

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE FILOSOFÍA

Departamento de Filosofía Teórica



TESIS DOCTORAL

**Le concept de forme organique dans la biologie
contemporaine: un examen philosophique**

**El concepto de forma en la biología contemporánea: examen
filosófico**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Laura Nuño de la Rosa García

Directores

Jean Gayon
José Luis González Recio

Madrid, 2012

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
Facultad de Filosofía
Departamento de Filosofía Teórica



UNIVERSITÉ PARIS 1 PANTHÉON-SORBONNE
U.F.R. de Philosophie
Institut d'Histoire et de Philosophie des
Sciences et des Techniques



THÈSE

Pour obtenir le grade de docteur de
l'Université Complutense de Madrid et de l'Université Paris 1
Discipline: PHILOSOPHIE

PRÉSENTÉE PAR:

Laura Nuño de la Rosa García

**LE CONCEPT DE FORME ORGANIQUE
DANS LA BIOLOGIE CONTEMPORAINE**
Un examen philosophique

DIRECTEURS DE THÈSE :

Monsieur le Professeur Jean GAYON, Université Paris 1
Monsieur le Docteur José Luis GONZÁLEZ RECIO, Universidad Complutense de
Madrid

Remerciements

Le processus de conception, de développement et d'accouchement de cette thèse s'est prolongé autant que sont différentes les vies, intellectuelles et émotionnelles, qui se sont succédées jusqu'à avoir été capable d'imprimer cette version finale bien qu'inévitablement inachevée.

Mi travesía filosófica comenzó de la mano de Fernando Miguel Pérez Herranz y ha estado siempre iluminada por la voluntad de superar la parálisis del asombro y abordar los desafíos conceptuales que arrojaba en sus clases magistrales y en sus textos tantas veces releídos. Gracias a ellos me sumergí en la filosofía de la ciencia y se fraguó la imperiosa necesidad de comprender el problema de la forma.

La concepción de la posibilidad de este trabajo y la consecución de las condiciones materiales para realizarlo nunca habría sucedido sin el encuentro con mi director José Luis González Recio. A él le debo mi pasión por la filosofía y la historia de la biología, el descubrimiento de Aristóteles, la lectura de mi primer manual de biología, el ánimo de escribir desde el principio, el impulso para cruzar el Atlántico y toparme con muchos de los que extraña y afortunadamente siguen interrogándose sobre la naturaleza orgánica.

Je veux également remercier avec la plus grande gratitude mon directeur Jean Gayon. Parce qu'il a eu toujours le temps d'avoir un rendez-vous chaque fois qu'on a eu l'opportunité de se trouver, soit à Paris, soit à Madrid ou dans une conférence dans n'importe quel endroit du monde. Pour ses lectures détaillées de tous les textes que je l'ai envoyé et ses conseils toujours savants. Pour avoir modéré mes tendances encyclopédistes et m'avoir enseigné à respecter les adversaires intellectuels.

A lo largo de estos años he tenido el privilegio de seguir formándome en entornos académicos muy distintos. Gracias a todos los que hacen posible todos esos lugares de aprendizaje.

A Marisela Vélez y todos los profesores del máster de biofísica de la Universidad Autónoma de Madrid, por admitir a una filósofa y apostar por los riesgos de la interdisciplinareidad.

A todas las instituciones que me han acogido en mis estancias de investigación: el Instituto de Filosofía de la Habana, el Institute d'Histoire et Philosophie des Sciences de París, y el Konrad Lorenz Institute of Evolution and Cognition (KLI) de Viena.

I have very special acknowledgement to the KLI and the people that makes it possible, since apart from the research stay I enjoyed there, I spent at the KLI the 6 months in which I nearly finished this thesis, thanks to a writing-up fellowship. To Gerd Müller, who trusted on me from the very beginning of my career and treated me as one of them in the organisation of the 2008 seminars on Pere Alberch. He also later took the risk of accepting a philosopher in his lab, in the framework of my biophysics master project. To Werner Callebaut, who has been a constant intellectual and personal support. To Eva Karner, because our coffee and cigarettes talks have

made easier the solitary academic life. And to all the fellows and visiting scholars I've chat with there, interchanging our intellectual passions and feeling less freak than we usually do. And very specially to Wayne Christensen, for our intermittent but constant friendship nurtured by a mixture of philosophy, science, food, wine, music, cinema, literature and politics that results in an emphatic way to understand academics and life.

Al Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia evolutiva de la Universidad de Valencia y, muy particularmente, a Miquel de Renzi y Diego Rasskin-Gutman, por descubrirme a Alberch y por tantas conversaciones y préstamos de libros preciados de su biblioteca que me abrirían las puertas a otros tantos descubrimientos.

Al grupo de filosofía de la biología de la Universidad del País Vasco, porque mi andadura académica está ligada a él antes incluso de haber comenzado, cuando en mi primer congreso de filosofía, en Donosti, me fascinó la charla de Jon Umerez sobre Pattee. Gracias a Álvaro Moreno, por abrirme las puertas de la complejidad y acogerme como una más del grupo en todos los seminarios y cursos de verano a los que he asistido. Gracias, muy especialmente, a Arantza Etxeberria, que me ha descubierto gran parte de lo que he leído y con quien aprendido a dar charlas y escribir artículos. Por tu apoyo constante, personal y académico. Por tu determinación y tu ternura, que han encauzado el final de esta tesis en un tiempo que de otro modo amenazaba con prolongarse eternamente.

A todos los que me han acompañado en la soledad y el nomadismo de la vida académica.

A Edu, Carlos y Miguel, por todo lo que aprendí en las sesiones dialécticas de aquellos años.

A Inés, María, Lucio e Isa, por toda la vida que compartimos dentro, fuera, durante y después de nuestra casa de Acuerdo.

A Nebraska, Marcos y Julián. Por nuestra extraña pero constante amistad interdisciplinar. Por que sigamos encontrando espacios en los que reconocernos y escapar del teclado y los microscopios. Mil gracias, Nebris, por acogerme en tus múltiples casas parisinas y resolver, a cualquier hora, la infinitud de trámites que a mí me hubieran paralizado.

À Philippe, qui a vécu mon évolution philosophique depuis le débout. Pour ton support inconditionnel pendant tout ce temps. Pour avoir eu de la confiance en moi et avoir discuté avec moi comme si je le sais tout lorsque je ne savais rien. Pour m'avoir enseigné autant de choses et m'avoir sauvé autant de fois des monstres bureaucratiques. Pour corriger à contretemps mon français dans la première version française de cette thèse.

A Rufino, mi pilar emocional e intelectual en Madrid durante todos estos años. Por las sesiones de cine, arte, café y bares que me han apartado del ordenador tantas veces, y por haberme visitado en mis exilios académicos otras tantas.

A Xabier, que disfrutó y padeció los años centrales de esta tesis. Porque a pesar de no haberla sabido compartir contigo, estás en la forma y el contenido de muchos lugares: en la obsesión por comprender cómo funcionan las cosas, en la voluntad de compartir lo que sabemos y reconocer en lo que escribimos las palabras de otros, y en tantos párrafos que discutimos y sabrás reconocer. Porque me formé a tu lado y contigo; por la vida que compartimos. Por tu generosidad durante el año de hermetismo y encierro durante el que empecé a escribir, de verdad, estas páginas.

A mis amigas.

A Mayte, por haber seguido ahí todos estos años; por haberme ayudado a reconocerme cada vez que he vuelto a Alicante.

A Laura, por la generosidad de tu amistad; por haberme recordado siempre lo que verdaderamente importa. Y a mi ahijada Jara, por permitirme admirar la vida sin necesidad de comprenderla.

A Eva, porque sin ella nunca me habría dedicado a la filosofía. Porque contigo ascendí al mundo de las ideas y descendí bruscamente en tu ausencia. Por enseñarme a ver lo invisible y, al mismo tiempo, obligarme a dudar de todo, aunque no estés.

Gracias, Joseba, por tu apoyo en esta fase final de la tesis. Por haber soportado mi encierro y mis histerias con una generosidad tan paciente; por haberte adaptado a mis tiempos y mis ritmos y, al mismo tiempo, haber hecho posible que siguiéramos viviendo, creando tantos momentos felices más allá del teclado. Por nuestros meses florentinos, que han compensado toda la agonía del final de la tesis. Por haber confiado en mi y en nosotros desde el principio.

A mi familia.

A mi padre, por haberme inculcado el amor por el saber y la escritura y, en particular, por el arte, porque sin él nunca me hubiera seducido la belleza de la forma.

A mis hermanas, porque todas estáis también en esta tesis. A Inés, porque la exigente precisión de su inteligencia me ha obligado a explicar las cosas con una claridad que de otro modo no me habría exigido; a Julia, con quien comparto las tribulaciones y los placeres de la vida académica y con quien he construido un relato paralelo de las metáforas e implicaciones políticas de las distintas formas de comprender el mundo; a Sara, por sus jaques dialécticos desde lo impensado, y por recordarme siempre la belleza irreductible de la naturaleza orgánica. Por todo lo que hemos discutido, comprendido, compartido, reído y sufrido juntas estos años. Porque sin nuestra red de apoyo mutuo nada de esto habría sido posible.

Y sobre todo a mi madre, el gran nodo de esta red. Por tu amor por las palabras; por tu apoyo incondicional pero crítico ante todo lo que he decidido; por anteponer mi felicidad a cualquier conquista académica; por aquel primer ordenador que me salvó del colapso mi primer año en Madrid y por tantos rescates de última hora; por tus terapias de regeneración física y mental. Por un amor que nunca seré capaz de corresponder.

