejemplo de cambio funcional sin cambios en la morfología se encuentra en la dieta de los proboscídeos (Erwin, 2015): la cantidad de hierba consumida (función) aumentó antes de la adquisición de dientes de corona alta resistentes a la abrasión de la hierba (morfología). Asimismo, McShea (2001) considera el citoesqueleto como una innovación funcional, pero no como un cambio morfológico relevante.

La dicotomía forma-función ya estaba en la base del debate Cuvier-Geoffroy en 1830⁶ (Appel, 1987; Asma, 1996), y refleja el choque funcionalismo/estructuralismo: mientras que el

5 Una exaptación es un rasgo que contribuye a la *fitness* del organismo sin haber sido seleccionado gracias a esa contribución.

primero considera que la función es anterior a la forma que la sustenta (a través de la pregunta fundamental: ¿cuál es la función de esta forma?), el segundo cree que la forma debe explicarse independientemente de su función (por ejemplo, debido a limitaciones y restricciones geométricas, físicas o de desarrollo). Las homologías, por ejemplo, son explicadas por el funcionalismo como resultado de la misma presión selectiva, mientras que para el estructuralismo están vinculadas a una realidad más profunda que la adaptación (Amundson, 2001).

A pesar de esta presencia histórica y actual de la dicotomía forma/función en la biología, no hay un consenso extendido acerca de qué terminología utilizar al referirnos a ella (Brigandt & Love, 2012). Erwin (2015), como hemos visto, utiliza el término ‘novedad’ cuando se refiere a la morfología, e ‘innovación’ cuando habla de funciones. También Müller (1990, 2007) se refiere a nuevos elementos estructurales (por tanto, a la morfología) como ‘novedades’. Una ‘novedad’ no debe ser homóloga de ninguna estructura ancestral ni de ninguna otra estructura del mismo organismo (Müller & Wagner, 1991; véase también Moczek, 2008). McShea (2001), por el contrario, utiliza ‘novedad’ para la función e ‘innovación’ para la forma. Mayr (1960) define la novedad como una nueva estructura que permite una nueva función (mezclando así forma y función). Otros autores (Banzhaf et al., 2016) utilizan indistintamente la novedad para la forma y la función, aunque distinguiendo entre tres tipos de novedades según la extensión y el nivel jerárquico del cambio. Wagner (2014), en coherencia con su teoría de las redes genéticas, define la novedad como una parte del cuerpo que adquiere individualidad y cuasi independencia. En este artículo aplicamos el vocabulario de Erwin, aunque con una importante advertencia: Erwin considera que una nueva función mide el éxito reproductivo de una novedad a través de su contribución a la fitness, y que la distinción entre forma y función refleja la distinción entre origen y difusión de las invenciones evolutivas (Erwin, 2015). Creemos que esta visión reintroduce un vínculo entre las dos dimensiones independientes de la arquitectura biológica. Una novedad morfológica puede no tener ninguna función y aun así perpetuarse; o un rasgo morfológico existente puede adquirir repentinamente una nueva función. Del mismo modo, una nueva función puede surgir de una combinación novedosa de rasgos existentes y separados; o puede mantenerse incluso después de que su contribución a la fitness del organismo haya desaparecido.

6 Georges Cuvier y Étienne Geoffroy Saint-Hilaire debatieron en la Academia Francesa de Ciencias durante casi dos meses en 1830 sobre la estructura animal: Cuvier afirmaba que estaba conformada por las necesidades del animal, mientras que Geoffroy creía que la estructura de cualquier animal podía interpretarse como una versión modificada de un mismo plan unificado.

Para perfilar mejor nuestro concepto de complejidad como suma de forma y función, describimos a continuación cada uno de estos dos elementos constitutivos.

3.1. Forma (morfología)

El análisis de McShea (2001) de la complejidad biológica se centra únicamente en su aspecto morfológico, que se compone de dos elementos: uno jerárquico, o ‘vertical’, y otro ‘horizontal’. La complejidad funcional queda fuera del alcance de su definición. Su enfoque proporciona una forma de medir la complejidad mientras se suspenden los juicios sobre la función:

Nuestra ignorancia de la función en biología es profunda, y el intento de separar lo funcional de lo ‘aleatorio’ se vería frecuentemente frustrado. No sabemos, por ejemplo, si la colocación del corazón humano a la izquierda o el número de dedos de la mano son funcionalmente significativos. (McShea, 1996, p. 481)

Así, llega a sugerir, por ejemplo, que “el citoesqueleto [...] puede haber representado una innovación clave en términos funcionales, pero en términos estructurales-jerárquicos constituyó sólo un elemento entre muchos en la elaboración del huésped” (McShea, 1996, p. 412).

La indiferencia hacia la función es una virtud, ya que es imposible entender el vínculo entre la complejidad y cualquier tipo de funcionalidad (incluida la fitness) si el concepto de complejidad lleva incorporada la función: preguntas como ‘¿son los organismos con más tipos de partes más funcionales, más favorecidos, más aptos?’ sólo tienen sentido con nociones no superpuestas de complejidad y función (McShea & Brandon, 2010, p. 50-51). La distinción entre morfología y función es especialmente relevante cuando se analizan los cambios fenotípicos (Erwin, 2015).

Hemos analizado la complejidad vertical, o niveles de anidamiento, en la sección anterior. El segundo aspecto de la complejidad morfológica es la ‘complejidad horizontal’ (McShea & Brandon, 2010), o el número de partes diferentes de un organismo, también denominado ‘varianza interna’ (McShea, 2005). Al igual que ocurre con la complejidad ‘vertical’, las partes se consideran independientemente de su capacidad para hacer algo: incluso las que no tienen (aparentemente) función cuentan. La pregunta a la que hay que responder es ‘¿cuántas?’, y no ‘¿para qué?’. Según este enfoque, un ser humano con apéndice es más complejo que uno sin ella. La complejidad como número de tipos de partes es relativa al nivel. Un pez, por ejemplo,

tiene 120 tipos de partes a nivel de células, 90 a nivel de tejidos/órganos, un número enorme a nivel de moléculas y alrededor de una docena a nivel de átomos (McShea & Hordijk, 2013). De forma similar a McShea y Brandon, Kauffman (Kauffman, 1993, p. 74), en su modelo NK de entidades biológicas, define la complejidad en términos de cantidad, como el número N de elementos de un sistema complejo, por ejemplo, el número de genes. Bonner (1998) maneja un concepto similar al medir la complejidad por el número de tipos de células (lo que llama complejidad ‘interna’) y número de especies (lo que llama complejidad ‘externa’).