Table de figures

Figure 1: Art pariétal. Scène d'aurochs.....	1
Figure 2: Transformation d'un poisson ballon (<i>Arothron nigropunctatus</i>) dans un poisson lune (<i>Mola mola</i>) dans la théorie des transformations de Thompson (1a) et dans la morphométrie géométrique (1b), où l'on sélectionne des landmarks dans les figures.....	20
Figure 3. Illustration des cinq configurations (C) de pelvis (composée par trois os paires) qu'ont évolué pour tous les groupes d'arcosaures dans les derniers 250 m.a.	23
Figure 4. Homologie entre les membres vertébrés de ptérosaures, chauve-souris et oiseaux.	26
Figure 5. Archétype vertébré	29
Figure 6: Inversion dorso-ventrale de protostomes et deutérostomes	32
Figure 7. Vertèbre idéale	33
Figure 8: Bloc dimensionnel illustrant le spectre de formes possibles et existantes (des régions faites de l'ombre) construit à partir des axes de croissance de carapaces	38
Figure 9. Représentation de la théorie de von Baer du développement des quatre types	74
Figure 10. La théorie de la récapitulation.....	76
Figure 11. Le rôle de l'hétérochronie dans l'évolution de la membrane interdigitale de divers espèces de salamandre	77
Figure 12. Représentation du modèle de l'horloge de sable.....	79
Figure 13. Illustration du concept de fardeau (burden).....	105
Figure 14: Mécanismes ontogéniques.....	121
Figure 15. Mécanisme de réaction-diffusion	127
Figure 16: La structure du morpho-espace: deux hypothèses sur les effets d'éliminer la sélection naturelle d'une population.....	140

Table de matières

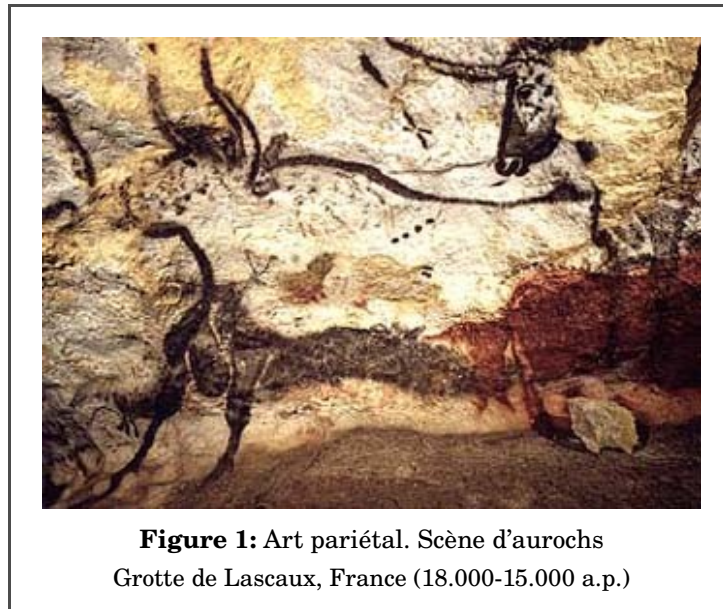
Introduction.....	1
PI. La caractérisation du morpho-espace.....	7
Chapitre 1. La forme comme classe et la forme comme type.....	9
1. La forme comme classe. De la taxinomie à la biologie des populations.....	11
1.1. La forme comme classe logique: l'essentialisme taxinomique	11
1.2. La forme comme classe statistique: de la méthode des exemplaires à la taxinomie numérique.....	13
1.3. La forme comme classe naturelle: des classes biologiques aux individus.....	15
2. La forme comme type. La morphologie pure.....	17
2.1. La définition de la forme.....	17
2.1.1. La forme comme figure.....	18
La prétopologie aristotélicienne.....	18
La formalisation de la figure: de la théorie des transformations à la morphologie géométrique.....	20
2.1.2. La forme comme structure.....	21
Le principe des connexions.....	22
2.2. La forme du tout et la forme des parties.....	23
2.2.1. Les parties des animaux.....	26
2.2.2. Les plans corporels.....	29
2.3. Le concept morphologique de type et la logique du morpho-espace.....	33
2.4. Le status ontologique et épistémologique du concept de type.....	39
2.4.1. La subjectivité des formes: le type comme principe régulateur.....	41
2.4.2. La réalité des types: le type comme principe génératif ou comme principe abstrait.....	43
3. Conclusions.....	46
Chapitre 2. La forme et le temps.....	49
1. Taxinomie et phylogénétique.....	50
1.1. La dynamique des classes: de la taxinomie à la biologie des populations.....	51
1.2. Le système naturel comme système généalogique: de la systématique évolutionniste à la cladistique.....	52
2. La morphologie dynamique.....	56
2.1. La morphologie évolutionniste.....	56
2.1.1. La généalogie de la forme: unité de type et communauté de descendance	56
2.1.2. L'évolution morphologique: l'ordre morphologique à la lumière de l'évolution.....	62
2.2. La morphologie du développement.....	66
2.2.1. L'embryologie descriptive.....	67
La caractérisation de la hiérarchie du développement.....	68
Le dynamisme de la forme.....	69
2.2.2. L'embryologie comparée.....	71
La théorie de la recapitulation.....	74
Les variations du développement.....	75
Le stade phylotypique.....	77

Le critère embryologique.....	80
2.3. L'origine de la forme et l'insuffisance de la morphologie transformiste.....	82
3. Conclusions.....	83
P II. L'explication	
de la forme.....	85
Chapitre 3. Les fonctions de la forme.....	87
1. La adaptation de la forme.....	87
2. L'activité et l'organisation de la forme.....	90
2.1. L'activité des parties.....	90
2.1.1. Forme et fonction: la notion de faculté.....	91
2.1.2. Forme, fonction et adaptation.....	94
2.1.3. La génération de l'adaptation.....	95
2.2. L'organisation des totalités organiques.....	96
2.2.1. Les plans d'organisation.....	99
2.2.2. L'organisation du développement et le développement de l'organisation.....	101
2.2.3. L'évolution de l'organisation.....	103
3. Conclusions.....	106
Chapitre 4. Les causes de la morphogénèse.....	109
1. Vers une théorie de la morphogénèse.....	109
2. De la détermination à la codification de la forme.....	111
2.1. La détermination de la forme.....	111
2.2. La codification de la forme.....	112
2.3. Au-delà des gènes: les deux épigénétiques.....	117
3. La conception morphogénétique.....	120
3.1. Échelles d'organisation et causalité circulaire.....	120
3.2. Les mécanismes ontogéniques.....	123
3.2.1. La morphogénèse chimique.....	123
Les mécanismes autonomes.....	124
Les mécanismes inductifs.....	125
3.2.2. La morphomécanique.....	129
4. Conclusions.....	133
Chapitre 5. La dynamique du morpho-espace.....	135
1. L'évolution des classes: la dynamique populationnelle et la disparition de la morphogénèse.....	135
2. La logique du morpho-espace et l'insuffisance du néodarwinisme.....	141
3. L'évolution du morpho-espace: la biologie évolutive du développement.....	145
3.1. La mécanique générative du morpho-espace: de la variation à la variabilité.....	146
3.2. Le programme génétique et le programme morphogénétique.....	149
3.3. L'explication du morpho-espace.....	153
3.3.1. L'identité et la stabilité de la forme: vers une typologie mécaniste.....	154
3.3.2. L'origine de la forme: le retour des puissances.....	161
L'explosion cambrienne et les nouveautés évolutives.....	162
Des contraintes à l'évolvabilité: le retour des puissances.....	164
4. Conclusions.....	170
Conclusions.....	173
Références.....	179
Index de noms propres.....	197

Introduction

It is the mystery and beauty of organic form that sets the problem for us

HARRISON, 1913



Le “mystère et la beauté de la forme organique” a poursuivi philosophes et naturalistes depuis les origines de la pensée occidentale. De fait, l’étymologie du concept de forme révèle un lien essentiel avec l’idée même d’animalité: en grec le terme *zôion* désigne autant l’être animé que la figure d’une œuvre artistique. L’analogie entre art et nature, si récurrente dans l’histoire de la biologie, ne semble pas seulement un outil heuristique tardif, mais elle agit probablement comme germe originaire du concept même de forme organique. Au contraire de l’idée générale de forme et particulièrement du concept de forme géométrique, la forme organique a une signification phénoménologique essentielle. Comme l’illustre l’une des peintures de la grotte de Lascaux (Cf. Fig. 1), la représentation artistique de la forme organique capture des ‘modes de vie’.

Cependant, comme le dénoncera René Thom, “l’espace (le R3 dans notre géométrie euclidienne) est amplement absent dans la biologie moderne”¹. En effet, autant la biologie du développement que la biologie évolutionniste, les deux grands terrains où la forme devrait avoir en principe un rôle principal, sont remplies de concepts morphologiquement vides: dans la biologie du développement, abondent les notions dépourvues de composants spatiaux (des ‘codes’, des ‘signaux’, des ‘unités informationnelles’...) à l’égard desquels les structures morphologiques sont considérées comme des épiphénomènes²; de la même manière, dans la perspective comparée, la vision synthétique de l’évolution est articulée autour d’objets (des populations, des espèces, des gènes...) avec une charge sémantique morphologique la plus faible³.

Pourtant, depuis la fin des années 1970, la morphologie a vécu une renaissance dans tous les domaines de la biologie: la morphologie théorique, la morphologie comparée, la morphologie fonctionnelle, la théorie chimique de la morphogénèse et la morphomécanique dans la biologie du développement... Parallèlement, le retour de la forme dans les sciences biologiques a été accompagné par la résurgence de l’intérêt pour l’histoire de la discipline. Depuis les dernières décennies du siècle passé, avec la récupération de traités classiques sur l’histoire de la morphologie⁴, des excellentes études historiographiques de notre discipline se sont publiés. Parmi les recherches thématiques, on peut signaler la thèse doctorale de Stéphane Schmitt⁵ autour de l’histoire de la notion de la répétition des parties, ainsi que celle d’Ingo Brigandt⁶ sur le concept d’homologie. En ce qui concerne les travaux sur des auteurs ou des périodes clés dans l’histoire de la morphologie, la réinterprétation contemporaine des traités biologiques d’Aristote⁷, l’œuvre d’Appel sur la morphologie transcendantale⁸, celle de Nyhardt sur la morphologie allemande du XIXe siècle, le traité

¹ R. Thom, “Structuralist Biology,” dans *Towards a Theoretical Biology* (Edinburgh: Edinburgh University Press, sans date), 32–41.

² L. V. Belousov, “Form, rather than Features of Form Features. A Review of the Book by V. G. Cherdantsev *Morfogenez i evolyutsiya* (Morphogenesis and Evolution), Moscow: KMK, 2003,” *Russian Journal of Developmental Biology* 35, n° 5 (9, 2004): 326-328.

³ J. Gayon, “La marginalisation de la forme dans la biologie de l’évolution,” *Bulletin de la Société d’histoire et d’épistémologie des sciences de la vie*, 1998, 143.

⁴ E. S. Russell, *Form and function: A contribution to the history of animal morphology* (London: John Murray, 1916).

⁵ S. Schmitt, *Histoire d’une question anatomique: la répétition des parties* (Paris: Publications Scientifiques du Muséum national d’Histoire naturelle, 2004).

⁶ I. Brigandt, “A Theory of Conceptual Advance: Explaining Conceptual Change in Evolutionary, Molecular, and Evolutionary Developmental Biology,” 2006.

⁷ J. G. Lennox et A. Gotthelf, éd., *Philosophical Issues in Aristotle’s Biology* (Cambridge University Press, 1987).

⁸ T. A. Appel, *The Cuvier-Geoffroy Debate: French Biology in the Decades Before Darwin* (USA: Oxford University Press, 1987).

de Lenoir sur la morphologie du développement⁹, ou ceux de Gould et Richards sur la morphologie évolutionnaire¹⁰.

La philosophie de la biologie, dont la naissance et le développement ont été profondément liés aux problématiques théoriques posées au sein de la Synthèse Moderne, s'est montrée étrangère, jusqu'à il n'y a pas longtemps, au problème de la forme. Le concept même de forme organique, qui joue un certain rôle chez l'esthétique, n'a pas été objet explicite de discussion dans la philosophie de la biologie. Cependant, la perspective dite structuraliste, les concepts morphologiques (type, Bau-plan, homologie, nouveauté morphologique...), ainsi que l'actualisation, à la lumière de la biologie contemporaine, de la notion aristotélicienne de 'cause formelle' ont un rôle de plus en plus principale.

Tout au long de notre thèse, nous nous proposons de localiser les grands 'thèmes' qui ont déterminé la recherche biologique de la forme à la lumière des développements expérimentés par la morphologie contemporaine. Donc, notre objectif n'est pas de tracer une histoire exhaustive du concept de forme organique, mais d'encadrer systématiquement, depuis le présent, les différentes théories de la forme qui se sont confrontées pendant l'histoire de la biologie, en nous servant de l'héritage historiographique qu'on résumait plus haut. La philosophie de la science ignore souvent les racines des idées sur lesquelles elle polémise pour les considérer comme des reliques anachroniques de la préhistoire de sa discipline. Par contre, nous croyons que l'histoire des configurations d'une idée projette une lumière rétrospective qui illumine le présent philosophique. Nous adhérons, en ce sens-ci, à l'*approche phylogénétique* de l'histoire de la science défendu par John Lennox¹¹: la transformation des théories scientifiques montre des relations d'*ascendance cognitive* qu'il faut suivre à la trace (*phylogénie conceptuelle*) si l'on aspire à comprendre les problèmes fondationnels de la science actuelle, en identifiant les points de l'inflexion dans lesquels certaines conceptualisations philosophiques peuvent avoir mené au présent scientifique, ainsi que les raisons historiques de ces changements (*écologie conceptuelle*). Or, avec les *homologies phylogénétiques*, notre thèse s'intéressera aussi à ce qu'on peut nommer des *homoplasies conceptuelles*, c'est-à-dire les cadres théoriques conceptuellement homologues qui pourtant apparaissent historiquement déconnectés. Contrairement à ce que Foucault a soutenu dans *Les mots et les choses*, la "discontinuité de l'épistémè de la culture occidentale"¹², c'est-à-dire les sauts infranchissables entre les configurations qui, dans l'espace du savoir, "ont donné lieu aux formes diverses de la connaissance", ont cohabité les mêmes temps et elles ont repoussé tout au long de l'histoire

⁹ T. Lenoir, *The strategy of life: teleology and mechanics in the nineteenth-century German biology*, 1989th éd. (USA: The University of Chicago Press, 1982).

¹⁰ S. J. Gould, *Ontogeny and phylogeny* (Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Mass, 1977); R. J. Richards, *The meaning of evolution: the morphological construction and ideological reconstruction of Darwin's theory* (USA: University of Chicago Press, 1992).

¹¹ J. G. Lennox, "History and Philosophy of Science: a Phylogenetic approach," *História, Ciências, Saúde-Manguinhos* 8 (2001).

¹² M. Foucault, *Les mots et les choses* (Paris: Éditions Gallimard, 1966), 13.

sans être souvent conscientes de leur filiation conceptuelle. L'histoire de la morphologie est spécialement fertile en ce sens-ci, puisque sa discontinuité a provoqué la réapparition des mêmes débats dans des moments différents. De fait, comme le remarque Lynn Nyhart, lorsque les cadres théoriques se perdent, l'information empirique générée dans ces contextes disparaît avec eux-ci¹³.

Winsor dit que dans l'histoire de science peu importe la signification originale des théories, mais la manière dans laquelle leurs héritiers les interpréteront¹⁴. Sans doute, cela est, en partie, vrai pour notre cas d'étude; comme nous le verrons, la 'version héritée' de certaines théories biologiques sera fondamentale pour expliquer la disparition du problème de la forme de l'agenda biologique. Pourtant, l'histoire des sciences de la vie ne peut pas être décrite comme un progrès linéaire de succession de paradigmes; les héritiers des théories biologiques sont nombreux, et précisément pour récupérer la mémoire historique et, avec elle, l'arsenal conceptuel et empirique des programmes de recherche oubliés, notre thèse explorera autant la version héritée que la signification originale de certains projets.

D'un autre côté, le concept de forme organique s'est constitué dans la codétermination constante entre les pratiques des naturalistes et la réflexion théorique de philosophes et biologistes. En ce sens, nous nous intéresseront non seulement à la représentation des idées articulant explicitement la gnoséologie et l'ontologie des auteurs, car—comme le soutient le 'nouveau expérimentalisme'¹⁵—les présupposés sous-jacents aux pratiques scientifiques revêtent un intérêt aussi radical que celui des principes théoriques explicites, spécialement lorsqu'en autant d'occasions se démontrent incommensurables. C'est pourquoi nous tiendrons compte de comment les concepts sont imbibés dans la pratique biologique et pour quels propos épistémiques ils sont utilisés.

En partant de ces prémisses méthodologiques et étant donné que (comme nous essaierons de démontrer pour le cas du concept de forme organique) l'organisation du monde phénoménal qu'une théorie essaie d'expliquer détermine le type de causalité qui peut agir sur telle sphère ontologique, on a articulé notre thèse autour de deux grandes parties. Dans la première, dédiée au problème de la caractérisation de l'espace morphologique (le 'morpho-espace'), nous explorons les deux grandes manières de concevoir la forme organique (*chapitre 1*) et sa transformation temporelle (*chapitre 2*). Dans la deuxième, dédiée à l'explication du morpho-espace, nous analysons les théories causales qui se sont maniées pour rendre compte de la forme dans les trois grandes disciplines explicatives de la biologie: la biologie fonctionnelle (*cha-*

¹³ L. K. Nyhart, "Learning from history: Morphology's challenges in Germany ca. 1900," *Journal of Morphology* 252, n° 1 (2002): 2-14.

¹⁴ M. P. Winsor, "Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy," *Biology and Philosophy* 18, n° 3 (2003): 390.

¹⁵ R. N. Giere, *Explaining science: A cognitive approach* (University of Chicago Press, 1990); I. Hacking, *Representing and intervening: introductory topics in the philosophy of natural science* (Cambridge University Press, 1983).

pitre 3), la biologie du développement (*chapitre 4*), et la biologie évolutionnaire (*chapitre 5*).

Partie I

La caractérisation du morpho-espace

*Il faut d'abord recueillir les faits dans chaque genre de choses ... c'est
seulement ensuite qu'on peut en dire les causes et remonter à leur
origine*

Aristote, Les parties des animaux

Dans la philosophie de la biologie contemporaine, articulée essentiellement autour des réflexions théoriques de la Synthèse Moderne, la caractérisation de la forme a une reconnaissance très pauvre. L'éclipse vécu par le concept de la forme pendant le XXe siècle peut s'attribuer aux deux grandes piliers théoriques qui ont soutenu la vision synthétique de la phénoménologie organique: la réduction de l'identité morphologique à l'ascendance commune, et la censure de la 'pensée typologique' à laquelle on a substitué la 'pensée populationnelle'.

Dans cette première partie nous nous proposons de questionner ces deux prémisses. Notre thèse est que beaucoup des malentendus dans l'histoire et la philosophie de la biologie par rapport aux grands concepts morphologiques, tels que ceux de type et d'homologie, procèdent de la confusion des deux disciplines chargées d'organiser la diversité morphologique: la morphologie et la taxinomie. Le premier chapitre est consacré à clarifier historiquement et philosophiquement ce malentendu et démontrer l'irréductibilité des deux disciplines, dont les objectifs épistémologiques impliquent des ontologies du vivant très différentes. Une fois distinguées ces deux grandes conceptions de la forme, dans le deuxième chapitre nous examinerons comment la taxinomie et la morphologie concevaient la transformation temporelle des entités biologiques.

La forme comme classe et la forme comme type

En 1959, dans le contexte de la célébration du centenaire de la publication de *l'Origine des espèces*, Ernst Mayr introduisit une alternative entre deux façons diamétralement opposées de concevoir la nature organique (la pensée typologique et la pensée populationnelle) qui s'est révélée essentielle pour l'analyse philosophique du darwinisme¹. Selon Mayr, les naturalistes pré-darwiniens, "qu'ils soient réalistes ou idéalistes, matérialistes ou nominalistes" concevaient les espèces comme des types ou des classes naturelles "définies par caractéristiques constantes et nettement séparées les unes des autres par espaces vides sans connexion"².

Dans les années 1970, le typologisme s'est fait synonyme de l'essentialisme et a été lié au créationnisme. D'un côté, David Hull³ a réutilisé le terme *essentialisme*, entériné par Popper⁴, pour désigner la tradition taxinomique basée sur la logique scolastique qui attribue à chaque espèce une essence propre, la définissant en termes de propriétés intrinsèques anhistoriques, nécessaires et suffisantes. D'un autre côté, l'essentialisme s'est lié avec le *créationnisme*, un terme moderne⁵ que Mayr utilise pour

¹ E. Mayr, "Darwin and the evolutionary theory in biology," *Evolution and anthropology: A centennial appraisal* (1959): 1–10.

² E. Mayr, *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*, trad. S. Casado de Otaola (Barcelona: Crítica, 1992), 54.

³ D. L Hull, "The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I)," *The British Journal for the Philosophy of Science* 15, n° 60 (1965): 314–326. Cf. aussi E. Mayr, "Theory of biological classification," *Nature*, n° 220 (1968): 548–548; E. Mayr, "The biological meaning of species," *Biological Journal of the Linnean Society* 1, n° 3 (1969): 311–320.

⁴ K. Popper, "The Poverty of Historicism, I," *Economica* 11, n° 42 (1944): 86–103. Popper appelle 'essentialisme méthodologique' la tradition philosophique selon laquelle l'objet de la connaissance scientifique est de découvrir l'essence des choses au moyen des définitions, comprises comme des listings exhaustifs de propriétés nécessaires et suffisantes dont les explications trouvent son fondement. Cf. J. Gayon, "Pourquoi définir? La question de l'essentialisme" (sans date).

⁵ Dans le XIXe siècle, ceux défendant que les espèces avaient été créées par Dieu d'une façon séparée

designer une croyance plus ancienne selon laquelle les espèces actuelles furent créées par Dieu d'une façon séparée⁶. Dans cette ontologie 'discrétisée' en essences distinctes et incommunicables, la considération de la variation serait interdite, en empêchant de comprendre la transformation graduelle des espèces.