McShea (1996) no limita su análisis a los ‘objetos’ biológicos y la extiende a los procesos fisiológicos y de desarrollo, cuyos elementos (pasos metabólicos y acontecimientos morfogenéticos) tienen complejidad vertical (número de niveles en una cadena jerárquica casual) y horizontal (número de interacciones en un único nivel jerárquico). La doble clasificación ‘objeto/proceso’ y ‘vertical/horizontal’ genera cuatro sentidos diferentes en los que un sistema es complejo, cada uno de ellos medido de forma diferente (Tabla 2.3).

Tabla I

	Jerárquico (complejidad vertical)	No jerárquico (complejidad horizontal)
Objetos	<i>Complejidad jerárquica de los objetos</i> Número de niveles de anidamiento de las partes dentro de los conjuntos	<i>Complejidad de los objetos no jerárquicos</i> Número de partes en el mismo nivel jerárquico
Procesos	<i>Complejidad jerárquica de los procesos</i> Número de niveles en la cadena causal	<i>Complejidad de los procesos no jerárquicos</i> Número de interacciones en el mismo nivel jerárquico

Tabla I. Cuatro sentidos de la complejidad y sus posibles métricas (basadas en McShea, 1996).

3.2. Función

Las funciones biológicas están vinculadas a rasgos fenotípicos (que realizan la función) y se suele asumir que poseen una dimensión teleológica (cuál es el fin de la función para el organismo) y otra normativa (cuál es el funcionamiento correcto para alcanzar ese fin). El carácter teleológico permite distinguir entre funciones relevantes y accidentales, mientras que el normativo tiene que ver con la adecuación de la contribución de las funciones al sistema. El concepto de función biológica es polisémico y, al igual que en su uso para los artefactos y las máquinas y sus partes, puede tener tres posibles significados, que deben ser distinguidos y expresados por tres términos diferentes (Canfield, 1990):

- Como función de todo el artefacto, o función como operación adecuada. Por ejemplo, la función de un coche es desplazarse de un punto a otro; la función de un animal es vivir. Las consideraciones de normatividad se refieren a este sentido de la función, ya que subrayan el funcionamiento correcto del artefacto para que cumpla su fin.
- Como función de una pieza, o función en sentido estricto. Por ejemplo, la función del sistema de refrigeración de un coche es mantener la temperatura del motor por debajo de cierta temperatura; la función del sistema digestivo de un animal es proporcionar energía, suministrar nutrientes, eliminar residuos, etc.
- Como función de su función, o función como utilización. Por ejemplo, la utilización de un coche puede ser para correr una carrera o para transportar personas. Un ejemplo biológico es el microorganismo que pudre una manzana y hace que al mismo tiempo parezca repelente: ¿cuál es la función de hacerla así? Porque ningún otro organismo se ve así inducido a comer la manzana. Las consideraciones teleológicas se refieren a este sentido de la función.

Para tratar estas cuestiones, hay varias maneras de considerar las funciones en biología: el enfoque evolutivo-etiológico tradicional, el enfoque sistémico-disposicional y el más reciente enfoque organizacional. El enfoque evolutivo-etiológico (etiología se refiere a la historia causal) es básicamente una interpretación adaptacionista, según la cual (1) la función de un rasgo es su contribución a la capacidad del organismo para sobrevivir y reproducirse y (2) esta capacidad explica causalmente la aparición y el mantenimiento del rasgo en una población mediante un proceso histórico de selección (Godfrey-Smith, 1994). En esta perspectiva, la función y el rasgo (morfología) están interrelacionados en una estructura jerárquica, en la que la primera es ontológicamente anterior al rasgo que la realiza (como es de esperar de una visión

funcionalista cual es el adaptacionismo): por tanto, entra en la categoría de ‘complejidad de proceso jerárquico’ de la clasificación de McShea (Tabla 1). Una de las principales debilidades del enfoque etiológico es su epifenomenalismo: al explicar las funciones a través de su historia (adaptativa) pasada, no proporciona información sobre la función actual (el fenómeno) en sí misma (Christensen & Bickhard, 2002). Por otro lado, proporciona una respuesta a la cuestión teleológica y normativa: el telos de un rasgo funcional es su contribución a la existencia del individuo, y esta rasgo estaría funcionando “bien” o “mal” en la medida en que cumpla con aquello para lo que fue seleccionado. Así, el aspecto normativo de este relato está profundamente vinculado a una visión adaptacionista.

El enfoque disposicional, en cambio, no recurre a ninguna ventaja selectiva para justificar la existencia de la función de un rasgo, y se limita a proporcionar algunos criterios para identificar una función. Hay varias versiones de este punto de vista. En el ‘enfoque sistémico’ (Craver, 2001), por ejemplo, el criterio es la capacidad de un proceso para contribuir a alguna capacidad de nivel superior del sistema: que dicha capacidad sea o no útil para el sistema es irrelevante para la identificación de la función. Este punto de vista es criticado, entre otras razones, por ser incapaz de distinguir los efectos disfuncionales o irrelevantes: al evitar la dimensión teleológica en la definición de las funciones, el enfoque sistémico es incapaz de fundamentar su dimensión normativa (Mossio et al., 2009).

Recientemente se ha propuesto una tercera perspectiva: el enfoque organizacional de las funciones (Mossio et al., 2009). Basado en la consideración de los organismos como sistemas complejos que se mantienen a sí mismos, este enfoque justifica la existencia de una función en base a sus contribuciones al auto-mantenimiento del sistema, y fundamenta su normatividad en la eficacia real de dicha contribución. Según estos autores, este enfoque resuelve tanto la cuestión teleológica (por qué existe una función en un sistema) como la cuestión de la normatividad (cómo contribuye una función al sistema) de las funciones, y también permite distinguir entre funciones reales y contribuciones útiles o simples efectos secundarios.

Aún cuando reconocemos que los enfoques teleológicos de la función biológica –el evolutivo-etiológico y el organizacional– tienen una mayor capacidad explicativa y ofrecen herramientas teóricas para el proyecto de la naturalización de las metas y normas biológicas, en este trabajo y en el modelo que propondremos vamos a partir de una noción muy mínima de función biológica, que podría encajar probablemente en el enfoque disposicional. La razón para esto es que, como hemos adelantado, no nos interesan aquí las relaciones causales que vinculan las funciones y las formas. De hecho, la incapacidad de fundamentar la dimensión

teleológica de la función no supone una limitación en un modelo como el que proponemos, pues la existencia de una función y su relevancia respecto a la consecución de algún fin son dos pasos lógicos diferentes en nuestra propuesta. Este sentido mínimo de función, aunque de menor capacidad explicativa, no solamente es menos comprometido metafísicamente, sino que también puede aplicarse a un mayor número de casos. Baldwin ya señaló que, en la evolución temprana de un rasgo, la estructura y la función sólo están parcialmente correlacionadas (Crispo, 2007). Los rasgos y las funciones pueden surgir en una población por varias razones que a veces no tienen nada que ver con su contribución a la supervivencia y la reproducción. Por ejemplo, los cambios fenotípicos pueden surgir "a través de las alteraciones de los mecanismos de desarrollo (las interacciones físicas entre genes, células y tejidos), sean o no adaptativos" (Müller, 2007, p. 946). Las fuerzas selectivas determinarán su fijación o desaparición, o su permanencia en la población como un carácter residual a la espera de ser aprovechado en cuanto el entorno lo permita. Una función puede contribuir a la supervivencia y la reproducción, pero esta observación empírica no puede fundamentar la identificación de ninguna función biológica, sino sólo de las adaptativas. Una crítica similar podría formularse contra el enfoque organizativo. Como sugieren McShea y Venit "[...] la funcionalidad y la condición de parte son nociones independientes" y "[...] un órgano esencial puede ser una parte, pero las estructuras no funcionales, o incluso las deletéreas, también pueden ser partes" (McShea & Venit, 2001). Además, la identificación de funciones adaptativas no explica su existencia en función de su contribución a la supervivencia y la reproducción. Si dos especies desarrollaran formas alternativas de realizar la misma función, y la supervivencia de una sobre la otra estuviera determinada puramente por el azar, la adaptación por selección no sería una explicación de la existencia del rasgo (Cain, 1989). El 'por qué' de un rasgo puede explicar su mantenimiento, pero no su existencia en primer lugar. El adaptacionismo ha invadido tan profundamente la biología que todas las áreas de investigación están atrapadas en su paradigma: fitness y función son sólo dos ejemplos. Si no se depuran primero estos conceptos, cualquier propuesta alternativa para explicar la aparición de los rasgos está condenada al fracaso.

Por lo tanto, la elección de la interpretación mínima disposicional de la función es instrumental para su uso en nuestro modelo. No supone una defensa ontológica de este enfoque, sino sólo una aclaración semántica y un uso pragmático.

4. Un modelo para clasificar los cambios evolutivos

Una vez definido cualquier fenómeno evolutivo como un cambio de arquitectura, podemos mapearlo y seguirlo en un espacio bidimensional como el de la Figura 7, cuyos detalles se explican en esta sección.

4.1. Eje de la morfología

Los elementos del eje de la morfología se inspiran en la clasificación de Müller: la forma puede definirse operativamente centrándose en los constituyentes de los cambios fenotípicos, cuales ‘la generación de nuevos elementos estructurales (novedades), el establecimiento de unidades de construcción estandarizadas (modularidad, homología), la disposición de tales unidades en combinaciones (“planes corporales”) (Müller, 2008, p.19). El análisis de un organismo como suma de elementos siempre conlleva un cierto sesgo en la fragmentación del todo en partes; sin embargo, puede justificarse por el reconocimiento general de que “la evolución procede en forma de mosaico, modificando algunos caracteres pero no otros en un determinado linaje” (Schlosser, 2005, p. 143). McShea y Venit (2001) sugieren un método para identificar tales partes, comprobando si el objeto está (i) encerrado en una región definible y (ii) es diferente en composición de su entorno. La Tabla 2 enumera las partes de las que se compone el invertebrado marino *C. Elegans*, identificadas aplicando este criterio.

Tabla 2

<i>Cinctipora elegans</i>		
candidate part name	status (larger part)	reasons for classification
annular muscle	part	enclosed, contiguous, different comp.
anus	nonpart	empty space
atrial sphincter muscle	part	enclosed, contiguous, different comp.
attachment ligaments	nonpart* (attachment organ)	enclosed, contiguous, not different comp.
attachment organ	part	enclosed, contiguous, different comp.
cardia	nonpart* (digestive tract)	enclosed, contiguous, not different comp.
caecum	nonpart* (digestive tract)	enclosed, contiguous, not different comp.
communication pore	nonpart	empty space
digestive tract (excluding pharynx)	part	enclosed, contiguous, different comp.
epidermis	part	enclosed, contiguous, different comp.
funiculus	part	enclosed, contiguous, different comp.
laminar skeletal layer	nonpart* (skeleton)	outer structure, contiguous, not different comp.
lophophore	part	outer structure, contiguous, different comp.
loph. retractor muscle	part	enclosed, contiguous, different comp.
membranous sac	part	enclosed, contiguous, different comp.
mouth	nonpart	empty space
orifice	nonpart	empty space
peristome	nonpart* (skeleton)	outer structure, contiguous, not different comp.
pharynx	part	enclosed, contiguous, different comp.
pylorus	nonpart* (digestive tract)	enclosed, contiguous, not different comp.
rectum	nonpart* (digestive tract)	enclosed, contiguous, not different comp.
skeleton	part	outer structure, contiguous, different comp.
tentacle	nonpart* (lophophore)	outer structure, contiguous, not different comp.
tentacle sheath	nonpart* (lophophore)	outer structure, contiguous, not different comp.
transparent skeletal layer	nonpart* (skeleton)	outer structure, contiguous, not different comp.
vestibular wall	nonpart* (lophophore)	outer structure, contiguous, different comp.