Dans cette perspective, le "renversement de l'essentialisme" est la grande révolution instaurée par le darwinisme et même "l'une des révolutions conceptuelles les plus drastiques dans la pensée occidentale"⁷. Dans la nouvelle pensée populationnelle, les populations biologiques sont constituées d'individus uniques, en intervertissant l'ontologie du typologisme: "le type est une abstraction et seulement la variation est réelle"⁸. C'était seulement comme cela que pouvait se postuler le transformisme, puisque pour imaginer l'origine des espèces, il était nécessaire de se concentrer sur les différences individuelles, en incluant les propriétés supposément essentielles.

À la clôture de la nouvelle vague de commémorations du 150^{ème} anniversaire de la publication de l'*Origine*, la dialectique entre la pensée typologique et la pensée populationnelle continue à démontrer une intense actualité. Cependant, après le demi-siècle qui sépare un centenaire de l'autre, la 'révolution' inaugurée par la pensée populationnelle se révèle moins cristalline qu'elle semblait. La progression de l'historiographie de la biologie pré-darwinienne, la discussion philosophique autour des diverses formes d'essentialisme et les déroulements de la biologie même (spécialement à partir de la renaissance de la morphologie) ont amené à remettre en question les présupposés théoriques et historiographiques de la Synthèse Moderne.

Dans ce chapitre, nous défendons que la caractérisation de la biologie pré-darwinienne léguée par l'*histoire de l'essentialisme*⁹ est seulement valide pour certaines courantes théoriques appartenant à certaines disciplines biologiques. Nous nous proposons de clarifier la confusion entre morphologie et taxinomie et démontrer la radicale irréductibilité des deux disciplines, dont les objectifs épistémologiques impliquent des ontologies très différents: la taxinomie, préoccupée de *classer* la diversité morphologique, 'secrète' une ontologie fondée sur l'idée de *classe*; la *morphologie* s'occupe de la logique qui gouverne l'unité dans la diversité' morphologique, d'où découle une ontologie articulée autour l'idée de *type*.

étaient connus comme des 'avocats de la création' et parfois, dans la correspondance privée de Darwin, comme des 'créationnistes'. À mesure que la controverse création-évolution se développa, le terme 'anti-évolutionnaires' devint plus commun. Il n'était qu'en 1929, aux États Unis, que le 'créationnisme' s'associa au fondamentalisme chrétienne, qui s'opposa à l'évolution humaine. Cf. R. L. Numbers, *The creationists: from scientific creationism to intelligent design* (Harvard University Press, 2006); R. L. Numbers, *Darwinism comes to America* (Harvard University Press, 1998).

⁶ Mayr, *Una larga controversia*, 40.

⁷ M. Ruse, *La revolución darwinista: la ciencia al rojo vivo*, trad. C. Castrodeza (Madrid: Alianza, 1983), 93.

⁸ Mayr, "Darwin and the evolutionary theory in biology," 2.

⁹ Winsor, "Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy"; R. Amundson, *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo* (Cambridge University Press, 2005), 207.

1. LA FORME COMME CLASSE. DE LA TAXONOMIE À LA BIOLOGIE DES POPULATIONS

Dans cette première section nous explorons comment la taxinomie, vouée à la classification de la diversité organique, ‘sécrite’ une ontologie basée sur l’idée de classe, qu’elle conçue comme (i) *classe logique*, comme (ii) *classe statistique*, ou comme (iii) *classe naturelle*.

1.1. La forme comme classe logique: l’essentialisme taxinomique

La systématique linnéenne et avec elle l’ensemble de la taxinomie pré-darwinienne est entrée dans l’histoire de la biologie associée au fixisme et l’essentialisme¹⁰. Hull caractérise le ‘typologisme’ (défini comme la forme que prit l’essentialisme aristotélicien dans la taxinomie) par trois thèses¹¹: la thèse *ontologique* affirmant l’existence des formes; la thèse *méthodologique* selon laquelle la tâche de la taxinomie est de discerner les essences des espèces; et la thèse *logique* relative à la définition, d’où l’on en découle le concept de ‘type’ comme l’ensemble des propriétés nécessaires et suffisantes pour définir un taxon. Selon Hull, les taxinomistes ont été incapables de définir correctement l’espèce à cause de la méthode aristotélicienne de définition, qui aurait opposé une résistance particulière dans la taxinomie, au point de la convertir en la dernière discipline biologique à ressentir les effets de la révolution scientifique.

Néanmoins, ces dernières années de nombreux auteurs ont mis en question l’interprétation classique de l’essentialisme aristotélicien et de la systématique linnéenne: l’Aristote hérité par la systématique du XVIIIe siècle a été celui filtré par la scolastique et, en ce sens-ci, l’importance de l’œuvre de Linné ne réside pas dans l’application de la philosophie aristotélicienne à la classification, mais dans une condensation des transformations subies par le fixisme et l’essentialisme de la main de la scolastique:

– Le *fixisme* taxinomique est gouvernée par des paramètres philosophiques très différents de ceux qui ont régi l’éternalisme aristotélicien¹². Si chez Aristote la stabilité immanente de l’ordre naturel ne requérait pas la référence à un Créateur, chez Linné le fixisme devient intelligible seulement à la lumière des paramètres ontologiques de la dogmatique chrétienne. Du point de vue gnoséologique, le fixisme était en plus un présupposé nécessaire pour affronter la tâche de construire un système classificatoire: parce que les espèces étaient finies et invariables, on pouvait concevoir le projet de les classer pour mieux connaître, décrire et vénérer l’œuvre de Dieu, qui aurait imposé des lois naturelles immuables depuis la Création.

¹⁰ M. Ereshefsky, *The poverty of the Linnaean hierarchy: a philosophical study of biological taxonomy* (Cambridge University Press, 2001); A. J. Cain, “Logic and memory in Linnaeus’s system of taxonomy,” *Proceedings of the Linnean Society of London* 169, n° 1 (1958): 144-163.

¹¹ Hull, “The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I),” 317.

¹² D. Alvargonzález, *El sistema de clasificación de Linneo* (Pentalfa Ediciones, 1992), 34-35.

– En ce qui concerne l'*essentialisme*, la systématique linnéenne s'intègre dans le contexte du débat scolastique autour du 'problème des universaux'. Chez l'*Isagoge*¹³, Porphyre interpréta les prédicats aristotéliens en termes de classes et individus et des relations d'inclusion: le genre regroupe d'autres genres, ceux-ci aux espèces et les espèces aux individus. La hiérarchie résultante s'obtient par la méthode du 'genre et la différence', où la différence est une propriété essentielle qui divise dichotomiquement les genres. Le but de la méthode de division est la définition de l'essence des espèces, une liste exhaustive des propriétés nécessaires et suffisantes partagées par des éléments appartenant à cette classe. Par exemple, l'être humain est déterminé par les propriétés d'animalité (*genus*) et rationalité (*differentia*), une caractéristique essentielle (exclusive) de notre espèce. Une fois établie la méthode pour définir les essences spécifiques, Porphyre se pose la question du statut ontologique des classes: l'existence des genres et des espèces est-elle réelle ou subjective? Commence ainsi le problème des universaux, qui articule la métaphysique à venir, polarisée entre nominalistes et réalistes, et qui constitue toujours la toile de fond du débat philosophique autour du concept de 'genre naturel'.

En appliquant la méthode de la division à la systématisation de la diversité organique¹⁴, Linné assigne aux termes *genos* et *eidos* une signification unique qui correspond à la signification actuelle des concepts de genre et espèce, et ajoute des nouvelles catégories taxinomiques, en distinguant cinq strates dans la classification du règne vivant¹⁵: la classe, l'ordre, le genre, l'espèce et la variété. À chacune d'elles, Linné leur attribue différents statuts ontologiques: nominaliste aux ordres, les classes et les variétés, et réaliste au genre et l'espèce.

Le genre (identifié avec l'essence de la plante) est la catégorie taxinomique fondamentale. En appliquant la méthode de division scolastique, le genre est déterminé d'abord et les espèces sont définies en ajoutant une différence, c'est à dire, une propriété n'existant que pour chaque espèce. Dans sa *Philosophia Botanica*, Linné entreprend de construire un système de classification discrète (car l'espace entre les genres doit être vide) et fini (parce qu'il faut que le nombre des genres soit limité, étant donné que leur caractéristiques peuvent varier seulement en fonction de quatre paramètres: le nombre, la forme, la position et la proportion). La classification procède ainsi de manière descendante, en commençant par les catégories les plus amples afin de déterminer successivement les inférieures, qui de cette façon reprennent les caractéristiques génériques.

Du point de vue gnoséologique, Linné opte pragmatiquement pour le système artificiel, qui (contrairement au système naturelle) prit en compte un nombre limité des

¹³ Porfirio, *Isagoge*, éd. Juan José García Norro et Rogelio Rovira (Barcelona: Anthropos Editorial, 2003), 15, 17 y 17, 9.

¹⁴ A. L. Panchen, *Classification, evolution, and the nature of biology* (Cambridge University Press, 1992), 16-19.

¹⁵ C. Linné, *Philosophie botanique: dans laquelle sont expliqués les fondements de la botanique ; avec les définitions de ses parties, les exemples des termes, des observations sur les plus rares, enrichie de figures*, 1788.

caractères du genre. En ce qui concerne la *dénomination*, le ‘nom spécifique légitime’, soumis à une série de normes, devait reprendre dans un maximum de douze mots les caractères essentiels de l’espèce.

Pour conclure: le ‘sens classique’ attribué à l’essentialisme peut s’appliquer à la taxinomie du premier Linné, où la classification, la dénomination et la définition sont inextricablement liées¹⁶: la classification est réalisée en attribuant un nom et une définition à chaque taxon (en termes de propriétés intrinsèques nécessaires et suffisantes) et les définitions se rangent dans un système naturel.

1.2. La forme comme classe statistique: de la méthode des exemplaires à la taxinomie numérique.

Dans le contexte de la philosophie du langage, Wittgenstein a entériné le terme ‘ressemblance familiale’ pour expliquer la manière dans laquelle l’on regroupe certaines entités sous les mêmes mots: beaucoup des choses qu’on considère comme semblables ne partagent pas des propriétés définissant leur essence de manière nécessaire et suffisante, mais elles sont rattachées par “un réseau complexe d’analogies qui s’entrecroisent et s’enveloppent les unes les autres”¹⁷; autrement dit: il n’y a pas d’essence partagée mais des traits superposés, comme il arrive entre les membres d’une famille. Dans cette perspective, la méthode définitoire consiste à configurer un listing de propriétés qui agit comme définition de la classe sans qu’aucune d’elles en particulier soit toujours présente chez tous les individus qui la composent. Perçue comme une alternative tant au nominalisme qu’au réalisme, la notion de ‘ressemblance familiale’ acquit un sens naturel à l’heure de dépeindre la ‘ressemblance taxinomique’¹⁸.

Même si l’histoire de l’essentialisme tient pour acquis que la notion de ‘ressemblance familiale’ est une innovation récente en taxinomie, l’analyse des conséquences ontologiques des pratiques classificatoires constate une réalité fort différente: pendant la deuxième moitié du XVIIIe siècle et la première moitié du XIXe, les taxinomistes (inclus le même Linné à partir de 1753¹⁹) ont introduit des changements méthodologiques dans l’identification des taxons qui ont provoqué la crise de l’essentialisme logique²⁰.

¹⁶ Alvargonzález, *El sistema de clasificación de Linneo*, 68.

¹⁷ L. Wittgenstein, *Investigations philosophiques* (Librairie Gallimard, 1961), 148.

¹⁸ R. R. Sokal et P. H. A. Sneath, *Principles of numerical taxonomy* (WH Freeman San Francisco, 1963), 14.

¹⁹ C. Linné et L. Salvii, *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. (Holmiae: Impensis Direct. Laurentii Salvii, 1758).

²⁰ F. W Pennell, “Genotypes of the Scrophulariaceae in the First Edition of Linne's "Species Plantarum",” *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 82 (1930): 9–26; W. T. Stearn, “An introduction to the ‘Species Plantarum’ and cognate botanical works of Carl Linnaeus,” dans *Ray Society facsimile of Linnaeus, Species Plantarum, vol. 1* (London, 1957); Winsor, “Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy”; Alvargonzález, *El sistema de clasificación de Linneo*.

Dans la méthodologie dite ‘concept classificatoire de type’²¹, ‘méthode du type’²² ou ‘méthode des exemplaires’²³, les catégories taxinomiques sont construites à partir de l’un de leur membres: on choisit l’exemplaire ou ‘type’ d’un groupe taxinomique et on compare avec lui les membres potentiels du taxon, qui seront admis s’ils partagent avec l’exemplaire typique la majorité de leur caractères, mais aucun d’eux en particulier. Cette procédure s’applique à tous les rangs taxinomiques: une espèce peut s’employer à caractériser (être le type pour) un genre, un genre une famille, etc. L’idée de l’échelle des êtres contribua aussi à la crise de l’essentialisme taxinomique, dans la mesure où elle “amène comme conséquence majeure l’effacement de l’habitude générale de penser le monde vivant en termes d’espèces”²⁴.

Michel Adanson fut l’un des premiers à prendre une claire conscience des implications de la nouvelle méthode; en niant qu’on peut définir les taxons moyennant de propriétés nécessaires et suffisantes, il a parié qu’on devait considérer la totalité des caractères pour établir la similitude taxinomique. Dans sa *Philosophie des sciences inductives*, William Whewell reconnût les conséquences gnoséologiques de cette transformation dans les pratiques classificatoires: tandis que les logiciens parlaient de la ‘méthode ‘méthode définitionnelle’, les botanistes et les zoologues utilisaient des procédures très différentes pour caractériser les unités taxinomiques. Dans la ‘méthode du type’ “on peut offrir une description spécifique d’une de ces classes, mais il est évident que cette définition ne contient pas l’essence de la chose”²⁵. La construction des classes naturelles au moyen du regroupement inductif—dit Whewell—“ne fait référence ni à des paroles ni à des définitions, mais aux choses” et, par conséquent, les définitions “ne sont ni absolues ni permanentes”²⁶.

Malgré l’utilisation de la méthode des exemplaires, la conception de la ressemblance taxinomique comme ressemblance familiale ne mena pas à une réorganisation de la systématique jusqu’à l’apparition de la taxinomie numérique dans les années 1960²⁷. Sokal et Sneath ont récupéré la conception de la classification naturelle comme cela qui, en tenant compte du nombre maximum de caractères, permet de construire la ‘similitude globale’ sur des relations ‘phénétiques’ entre les organismes actuels.

Grâce au développement des techniques computationnelles permettant de brasser une grande quantité de données, la phénétique se propose de développer des méthodes numériques objectifs et reproductibles pour évaluer l’affinité taxinomique et

²¹ P. L. Farber, “The type-concept in zoology during the first half of the nineteenth century,” *Journal of the History of Biology* 9, n° 1 (1976): 93-95.

²² W. Whewell, *The philosophy of the inductive sciences: founded upon their history*, 2 vol., 2nd éd. (London: JW Parker, 1847).

²³ Winsor, “Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy.”

²⁴ H. Le Guyader, “Le concept de plan d’organisation: Quelques aspects de son histoire,” *Revue d’histoire des sciences* 53, n° 3 (2000): 339-379.

²⁵ Whewell, *The philosophy of the inductive sciences*, vol. 2, 370.

²⁶ Ibid., vol. 2, 372 et 422.

²⁷ Sokal et Sneath, *Principles of numerical taxonomy*.

construire un ordre hiérarchique de taxons²⁸. La taxinomie numérique représente dans une matrice de données les entités à regrouper ('unités taxonomiques') et les 'unités de caractère', montrées en différents états. Les unités de caractère se définissent comme des unités d'information: attributs binaires (présents ou absents) d'un organisme contenant d'information (morphologique, physiologique ou éthologique) pour l'identifier et calculer leurs similitudes (coefficient de corrélation) et leur différences (mesures de distance) avec d'autres organismes. Cependant, malgré l'objectivité rigoureuse²⁹ de la méthodologie utilisée pour établir la ressemblance, la définition de 'caractère' et d'homologie est très pauvre, vague et ambiguë: le caractère est définie comme une propriété individuelle qui varie entre organismes²⁹ et l'homologie se voit résider dans le "sens commun"³⁰.

Dans la taxinomie numérique, l'organisme est formalisé comme un ensemble de caractères et les taxons ('types') comme un ensemble statistique de caractères³¹. L'induction statistique remplace la déduction logique caractéristique de l'essentialisme taxinomique, mais toutes les deux partagent une vision fondamentale de la diversité biologique fondée sur l'idée de classe, selon laquelle le taxon est conçu comme une collection d'éléments construite à partir des caractères partagés par leur membres.

1.3. La forme comme classe naturelle: des classes biologiques aux individus

Dans leur croisade contre l'essentialisme, les théoriciens de la Synthèse Moderne ont développé des alternatives au concept logique d'espèce qu'ont essayé d'éliminer toute référence à la ressemblance, un tour théorique essentiel dans la disparition du concept de forme dans le darwinisme. La stratégie épistémologique consiste à concevoir les espèces non comme des classes composées d'individus semblables, mais comme des *entités réelles*, des groupes d'organismes liés par quelque critère biologique. La solution la plus célèbre au problème de la réalité des espèces a consisté à souligner l'importance des propriétés relationnelles et particulièrement les relations reproductives reliant les individus qui font une espèce. Bien que la définition des espèces basée sur des critères reproductifs eût été formulée par Buffon en dehors de l'évolution, elle prit son essor lorsque la génétique des populations permit de traduire l'isolement reproductif en langage de la génétique. Initialement formulée par Mayr, le concept biologique définit l'espèce comme "un groupe de populations naturelles à l'intérieur desquelles les individus sont réellement ou potentiellement capables de se croiser et sont isolées du point de vue reproductif des autres groupes équivalents"³².

²⁸ Ibid., 48.

²⁹ Ibid., rub. 5.2.

³⁰ Ibid., 70.

³¹ R. R. Sokal, "Typology and empiricism in taxonomy," *Journal of Theoretical Biology* 3, n°. 2 (1962): 230-267.

³² E. Mayr, *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist* (New York: Co-

Néanmoins, ni le concept biologique ni des autres alternatives essayées dans la Synthèse Moderne réussirent à offrir une propriété nécessaire et suffisante qui permettrait de définir l'espèce comme classe naturelle et, avec cela, d'identifier comme telle une collection d'organismes³³. Dans ce contexte se posa la célèbre conception des espèces comme *individus*. Quoique l'histoire de l'essentialisme l'attribue au darwinisme, "la logique des espèces comme individus est indifférente envers l'alternative entre fixisme et transformisme"³⁴. De fait, elle apparaît déjà dans l'œuvre tardive de Buffon, qui, sans admettre l'évolution des espèces, nie l'existence de critères permettant de définir les espèces comme classes naturelles et leur définit comme des entités réelles ou singularités historiques comparables aux totalités organiques³⁵.

Dans le contexte du darwinisme, Ghiselin³⁶ et désormais beaucoup d'autres biologistes et philosophes de la biologie³⁷ ont récupéré la conception individualiste des espèces. La relation ontologique entre organisme et espèce ne doit pas se poser comme une relation d'appartenance (membre/classe) mais méreologique (tout/partie): les organismes appartiennent à une espèce s'ils sont causalement connectés, indépendamment de son pareil. Dans la perspective individualiste, les taxons n'ont pas d'essences; seulement les individus sont réels, alors que les classes sont des abstractions, des groupes conventionnels d'organismes. En absence de caractères définitoires—dit Ghiselin, les noms spécifiques (tout comme les noms propres) doivent se fixer par ostension; il faut remplacer la définition par le diagnostic ou la description, en faisant un listing des propriétés partagées par la majorité des parts composant une espèce. L'individualisme récupère, ainsi, la conception des classes comme des groupements statistiques³⁸.

On a vu comment dans l'ontologie assumé et formalisé par la taxinomie et généralisée par la Synthèse Moderne, les organismes et les taxons deviennent collections de traits: soit comme des classes logiques, des regroupement statistiques ou des classes naturelles, les espèces sont conçues comme des ensembles d'individus, compris à son tour comme des groupements de caractères. Comme on le verra plus tard, cette conceptualisation du vivant trouvera une continuité naturelle dans la formalisation des organismes comme des collections statistiques de caractères articulée par la

lumbia Univ. Press, 1942).

³³ J. Gayon, "The individuality of the species: A Darwinian theory?—from Buffon to Ghiselin, and back to Darwin," *Biology and Philosophy* 11, n° 2 (1996): 217; E. Sober, "Evolution, population thinking, and essentialism," *Philosophy of Science* 47, n° 3 (1980): 350–383.

³⁴ Gayon, "The individuality of the species," 227.

³⁵ G. L. L. Buffon et L. J. M. Daubenton, *Histoire naturelle générale et particulière : avec la description du Cabinet du Roy*, 1749, T. IV, 384-385.

³⁶ M. T. Ghiselin, "An application of the theory of definitions to systematic principles," *Systematic Biology* 15, n° 2 (1966): 127; M. T. Ghiselin, "A radical solution to the species problem," *Systematic Zoology* 23, n° 4 (1974): 536–544.

³⁷ D. L. Hull, "A Matter of Individuality," *Philosophy of Science* 45, n° 3 (1978): 335-360.

³⁸ Hull, "The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I)," 323-326.

génétique des populations. Dans la prochaine section, nous contrastons cette ontologie avec la conception de la diversité organique dérivée des pratiques morphologiques.