Tabla 2. Partes de *C. elegans* (McShea & Venit, 2001)

Un cambio arquitectónico puede, con respecto a la morfología:

1. Dejar los rasgos existentes sin afectar, conllevando únicamente cambios cuantitativos (por ejemplo, el tamaño), cualitativos (por ejemplo, el color) o relacionales entre ellos (Figura 4). Este es, con diferencia, el tipo de cambio más común: “[...] gran parte de la evolución fenotípica consiste en cambios de formas y proporciones” (Müller, 2008, p. 8). Un rasgo (o carácter) es una estructura física que constituye el organismo (por ejemplo, un ojo), un proceso (como los ciclos metabólicos) o un comportamiento, y es diferente de los atributos del rasgo (por ejemplo, la forma o el color del ojo), que lo describen o miden (Colless, 1985);
2. Implicar un nuevo rasgo (Figura 5a): una novedad, en nuestro sentido del término (Erwin, 2015);
3. Crear un nuevo módulo (Figura 5b): una configuración de rasgos que forman una unidad de construcción estándar, a su vez parte de un sistema y cuyos elementos constituyentes tienen vínculos entre sí más fuertes que los que tienen con otras partes del sistema (Rasskin-Gutman D, 2005). Los módulos son unidades en el desarrollo de un organismo (Wagner & Altenberg, 1996);
4. Requerir un nuevo plan corporal (Figura 5c): una nueva configuración de los módulos, “compartida por un grupo de animales filogenéticamente relacionados en algún momento de su desarrollo” (Willmore, 2012, p.219). La idea de plan corporal está asociada al concepto de *phyla* (Valentine, 2004). Dado que sólo hay unos 35 *phyla* (existen desacuerdos sobre el número exacto) como los cordados, los equinodermos, los moluscos, etc., los cambios en el plan corporal son cambios macro-evolutivos⁷ importantes.

Se puede considerar que los cambios evolutivos que afectan a los módulos y a los planes corporales son acontecimientos de macro-evolución, ya que estos conceptos morfológicos están vinculados al nivel de diferenciación de las especies; y que los cambios en los rasgos son acontecimientos de micro-evolución, o de puesta a punto. Esto se ilustra con los rectángulos rojo y azul de la Figura 7.

⁷ Los patrones y procesos relativos al nacimiento, la muerte y la persistencia de las especies” (Lieberman & Eldredge, 2014).

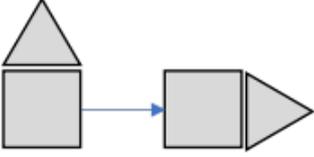
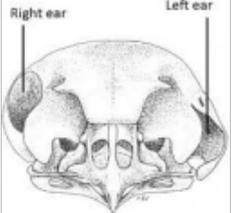
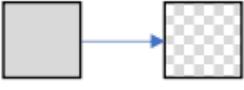
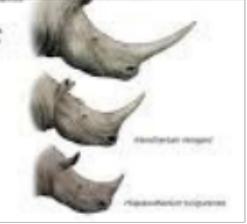
 <p>relacional</p>	 <p>Pérdida de simetría vertical de las orejas de algunas especies de búhos, que permite detectar la altura desde el suelo de un sonido. (Konishi & Volman 1990, 1994).</p>
 <p>cualitativo</p>	 <p>El cambio de color de las alas de ejemplares de <i>Biston betularia</i> ligado a la nueva estrategia de mimetismo consecuente a cambios en el entorno (Cook & Saccheri 2013, Van't Hoff et al. 2016).</p>
 <p>cuantitativo</p>	 <p>Serie de especies de <i>elasmothere</i> que muestra un incremento de las dimensiones del cuerno a lo largo de la evolución (Janis 1982).</p>
<p>Tipo de cambio del rasgo</p>	<p>Ejemplos</p>

Fig. 4 - Tipos de cambio de rasgos actuales en los fenómenos evolutivos. Relacional: los rasgos individuales no modificados se relacionan entre sí de una manera nueva. Cualitativo: la morfología del rasgo no cambia, pero sí sus caracteres cualitativos. Cuantitativo: alguna característica medible del rasgo cambia su valor.

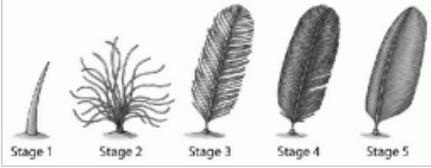
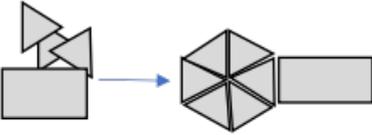
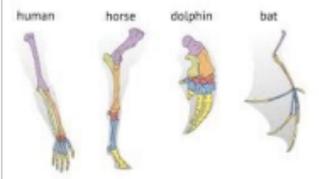
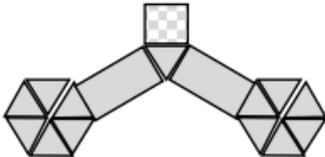
<p>(a) Novedad</p> 	 <p>Las plumas evolucionaron a partir de las escamas (Prum 1999).</p>
<p>(b) Modulo</p> 	 <p>La estructura del miembro pentadáctilo es un módulo homólogo en muchos vertebrados (Shubin & Alberch 1986).</p>
<p>(c) Body Plan</p> 	 <p>El caparazón de las tortugas es el resultado de los cambios detrás del body plan único de los quelonios (Burke 1989).</p>
Elemento morfológico	Ejemplos

Fig. 5 -Tipos de cambios morfológicos en los fenómenos evolutivos. (a) Un rasgo se modifica y se transforma en uno nuevo: una novedad. (b) Los rasgos (triángulos y rectángulos) se organizan en un módulo mediante vínculos entre ellos más fuertes que los vínculos con otras partes. (c) Los módulos se organizan en nuevos planes corporales.

4.2. Eje funcional

El eje funcional de nuestro modelo considera que un fenómeno evolutivo puede:

- I. Dejar una función existente sin afectar en el momento t^8 . Un cambio en el valor cualitativo de un rasgo (por ejemplo, el color de las alas de *B. betularia*) puede simplemente asegurar el mantenimiento de la función de mimetismo, sin introducir ninguna nueva. Lo mismo puede decirse de la redundancia causada por la duplicación de un órgano. Es una forma de ‘hacer lo mismo de la misma manera’. Una novedad también puede no tener ninguna

⁸ Especificamos ‘en el momento t ’ porque cualquier cambio, aunque inicialmente sea irrelevante desde el punto de vista funcional, podría llegar a ser funcionalmente relevante en una etapa posterior $t+1$ (por ejemplo, un órgano duplicado podría dar lugar más tarde a nuevas funciones). Este desarrollo posterior se considera un fenómeno evolutivo diferente en nuestro modelo.

función, ya que las estructuras no funcionales también pueden ser rasgos (McShea & Venit, 2001): la barbilla humana es un ejemplo. Clasificamos estos casos en esta categoría porque, de alguna manera, la falta de función se mantiene antes y después del cambio arquitectónico.