2. LA FORME COMME TYPE. LA MORPHOLOGIE PURE

Morphologie: *de la contemplation de la forme, dans ses parties et dans son ensemble, ses concordances et discordances, sans tenir compte d'aucune autre chose*

GOETHE, 1810

Comme nous le vérifierons tout au long des trois sections articulant ce chapitre, l'ontologie qui en découle des pratiques morphologiques est fort différente de l'univers biologique qui se dégage de la taxinomie et la biologie populationnelle. D'abord, parce que l'objectif de la morphologie pure n'est pas de classer les espèces mais de *définir* la forme organique; deuxièmement, parce que la conception morphologique des organismes ne se pose pas en termes de classes et propriétés, mais en vertu de la *relation entre tout et partie*; finalement, parce que cette approche à l'individualité biologique détermine la *conception morphologique de la similitude et la différence* entre les formes organiques. Dans la dernière section, nous examinerons les divers interprétations du status épistémologique et ontologique qui correspond au concept morphologique de type.

2.1. La définition de la forme

La morphologie et la taxinomie ont des objectifs épistémologiques radicalement différents: la morphologie ne s'occupe pas de classer les espèces, mais de définir la forme organique en vue d'établir des correspondances entre les parties (homologies) et les ensembles organiques (plans corporels).

La plupart des discussions contemporaines sur la définition d'homologies et de plan corporel admet "la puissance de l'intuition" pour décomposer les ensembles organiques en parties naturelles et appréhender des formes semblables³⁹. Or, de la même façon que dans le laboratoire le biologiste utilise des protocoles pour la conduite des expériences, le morphologiste a besoin des critères cohérents pour décomposer le tout et déterminer la ressemblance. En fait, l'histoire de la morphologie peut être décrite comme "une recherche de critères rationnels qui obtienne en générale ce que notre intuition fourni dans des cas spécifiques"⁴⁰. À son tour, au cours du

³⁹ J. H. Woodger, *The axiomatic method in biology* (C.U.P, 1937), 137; G. von Dassow et E. Munro, "Modularity in animal development and evolution: elements of a conceptual framework for EvoDevo," *J. Exp. Zool.(Mol. Dev. Evol.)* 285 (1999): 307-325.

⁴⁰ von Dassow et Munro, "Modularity in animal development and evolution," 312.

siècle dernier le développement de certaines branches des mathématiques a permis de formaliser les critères rationnels de la morphologie. Par conséquent, contrairement au but classificateur de la taxinomie, l'objectif définitoire de la morphologie lui demande de fournir des critères rigoureux pour définir et comparer la forme biologique.

Les critères utilisés par la morphologie pour décrire et représenter la forme organique correspondent aux deux significations intuitives du concept: la forme peut faire appel à la *figure* ou à la *structure* d'un objet biologique⁴¹. Chacun de ces modes d'organisation morphologique est caractérisé par des propriétés spécifiques, se formalise de différentes façons et donne lieu à des différents types de morpho-espace ("une représentation de la forme, figure ou structure possible d'un organisme"⁴²), en permettant non seulement de générer un cadre comparatif descriptif, mais surtout de comprendre la logique de la forme organique⁴³.

2.1.1. La forme comme figure

La prétopologie aristotélicienne

Dans la première section on a examiné comment la méthode de définition caractéristique de l'essentialisme logique attribuée à Aristote est une interprétation ultérieure de la scolastique que Linné appliqua à la classification. En tenant compte de la réinterprétation contemporaine de l'*Histoire des animaux*⁴⁴, on essayera de démontrer ici une thèse très différente: la recherche aristotélicienne sur la diversité biologique peut être considérée comme le projet fondateur de la morphologie.

La définition (non la classification) des animaux est le vrai objectif épistémologique de l'*Histoire des animaux*. En partant de la constatation que les parties sont répétées dans des espèces distinctes, Aristote entreprend de définir les animaux au moyen de la recherche de leur différences, c'est-à-dire "de quelles et de combien par-

⁴¹ R. H. Benson, "Deformation, Da Vinci's concept of form, and the analysis of events in evolutionary history," *Palaeontology, Essential of Historical Geology* (1982): 241-77. Cit. en Rasskin-Gutman and Buscalioni, "Affine transformations as a model of virtual form change for generating morphospaces."

⁴² M. Ridley, *Evolution* (Wiley-Blackwell, 2004).

⁴³ D. Rasskin-Gutman et A. D. Buscalioni, "Theoretical morphology of the Archosaur (Reptilia: Diapsida) pelvic girdle," *Paleobiology* 27, n° 1 (2001): 59-78.

⁴⁴ P. Pellegrin, "Logical difference and biological difference: the unity of Aristotle's thought," dans *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, éd. J. G. Lennox et A. Gotthelf, 1987, 313-338; J. Lennox, "Kinds, forms of kinds, and the more and the less in Aristotle's biology," dans *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, éd. J. G. Lennox et A. Gotthelf, 1987, 339-359; D. M. Balme, "Aristotle's use of division and differentiae," dans *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, éd. J. G. Lennox et A. Gotthelf (Cambridge: Cambridge University Press, 1987), 69-89; P. Pellegrin, "Taxonomie, moriologie, division," dans *Biologie, Logique et Métaphysique chez Aristote*, éd. D. Devereux et P. Pellegrin (Éditions du Centre national de la recherche scientifique, 1990), 37-48; P. Pellegrin, *La classification des animaux chez Aristote: statut de la biologie et unité de l'aristotélisme* (Les Belles lettres, 1982).

ties est constitué chaque être vivant”⁴⁵. La méthodologie utilisée à ce propos n’est pas la ‘division dichotomique’ que Linné appliquera aux catégories taxinomiques, mais la ‘division définitoire’ (*diairesis*), où la définition des parties (non des taxons) se réalise au moyen de l’outil logique conformé par la paire conceptuelle *genos/eidos*. Au contraire des catégories taxinomiques, *genos* et *eidos* ne sont pas des concepts extensionnels mais logiques, et ils ne sont pas destinés à classer mais à définir les objets. Dans cette perspective, la paire *genos/eidos* est lié avec l’hylémorphisme aristotélicienne d’une manière très distincte à la lecture héritée de l’essentialisme: le *genos* agit comme le substrat matériel qui, lorsqu’une différence formelle l’est appliqué, est qualifié ou différencié dans des *eidê* distincts:

– D’abord, Aristote constate que les parties associées aux fonctions animales universelles (la locomotion, l’ingestion, la digestion, la reproduction et la sensation) sont morphologiquement semblables dans certains animaux et distinctes dans d’autres. Ainsi, pour se mouvoir, les poissons ont des nageoires, les oiseaux des ailes et les tétrapodes des pattes, trois *genres* qui peuvent se mettre en rapport au moyen de l’*analogie*.

– Chacun de ces genres peut être divisé ou différencié dans leur *eidê* respectifs. La conception du *genos* comme un substrat matériel sur lequel pratiquer la division demande que les membres du *genos* partagent une propriété sur laquelle appliquer la différence. En ce sens, la méthode aristotélicienne se sépare radicalement de la *diairesis* platonicienne qui héritera la taxinomie: premièrement, la différence ne peut pas se poser en termes de possession-privation; deuxièmement, l’opposition entre les *eidê* résultantes de la division d’un *genos* doit reposer sur la contrariété: deux qualités *a* et *b* (par exemple, deux formes) appartiennent au même genre si l’on peut déformer (mentalement) l’une dans l’autre de façon continue. L’unité de la définition est ainsi préservée, en assurant que la différence finale implique leur prédécesseurs.

– Les *eidê* résultants peuvent agir, à son tour, de genre pour une division ultérieure. Au contraire des catégories taxinomiques qui agissent comme références fixes dans un système de catalogage, les termes *genos* et *eidos* sont relatifs⁴⁶. Lorsqu’on divise “par la différence de la différence”⁴⁷, les variations distinguant les espèces sont du plus au moins. Ainsi, alors que les différences entre les oiseaux et les poissons appartiennent à la forme, les oiseaux se distinguent par le plus et le moins de leur parties: “les uns ont des pattes longues, d’autres courtes, et la langue les uns l’ont large, d’autres étroite”⁴⁸. Comme l’a reconnu D’Arcy Thompson, la méthode de division d’Aristote constitue le premier essai pour comparer topologiquement les formes organiques; l’équivalence par excès ou par défaut est, en fait, l’équivalence topolo-

⁴⁵ Aristóteles, *Las partes de los animales*, trad. E. Jiménez Sánchez-Escariche, Gredos. (Madrid, 2000), II 646a1-10.

⁴⁶ D. M. Balme, “Aristotle’s Biology was not essentialist,” dans *Philosophical Issues in Aristotle’s Biology*, 1987, 296.

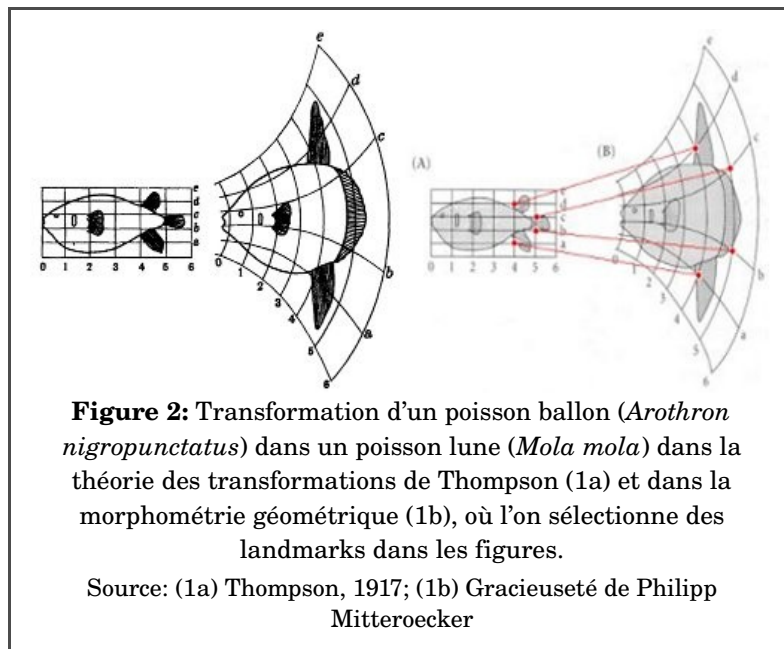
⁴⁷ Aristóteles, *Metafisica*, trad. Calvo Martínez, T., Introducción, traducción y notas de Tomás Calvo Martínez. (Madrid: Gredos, 1994), Z. 1038a, 10-11.