2. Mejorar de forma incremental alguna capacidad que ya posee el organismo. Podemos referirnos a esta situación como ‘hacer lo mismo de una manera nueva’. Las nuevas rutas metabólicas que permiten la explotación de nuevas fuentes de energía son un ejemplo de este tipo de mejoras.
3. Implicar una función completamente nueva: el lema es aquí 'hacer algo nuevo', como en el caso de la termorregulación que proporcionan las plumas o de la capacidad de volar.

4.3. Espacio forma-función

Ahora podemos aplicar nuestro modelo a algunos cambios evolutivos conocidos y situarlos en el espacio forma-función (Figura 7):

- El polimorfismo de la *B. betularia* no implica un cambio ni en la forma ni en la función: el color de las alas, ya sea blanco o negro, asegura el mimetismo contra los depredadores. Apenas podemos afirmar que se ha producido un cambio arquitectónico.
- Las exaptaciones representan un cambio de función, pero no de forma: la nueva función es realizada por un rasgo existente. Según la visión de la complejidad como tipos de partes (McShea, 1991, 1996), o números de partes (McShea & Brandon, 2010), una exaptación no representa, por tanto, un aumento de la complejidad. Según nuestra propuesta, en cambio, sí representa un cambio en la arquitectura.
- La evolución del citoesqueleto es otro ejemplo de innovación funcional basada en un rasgo fenotípico previamente existente (proteínas en este caso), sin cambio de forma (McShea, 2001), como ilustra el siguiente extracto:

*Aunque están contruidos a partir de proteínas homólogas, las funciones de los filamentos procarióticos y eucarióticos no son ampliamente homólogas. En los eucariotas, la segregación del ADN la realiza de forma ubicua el citoesqueleto basado en la tubulina, mientras que en la citocinesis interviene la actina-miosina. En cambio, la mayor parte de la citocinesis procariota se basa en el homólogo de la tubulina FtsZ, mientras que para la segregación del ADN pueden utilizarse proteínas similares a la actina, a la tubulina o a la WACA. Esto sugiere que *debe haber ocurrido un cambio en**

la función del citoesqueleto en los protoeucariotas (Wickstead & Gull, 2011, p. 520, cursiva nuestra).

- La evolución de las extremidades anteriores en los mamíferos a partir de un ancestro tetrápodo común representa un cambio de arquitectura basado en nuevas funciones y nuevos módulos. Veamos los etapas más destacadas de este evolución (Brandon, 2005):
 - El primer mamífero era un tetrápodo con extremidades anteriores y posteriores poco diferenciadas (funcionalmente y en cuanto a desarrollo).
 - El miembro anterior evolucionó hasta convertirse en aletas (ballenas), alas (murciélagos) y manos (humanos), aptas para la innovadora función de nadar, volar y manipular objetos.
 - El miembro anterior ha evolucionado como un nuevo módulo, sin cambiar el plan corporal completo, ya que las ballenas, los murciélagos y los humanos tienen sistemas circulatorios similares. La estructura modular está atestiguada también porque las extremidades anteriores han evolucionado independientemente de las posteriores (los murciélagos no tienen dos juegos de alas, ni los humanos dos juegos de brazos).
- La redundancia de funciones puede darse de dos formas, según se consiga:
 - mediante la duplicación de un órgano
 - sin la aparición de nuevas funciones (por ejemplo, dos riñones), y entonces representa un cambio en la morfología (básicamente un nuevo módulo, aunque podría afirmarse que también se modifica el plan corporal), sin innovación funcional.
 - con la aparición de una nueva función emergente. La estereopsis (visión estereoscópica posible gracias a la duplicación del ojo) mejora la función de la visión y modifica la morfología mediante un nuevo plan corporal. Lo mismo ocurre con la redundancia que representa el hecho de tener dos orejas simétricas, que apoya las nuevas funciones de identificar la direccionalidad de los sonidos y equilibrarse.
 - mediante la creación de formas alternativas de realizar la misma función o una función mejorada (por ejemplo, rutas metabólicas alternativas), y entonces supone una modificación de la forma (nuevo rasgo).

- La pérdida de simetría en la localización de las orejas de muchas especies de búhos permite identificar la elevación de los sonidos con respecto al nivel de los ojos: el volumen de los ruidos que se originan por debajo o por encima del nivel de los ojos es mayor en el oído derecho o izquierdo, respectivamente. La asimetría se alcanza de tres formas diferentes en distintas especies, lo que apunta a una aparición independiente del rasgo, debido a una importante ventaja adaptativa: localizar las presas en la oscuridad total (Konishi & Volman, 1990, 1994; Payne, 1971). Como en el caso de la estereopsis, se trata de una función nueva, pero ligada a una pérdida de simetría, aunque no de redundancia. Se trata claramente de una función mejorada, y no completamente nueva, ya que la capacidad de identificar la dirección horizontal de un sonido ya existía; y se apoya en el mismo rasgo.
- Los insectos y los dinosaurios han adquirido la capacidad de volar por caminos sustancialmente diferentes.
 - En los insectos, las alas aparecieron como mecanismos de termorregulación, y la transición a la función aerodinámica implicó sólo cambios isométricos en el tamaño del cuerpo, mientras que "los cambios en la forma del cuerpo no fueron un requisito previo para este importante cambio evolutivo en la función" (Kingsolver & Koehl, 1985, p. 488). Una función radicalmente nueva apareció sin ningún cambio relevante en los rasgos⁹.
 - En los dinosaurios, la capacidad de volar está vinculada a la aparición de las plumas como herramienta de termorregulación, y a su exaptación para cumplir una función aerodinámica. El fenómeno evolutivo fue más complejo que en el caso de los insectos, e implicó varios pasos intermedios que supusieron una profunda modificación de todo el plan corporal (Prum, 1999).
- El caparazón de las tortugas implica un nuevo plan corporal y una nueva función (Burke, 1989).
- Los rasgos no funcionales también tienen su lugar en el mapa: la barbilla humana es un rasgo nuevo sin función aparente.
- Algunos fenómenos evolutivos pueden implicar más de un cambio a la vez. La evolución de los dedos de los pies en los caballos implicó al mismo tiempo cambios cuantitativos en las medidas de los huesos de la extremidad y su reordenación en una nueva estructura

⁹ En las moscas de la fruta, las alas también sufrieron una exaptación secundaria, y su vibración se utiliza para producir un 'canto de cortejo' (Jablonka & Lamb, 2005, p. 321).

relacional, mientras que la función ya existente (la locomoción) mejoró incrementalmente para soportar un mayor estrés óseo vinculado al aumento de la masa corporal (McHorse et al., 2017).

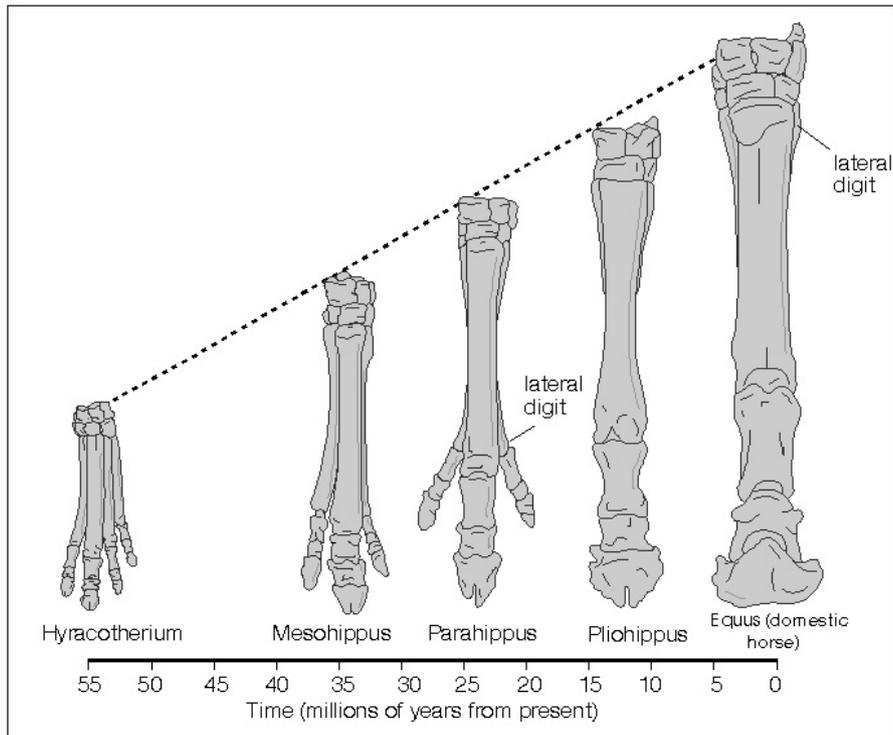


Fig. 6 - Evolución de los dedos del pie en los caballos como ejemplo de cambios cuantitativos y relacionales simultáneos en los rasgos morfológicos (McHorse et al., 2017).

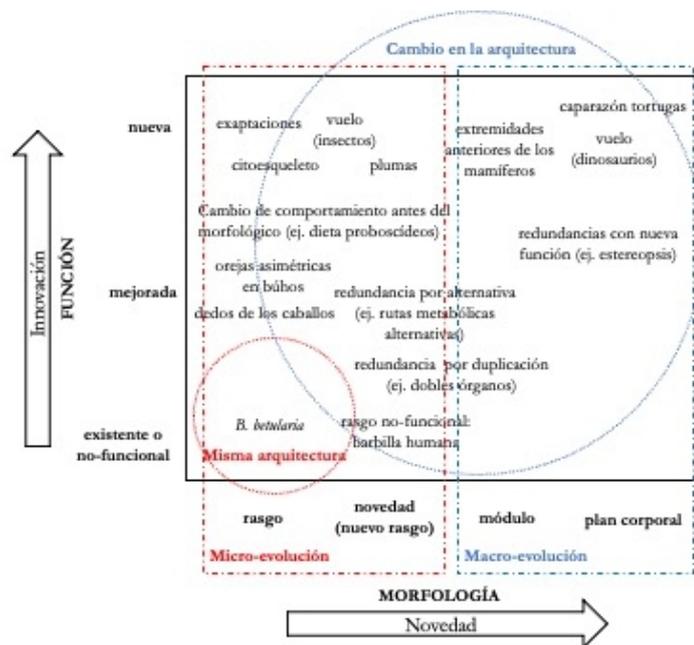


Fig. 7 - Fenómenos evolutivos en la arquitectura de los organismos. Los cambios a lo largo del eje morfológico son ‘novedades’ y los cambios a lo largo del eje funcional son ‘innovaciones’ (Erwin, 2015). Los cambios nulos o pequeños, tanto en la morfología como en la función, no afectan a la arquitectura (círculo rojo pequeño), y están relacionados principalmente con el ‘ajuste fino’ del organismo mediante la selección, sin especiación. Por otro lado, los cambios relevantes en cualquiera de las dos dimensiones implican cambios en la arquitectura (círculo azul grande), y podrían conllevar cambios macro-evolutivos y nuevas especies. Obsérvese que la clasificación de la micro- y la macro-evolución se basa únicamente en el eje morfológico, mientras que la clasificación arquitectónica implica ambos ejes: las dos clasificaciones no coinciden (por ejemplo, la micro-evolución podría implicar o no un cambio arquitectónico).

5. Conclusiones

Los conceptos de evolución y cambio evolutivo son a la vez laxos y polisémicos: se aplican a fenómenos muy diferentes y no siempre se definen con precisión. La aplicación extendida del paradigma neo-darwinista clásico, además, suele imponer un esquema funcionalista al análisis de los hechos evolutivos, en el cual las funciones juegan un papel lógicamente anterior a los rasgos y sus formas.