⁴⁸ Aristóteles, *PA*, IV. 692b, 5-9.

gique: chaque *genos* se subdivise en un sous-ensemble d'*eide* dont les représentants ont une organisation identique (le même 'type') et, à son tour, admettent des variations quantitatives⁴⁹.

La réinterprétation taxinomique de la méthode aristotélicienne empêcha l'analyse de la figure de devenir un vrai programme de recherche jusqu'à beaucoup plus tard. Les premières techniques pour comparer la figure de formes naturelles se sont développées dans le cadre de l'art de la Renaissance. L'analyse moderne de la figure subordonnée aux objectifs épistémologiques de l'anatomie comparée ne s'est initié qu'à 1917, avec la publication du célèbre traité de D'Arcy Thompson *On growth and form*⁵⁰.

La formalisation de la figure: de la théorie des transformations à la morphologie géométrique



Dans le chapitre "Sur la théorie des transformations ou de la comparaison de formes proches", Thompson introduit l'idée de comparer les formes biologiques en inscrivant leur figure dans un système de coordonnées et la transformant au moyen de la simulation mathématique de forces de dilatation, d'aplanissement ou de coupure dont l'expression peut être visualisée moyennant un quadrillage de déformation. De cette

⁴⁹ R. Thom, "Homéomères et anhoméomères en théorie biologique d'Aristote à aujourd'hui," dans *Biologie, Logique et Métaphysique chez Aristote* (Paris: Éditions du CNRS, 1990), 491-551.

⁵⁰ D. W. Thompson, *On growth and form* (Cambridge University Press Cambridge, 1942).

manière, la transformation d'une figure génère d'autres figures qui entretiennent une correspondance avec des formes réelles (Cf. Fig. 2). La théorie des transformations montre qu'en changeant un nombre réduit de propriétés, on peut obtenir des transformations dramatiques entre des objets biologiques, de sorte que des corrélations qui semblent trop complexes pour être analysés sont susceptibles d'une expression graphique très simple⁵¹.

La théorie des transformations est un événement dans l'histoire de la morphologie: d'un côté, elle inaugure la morphologie théorique contemporaine, puisqu'elle rend possible de concevoir les changements morphologiques comme des transformations mathématiques qui permettent de visualiser un morpho-espace; d'un autre côté, elle établit les bases pour la naissance de la morphologie géométrique⁵² dans les années 1980, qui (grâce au développement de la computation et la statistique multivariante) permettra de décrire de manière objective et quantitative les transformations qualitatives générées par la méthode thompsonienne.

En morphologie géométrique, une 'conFiguretion' est définie par la collection de coordonnées de points de référence dans une figure ou volume ('landmarks') qui représentent la localisation de traits biologiquement éminents (Cf. Fig. 2). Chaque forme occupe un lieu spécifique dans l'espace des formes possibles, définies par la variation dans les positions relatives de l'ensemble de landmarks.

2.1.2. La forme comme structure

L'analyse de la figure est insuffisante pour individualiser les parties et établir leur ressemblances. D'abord, son potentiel se limite à la comparaison de formes proches. De fait, la morphologie comme discipline naît précisément de la nécessité de développer d'autres méthodes pour capturer l'unité de plan, face la constatation de l'insuffisance de la figure révélée tant par les analogies que par les variations morphologiques des parties homologues:

On se rabattait [...] sur la considération des formes, en paraissant pas s'apercevoir que la forme est fugitive d'un animal à l'autre. J'aurais donc fourni aux considérations d'analogie une base qui leur avait manqué jusqu'alors, quand je proposai de faire porter les recherches uniquement sur la dépendance mutuelle, nécessaire, et par conséquent invariable des parties⁵³.

Deuxièmement, dans quelques cas la figure est par principe insuffisante⁵⁴: tandis que pour définir la forme de l'ovaire suffisent des critères intrinsèques basés sur la

⁵¹ F. L. Bookstein, "The study of shape transformation after D'Arcy Thompson," *Math. Biosci* 34 (1977): 2741.

⁵² F. L. Bookstein, "Foundations of Morphometrics," *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, n° 1 (1982): 451-470.

⁵³ E. Geoffroy Saint-Hilaire, *Philosophie Anatomique* (Paris: J. B. Baillière, 1818), xxxij.

⁵⁴ B. A. Young, "On the necessity of an archetypal concept in morphology: With special reference to the concepts of 'structure' and 'homology'," *Biology and Philosophy* 8, n° 2 (1993): 228.

structure et l'organisation cellulaire, au cas de l'artère carotide, seulement la relation positionnelle avec l'artère dont elle bifurque et celle qu'elle approvisionne, ainsi que la relation avec les éléments morphologiques adjacents permet de l'identifier et la définir. Dans ce cas, il faut comprendre la forme comme structure.

Le principe des connexions

Tout au long du Moyen Âge et de la Renaissance et à l'exception de quelques essais indécis comme celui de Pierre Belon, la diversité morphologique fut abordée avec l'objectif de l'ordonner et non de la formaliser⁵⁵. Ce projet devra attendre jusqu'aux fins du XVIIIe siècle pour être 'réinventé' par les fondateurs de l'anatomie comparée. Le registre de la diversité organique et la recherche de lois universelles hérité de l'Illustration permettent qu'un nombre croissant de naturalistes commence à réclamer une réforme profonde de l'histoire naturelle qui culminera dans la fondation de la morphologie. Opposés au rejet de la systématique et à la brillance spéculative de Buffon et impressionnés par le succès des systèmes classificatoires dans la minéralogie, la cristallographie et la botanique, les premiers morphologistes, avec Félix Vicq d'Azyr et Louis Jean-Marie Daubenton à la tête, revendiquent la nécessité d'appliquer la même rigueur scientifique à la comparaison anatomique. On commence à concevoir en France la morphologie pure (aussi dite transcendantale, idéaliste ou rationnelle), qui pendant la première moitié du XVIIIe siècle et la deuxième du XIXe, s'étendra d'abord par l'Allemagne et plus tard par l'Angleterre.

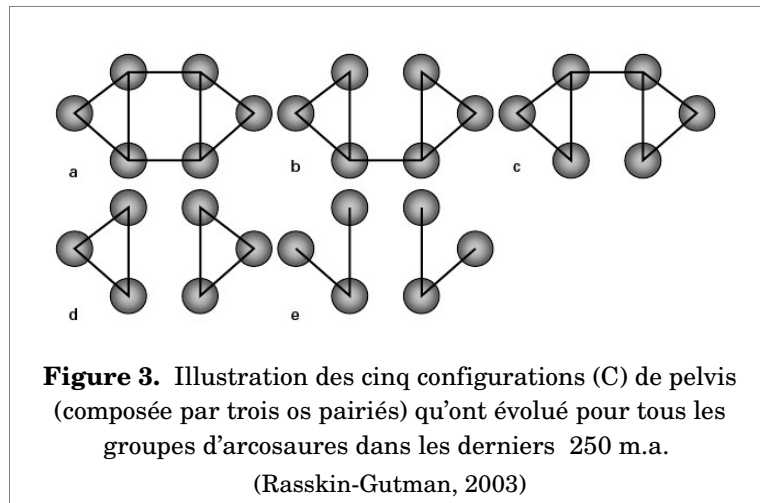
C'est dans ce contexte-là que la méthodologie d'Étienne Geoffroy Saint Hilaire⁵⁶ permet d'appréhender l'unité de plan avec une rigueur sans précédents qui fait de la définition des parties animales et l'établissement de leur identités un vrai programme de recherche. La conquête de Geoffroy ne résida autant dans l'originalité radicale de sa perspective que dans expliciter une "méthode naturelle" basée sur deux grands principes qui permirent de fonder le sentiment vague de ressemblance⁵⁷: (1) le principe de l'*unité de composition* postule que tous les animaux sont composés par les mêmes 'matériels organiques', ce qui permet d'établir la *théorie des analogues*, selon laquelle toutes les parties du plan d'organisation d'une espèce ont son équivalent dans les parties d'autres espèces; (2) l'*unité de plan* s'établit par le *principe des connexions*, selon lequel, dans les parties analogues les matériels constitutifs ont la même position relative et maintiennent entre eux des relations identiques. En définitive, la Nature n'utilise pas d'organes nouveaux mais des variations du même schéma.

⁵⁵ S. Schmitt, *Aux origines de la biologie moderne. L'anatomie comparée d'Aristote à la théorie de l'évolution*, Éditions Belin. (Paris, 2006), 75.

⁵⁶ *Philosophie Anatomique*.

⁵⁷ Ibid., XX. "On voulait ne pas s'écarter de la route Aristotélique; mais on manquait de règles qui pussent guider dans le voyage" (Vol. 2, XXX)

De sa formulation à l'actualité, la méthode geoffroyenne est devenue l'instrument principal pour définir la ressemblance morphologique. Dans les dernières années, la morphologie théorique a développé divers instruments formels pour quantifier et représenter les deux composants de la structure compris dans la méthode geoffroyenne⁵⁸: les *orientations* ou les positions relatives peuvent se formaliser au moyen d'une matrice multidimensionnelle d'angles et de distances qui génère un morpho-espace de dispositions, l'espace résultant des différentes positions des éléments composant une structure morphologique; les *relations de connectivité* entre les éléments d'une structure (par exemple, les articulations entre les os qui forment un composé squelettique) se formalisent au moyen d'une matrice d'incidence ou d'adjacence qui permet construire un morpho-espace de connexions. Grâce à la théorie de graphes, les structures morphologiques peuvent se représenter comme l'ensemble de sommets ou de nœuds (le nombre d'éléments) et d'arêtes (les connexions entre les sommets) (Cf. Fig. 3).



2.2. La forme du tout et la forme des parties

L'objectif définitoire de la morphologie détermine la conception des organismes et les formes supérieures d'organisation, qui ne se pose pas en termes de classes et propriétés mais en vertu de la relation tout/partie: les formes vivants ne sont pas des classes caractérisées par des propriétés ou des collections de traits mais des totalités constituées par des parties articulées; “[l’analyse] de l’organisme—dans le mots de Foucault—prend le pas sur la recherche des caractères taxinomiques”⁵⁹. D’un autre côté, si pour classer les espèces (taxinomie) ou formaliser des processus de spécia-

⁵⁸ Cf. Rasskin-Gutman et Buscalioni, “Affine transformations as a model of virtual form change for generating morphospaces.”

⁵⁹ Foucault, *Les mots et les choses*, 14.

tion (biologie des populations), on peut utiliser n'importe quel type de propriété et à n'importe quelle échelle organisationnelle, la morphologie aspire à caractériser formellement l'organisation à l'échelle anatomique.