En este artículo proponemos, como etapa previa a la formulación de hipótesis sobre las causas del cambio, un modelo de espacio forma-función que pueda responder a preguntas como cuándo se da un cambio en los rasgos de una arquitectura biológica y de qué tipo son estos cambios. Un modelo de este tipo nos permite ver claramente cuándo se da un cambio en la forma o en la función y qué alcance evolutivo tiene. Esta descripción formal es agnóstica en cuanto al papel de la selección o de otras fuerzas, típicamente no selectivas. Esto distingue nuestra propuesta de otras clasificaciones encontradas en la literatura. Schlosser, por ejemplo, enumera varios cambios evolutivos que pueden alterar la morfología de un organismo afectando a algunos de sus módulos: (1) pérdida de un módulo; (2) cambio en el tiempo de desarrollo de un módulo con respecto a otros; (3) cambio en la localización de un módulo con respecto a otros; (4) redistribución de un módulo en contextos adicionales; (5) otros cambios de rasgos correlacionados (tamaño, forma,...) entre módulos (Schlosser, 2005, p. 143). Este tipo de clasificaciones mezclan los cambios morfológicos con sus causas, como ocurre con el punto (2), que puede ser causa de cualquiera de los otros puntos: por ejemplo, la heterocronía puede causar cambios de tamaño de un módulo con respecto a otros (punto 5). Estas mezclas de causas y efectos crean confusiones, y preferimos separar la clasificación de los cambios de las fuerzas evolutivas que hay detrás de ellos. Como en el caso de la heterocronía, las modificaciones podrían surgir de eventos que afectan al desarrollo (véase Linde-Medina & Newman 2014, fig. 1, para los cambios cualitativos/cuantitativos de los rasgos durante el desarrollo que pueden reflejarse en el fenotipo adulto).

Detrás de cada movimiento en nuestro espacio forma-función pueden actuar la selección natural u otros mecanismos no selectivos. Solo una vez definido con exactitud en qué consiste el cambio se pueden formular hipótesis sobre sus causas, y también para esta tarea resulta muy útil el modelo que proponemos, pues esta segunda etapa ‘dinámica’ del análisis conlleva la identificación de qué movimiento en el espacio forma-función cada fuerza evolutiva puede provocar.

6. Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado en el marco del proyecto de investigación NORMABioMed (PID2021-128835NB-I00), financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación del Gobierno de España. Agradecemos también los comentarios y sugerencias de los revisores anónimos de *Cuadernos Filosóficos*

7. Referencias

- Amundson, R. (2001). Adaptation and optimality. En Orzack S.H. & Sober E. (Eds.), *Adaptationism and Optimality* (pp. 303–334). Cambridge University Press.
- Appel, T. (1987). *The Cuvier-Geoffroy Debate: French Biology in the Decades before Darwin*. Oxford University Press.
- Asma, S. T. (1996). *Following form and function: A philosophical archaeology of life science*. Northwestern University Press.
- Banzhaf, W., Baumgaertner, B., Beslon, G., Doursat, R., Foster, J., McMullin, A., & White, L. (2016). Defining and simulating open-ended novelty: Requirements, guidelines, and challenges. *Theory in Biosciences*, 135(3), 131–161.
- Bonner, J.T. (1998). The origins of multicellularity. *Integr Biol*, 1, 27–36.
- Brandon, R.N. (2005). Evolutionary Modules: Conceptual Analyses and Empirical Hypotheses. En EW. Callebaut & D. Rasskin-Gutman (Eds.), *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems* (pp. 51–60). The MIT Press.
- Brigandt, I., & Love, A.C. (2012). Conceptualising evolutionary novelty: moving beyond definitional debates. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evolution.)*, 318B, 417–427.
- Burke, A.C. (1989). Development of the Turtle Carapace: Implications for the Evolution of a Novel Bauplan. *Journal of Morphology*, 199, 363–378.
- Cain, A.J. (1989). The perfection of animals. *Biological Journal of Linnean Society*, 36, 3–29.
- Callebaut W., & Rasskin-Gutman D. (2005). *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. The MIT Press.
- Canfield, J. v. (1990). The concept of function in biology. *Philosophical Topics*, 18(2), 29–53.
- Christensen, W.D., & Bickhard, M.H. (2002). The Process Dynamics of Normative Function, The Monist. *The Monist*, 85(1), 3–28.
- Colless, D.H. (1985). On “character” and related terms. *Systematic Biology*, 34(2), 229–233.
- Craver, C.F. (2001). Role Functions, Mechanisms, and Hierarchy, Philosophy of Science. *Philosophy of Science*, 68, 53–74.
- Crispo, E. (2007). The Baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution*, 61(11), 2469–2479.
- Darwin, C.R. (1859). *On the Origin of Species*. John Murray.
- Darwin, C.R. (1872). *On the Origin of Species*. John Murray (6th ed.).
- Davies, J.A. (2016). Machines for living in: connections and contrasts between designed architecture and the development of living forms. *Architectural Research Quarterly*, 20(1), 45–50.
- Davies, J.A. et al. (2017, Marzo 17). *Biological Architecture*. Consultado 16 de abril de 2019: www.ed.ac.uk/biomedical-sciences/postgraduate-studying/biomedicalsciences/structure/themes/biological-architecture
- Erwin, D.H. (2015). Novelties and Innovations in the History of Life. *Current Biology* 25, R930-R940.
- Godfrey-Smith, P. (1994). A Modern History Theory of Functions, *Nous*, 28, 344–362.

- Gould, S.J. (2002). *The Structure of Evolutionary Theory*. The Belknap Press of Harvard University Press.
- Grafen, A. (2002). A first formal link between the Price equation and an optimization program. *J. Theor. Biol.*, 217, 75–91.
- Hall, B.K. (2005). Consideration of the neural crest and its skeletal derivatives in the context of novelty/innovation. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 304B(6), 548–557. <https://doi.org/10.1002/jez.b.21057>
- Jablonka, E., & Lamb, M.J. (2005). Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life. In *Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. The MIT Press.
- Jablonka, E., Lamb, M.J., & Avital, E. (1998). “Lamarckian” mechanisms in darwinian evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(5), 206–210.
- Kauffman, S.A. (1993). *The Origins of Order. Self-Organization and Selection in Evolution*. Oxford University Press.
- Kauffman, S.A. (2000). *Investigations*. Oxford University Press.
- Kingsolver, J., & Koehl, M. (1985). Aerodynamics, Thermoregulation, and the Evolution of Insect Wings-Differential Scaling and Evolutionary Change. *Evolution*, 39, 488–504.
- Konishi, M., & Volman, S. F. (1990). Comparative Physiology of Sound Localization in Four Species of Owls. *Brain Behavior and Evolution*, 36, 196–215.
- Konishi, M., & Volman, S.F. (1994). Adaptations for bi-coordinate sound localization in owls. *Neural Basis of Behavioral Adaptations*, 39, 1–11.
- Laland, K.N., Uller, T., Feldman, M.W., Sterelny, K., Müller, G.B., Moczek, A., Jablonka, E., & Odling-Smee, J. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *The Extended Evolutionary Synthesis: Its Structure, Assumptions and Predictions*. 282(20151019). <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>
- Lee, D.E., Cavener, D.R., & Bond, M.L. (2018). Seeing spots: quantifying mother-offspring similarity and assessing fitness consequences of coat pattern traits in a wild population of giraffes (*Giraffa camelopardalis*). *PeerJ*, 6, e5690. <https://doi.org/10.7717/peerj.5690>
- Lieberman, B.S., & Eldredge, N. (2014). What is punctuated equilibrium? What is macroevolution? A Response to Pennell et al. *Trend Ecologi Evo*, 29, 185–186.
- Mayr, E. (1960). The emergence of Novelty. En Tax S. (Ed.), *The evolution of life* (pp. 349–380). University of Chicago Press.
- McHorse, B.K., Biewener, A.A., & Pierce, S.E. (2017). Mechanics of evolutionary digit reduction in fossil horses (*Equidae*). *Proc R Soc B*, 284(1861), 20171174. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1174>
- McShea, D.W. (1991). Complexity and evolution: What Everybody Knows. *Biol Philos*, 6, 303–324.
- McShea, D.W. (1996). Perspective: Metazoan Complexity and Evolution: Is there a Trend. *Evolution*, 50(2), 477–492.
- McShea, D.W. (2001). The hierarchical structure of organisms: a scale and documentation of a trend in the maximum. *Paleobiology*, 27(2), 405–423.

- McShea, D.W. (2005). The evolution of complexity without natural selection, a possible large-scale trend of the fourth kind. *Paleobiology*, 31(suppl.), 146–156.
- McShea, D.W., & Brandon, R. (2010). Biology's First Law: the tendency for diversity and complexity to increase in evolutionary systems. In *The University of Chicago Press*.
- McShea, D.W., & Hordijk, W. (2013). Complexity by Subtraction. *Evol*, 40, 504–520.
- McShea, D.W., & Venit, E.P. (2001). What is a Part. *The Character Concept in Evolutionary Biology*, 259–283.
- Mitchell, M. (2009). *Complexity: a guided tour*. Oxford University Press.
- Mivart, S. G. (1871). *On the genesis of the species*. Mcmillan.
- Moczek, A. P. (2008). On the origins of novelty in development and evolution. *BioEssays*, 30, 432–477.
- Mossio, M., Saborido, C., & Moreno, A. (2009). An Organizational Account of Biological Functions. *Brit J Phil Sci*, 60, 813–841.
- Müller, G.B. (1990). Developmental mechanisms at the origin of morphological novelty. In M.H. Nitechi (Ed.), *Evolutionary Innovations* (pp. 99–130). University of Chicago Press.
- Müller, G.B. (2007). Evo–devo: extending the evolutionary synthesis. *Nat Rev Genet*, 8(12), 943–949.
- Müller, G.B. (2008). Evo-Devo as a discipline. En A. Minelli & G. Fusco (Eds.), *Evolving Pathways: Key Themes in Evolutionary Developmental Biology* (pp. 5–30). Cambridge University Press.
- Müller, G.B., & Newman, S.A. (2005). The innovation triad: An EvoDevo agenda. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 304(6). <https://doi.org/10.1002/jez.b.21081>
- Müller, G.B., & Wagner G.P. (1991). Novelty in evolution: restructuring the concept. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 22, 229–256.
- Odling-Smee F.J., Laland K.N., & Feldman, M.W. (2022). *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton University Press.
- Payne, R.S. (1971). Acoustic Location of Prey by Barn Owls (*Tyto alba*). *J Exp Biol*, 54, 535–573.
- Prum, R.O. (1999). Development and evolutionary origin of feathers. *J Exp Zool B*, 285(4), 291–306.
- Rasskin-Gutman D. (2005). Jumping Forms within Morphospace. En W. Callebaut & D. Rasskin-Gutman (Eds.), *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems* (pp. 207–219). The MIT Press.
- Saborido C. (2014). Diseño, Evolución y Organización. La Teleología en la Filosofía de las Ciencias Biológicas. *Acta Scientiae*, 16(2), 284-309.
- Schlichting, C.D., & Pigliucci, M. (1998). *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sinauer.
- Schlosser, G. (2005). Amphibian variations: the role of modules in mosaic evolution. En W. Callebaut & D. Rasskin-Gutman (Eds.), *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems* (pp. 143–179). The MIT Press.

- Simon, H.A. (1962). The architecture of complexity. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 106(6), 467–482.
- Simon, H.A., & Ando, A. (1961). Aggregation of Variables in Dynamic Systems. *Econometrica*, 29(2), 111. <https://doi.org/10.2307/1909285>
- Sneppen, K., Bak, P., Flyvbjerg, H., & Jensen, M.H. (1995). Evolution as a self-organized critical phenomenon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92(11). <https://doi.org/10.1073/pnas.92.11.5209>
- Tinbergen, N. (2010). On aims and methods of Ethology. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 20(4), 410–433. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1963.tb01161.x>
- Toquenaga, Y., & Wade, M.J. (1996). Sewall Wright meets Artificial Life: The origin and maintenance of evolutionary novelty. *Trends in Ecology and Evolution*, 11(11). [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)20075-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)20075-8)
- Valentine, J.W. (2004). *On the Origin of Phyla*. University of Chicago Press.
- Waddington, C.H. (1956). Genetic assimilation of the Bithorax phenotype. *Evolution*, 10, 1–13.
- Wagner, G.P. (2014). *Homology, Genes, and Evolutionary Innovation*. Princeton University Press.
- Wagner, G.P., & Altenberg, L. (1996). Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*, 50, 967–976.
- West-Eberhard, M.J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press.
- Wickstead, B., & Gull, K. (2011). The evolution of the cytoskeleton. *Journal of Cell Biology*, 194(4), 513–525. <https://doi.org/10.1083/jcb.201102065>
- Willmore, K.E. (2012). Evo edu. *Outreach*, 5, 219–230.