L'hylémorphisme aristotélicien est le premier programme de recherche qui explore en profondeur l'autonomie relative de la forme organique, articulée autour de la dualité tout/partie. En concevant la matière comme matière organisée, Aristote s'oppose autant au réductionnisme des physiologistes qu'à l'idéalisme platonicienne. Chez les *Parties des animaux*, la dualité mélange/structure (matière/forme) se traduit par une distinction fondamentale entre deux types de parties organiques: les 'homeomères' (le sang, le sérum, la graisse, la moelle, la semence, le lait, la chair) résultent du mélange des quatre éléments, ce que leur confère certaines qualités comme la dureté ou la mollesse; les 'anhomeomères' (la tête, les membres, les organes) sont conformées des homeomères dans une disposition spatiale, ce que leur permet remplir certaines fonctions. D'où le fait que les homeomères peuvent se diviser en parties égales au tout (une portion de chair ou de sang est homogène par rapport à toute la chair ou le sang d'un animal), tandis que les fragments qui résultent de la division des anhomeomères ne peuvent pas se comprendre que relativement au tout d'où ils procèdent (une partie d'une tête n'est pas une tête)⁶⁰.

La distinction aristotélicienne entre homeomères et anhomeomères s'est maintenue (avec de différent terminologie) jusqu'au milieu du XIXe siècle: les éléments s'identifient avec les éléments chimiques et les homeomères avec les tissus, mais les parties anhomeomères continuent à se considérer les unités basiques de l'organisation vitale. Toutefois, depuis la fin du XIXe siècle, l'irréductibilité de l'échelle morphologique a été menacé par un réductionnisme de plus en plus puissant entêté à reconstruire la forme organique à partir des 'particules élémentaires' de l'organisation vitale. D'abord face au réductionnisme cellulaire, plus tard face au réductionnisme chimique, le nouveau organicisme, confronté autant à l'holisme vitaliste qu'au réductionnisme mécaniste, a revendiqué l'idée de hiérarchie organisationnelle⁶¹.

L'exaltation des gènes et des molécules dans l'ère moléculaire a ré-suscité la perspective organiciste. Dans ce nouveau contexte théorique, la réflexion autour de la définition des parties et leur articulation est devenue un sujet récurrent: les organismes sont des totalités organisées hiérarchiquement en parties composées par d'autres parties ou modules (les cellules sont partie des tissus, les tissus des organes, les organes des systèmes organiques...), ce qui demande de reconnaître autant l'autonomie relative des modules composant les êtres vivants que leur intégration: d'un côté, les modules requièrent des caractérisations spécifiques à son échelle d'organisation; en particulière, la biologie théorique a reconnu un "domaine légitime pour les modules

⁶⁰ Aristóteles, *Investigación sobre los animales* (Editorial Gredos, 1992), I. 1.

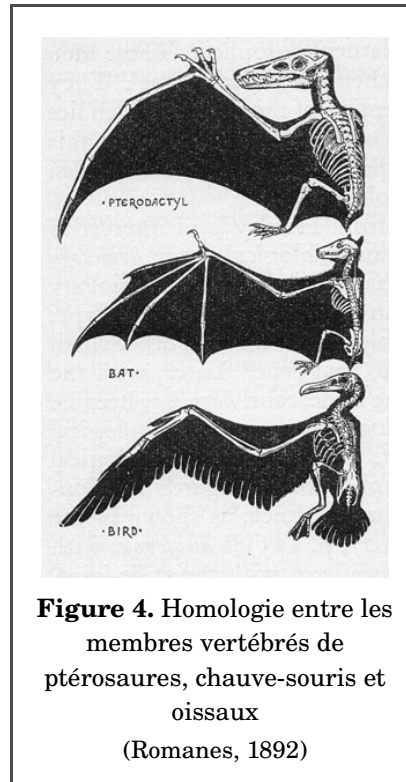
⁶¹ S. F. Gilbert et S. Sarkar, "Embracing complexity: organicism for the 21st century," *Developmental Dynamics* 219, n° 1 (2000): 1-9; A. Etxeberria et J. Umerez, "Organismo y organización en la biología teórica. Vuelta al organicismo 50 años después," dans *Medio siglo de doble hélice* (Palma de Mallorca: Edicions Universitat de les Illes Balears, 2006), 3-38.

morphologiques”, en récupérant “la semi-indépendance ontologique de la morphologie”⁶²; d’un autre côté, face à l’accumulation exponentielle de données moléculaires, on a revendiqué la nécessité d’unifier les ‘pièces’, en demandant une réorientation synthétique de la biologie⁶³: le tout organique est ontologiquement antérieur à ses parties, dont l’identification requière définir, d’abord, un concept d’organisme⁶⁴. Or, étant donné que les critères intrinsèques sont insuffisants pour identifier les parties et les totalités organiques, le grand objectif épistémologique de la morphologie consiste à établir les correspondances structurelles entre les parties et les plans corporels.

⁶² G. J. Eble, “Morphological modularity and macroevolution: conceptual and empirical aspects,” dans *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*, éd. W. Callebaut et D. Rasskin-Gutman (Boston, MA: MIT Press, 2003), 222.

⁶³ M. D. Laubichler et G. P. Wagner, “Organism and Character Decomposition: Steps towards an Integrative Theory of Biology,” *Philosophy of Science* 67, n°. 1, Proceedings of the 1998 Biennial Meetings of the Philosophy of Science Association. Part II: Symposia Papers (2000): S289-S300.

⁶⁴ G. P. Wagner et M. D. Laubichler, “Character identification in evolutionary biology: The role of the organism,” *Theory in Biosciences* 119, n°. 1 (2000): 20-40.



2.2.1. Les parties des animaux

Malgré les essais de réduction des échelles d'organisation supérieures aux inférieures, la biologie comparée a montré que les niveaux conformant la hiérarchie organique (organes, tissus, cellules, protéines, gènes) sont irréductibles et que, par conséquent, les relations d'identité seulement peuvent s'établir entre des structures appartenant à la même échelle⁶⁵.

Depuis qu'Aristote leur accordait un statut de (quasi)-*ousiai*, les parties anatomiques sont conçues comme des 'unités naturelles', bien qu'il y a encore des divergences importantes autour son statut ontologique⁶⁶. La modularité morphologique

⁶⁵ V. L. Roth, "Homology and hierarchies: Problems solved and unresolved," *Journal of Evolutionary Biology* 4, n° 2 (1991): 167-194; I. Brigandt, "Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability," *Biology and Philosophy* 22, n° 5 (2007): 709-725; Laubichler et Wagner, "Organism and Character Decomposition"; S. F. Gilbert et J. A. Bolker, "Homologies of process and modular elements of embryonic construction," *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)* 291 (2001): 1-12; S. F. Gilbert, J. M. Opitz, et R. A. Raff, "Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology," *Developmental Biology* 173, n° 2 (1996): 357-372; E. Abouheif et al., "Homology and developmental genes," *Trends in Genetics* 13, n° 11 (1997): 432-433; J. H. Woodger, *Biological principles: a critical study*, 2nd éd. (London: Routledge, 1929), 293.

⁶⁶ G. P. Wagner, "Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity," *Integrative and Comparative Biology* 36, n° 1 (1996): 36-43.

peut se contempler comme une propriété *constitutive* lorsqu'on recherche la décompossibilité des organismes, ou *relationnelle*, lorsqu'on enquête sur l'homologie entre les modules anatomiques⁶⁷. Les deux dimensions sont profondément liées, puisque, en général, l'identification d'une partie dépend de ce qu'on soit capable de la trouver dans d'autres organismes. D'où le fait que l'homologie soit considéré comme l'expression la plus visible de l'ordre naturel, car, divisant l'organisme par ses 'jointures naturelles', elle permet d'individualiser les caractères biologiques⁶⁸. Il n'est pas étonnant alors qu'il y a un accord généralisé sur considérer l'homologie un concept fondamental, sinon le "concept central" des sciences biologiques⁶⁹.

Le critère topologique, c'est-à-dire la détermination des positions relatives et des connexions entre les éléments des parties, est le critère essentiel dans la définition des modules morphologiques et la 'découverte' d'homologies. Les connexions entre les éléments permettent de définir les modules comme ces parties d'un système hautement intégrées et relativement indépendantes des autres modules⁷⁰. Ainsi, la main compte comme une structure modulaire parce que les doigts ont plus de relations entr'eux qu'avec d'autres parties du corps, ce qui permet que ses éléments partagent des ressources anatomiques telles que l'irrigation sanguine ou les patrons d'innervation⁷¹. Mais le critère topologique sert surtout à identifier les parties moyennant la comparaison. La définition d'homologie structurale correspond au principe des connections de Geoffroy reformulé par Owen et, face à l'intérêt darwinien pour les différences entre les traits associées aux fonctions adaptatives, a été reprise par la morphologie contemporaine⁷². Sont homologues deux structures qu'entretiennent avec les structures voisines les mêmes relations topologiques et les mêmes connexions, quelles que soient leurs formes et leurs fonctions⁷³. Depuis la publication du célèbre traité *On the nature of limbs*⁷⁴, le membre tétrapode est l'exemple le plus éclairant: malgré la variation dans la position le long de l'axe antéropostérieure, la fonction, la forme et le nombre des éléments distales, le patron ostéologique qui caractérise les membres des vertébrés tétrapodes est le même (Cf. Fig. 4)⁷⁵: le radius

⁶⁷ Eble, "Morphological modularity and macroevolution."

⁶⁸ R. Riedl, *Order in living organisms: a systems analysis of evolution* (Wiley, 1978).

⁶⁹ D. B. Wake, "Comparative terminology," *Science* 265, n°. 5169 (1994): 265.

⁷⁰ H. A. Simon, "The architecture of complexity," *Proceedings of the American Philosophical Society* 106, n°. 6 (1962): 467-482; R. A. Raff, *The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form* (USA: University of Chicago Press, 1996); Wagner, "Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity."

⁷¹ D. Rasskin-Gutman, "Modularity: Jumping Forms within Morphospace," dans *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*, éd. W. Callebaut et D. Rasskin-Gutman (Boston, MA: MIT Press, 2003), 207-220.

⁷² G. B. Müller, "Homology: the evolution of morphological organization," dans *Origination of organismal form. Beyond the gene in developmental and evolutionary biology*, éd. G. B. Müller et S. A. Newman (Cambridge: MIT Press, 2003), 51-69.

⁷³ R. Owen, *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals* (Royal College of Surgeons, 1843), 674.

⁷⁴ R. Owen, "On the nature of limbs," *Jan Van Voorst, London* (1849).

⁷⁵ J. H. Woodger, "On biological transformations," dans *Essays on Growth and Form Presented to*

d'un homme, d'un dauphin et celui d'une chauve souris ont tous à leur côté un autre os (l'ulna), en position distale les os du carpe et proximale l'humérus.

La définition structurelle d'homologie permet, donc, de rendre indépendante la structure tant de la figure que des fonctions des parties. D'un côté, l'homologie fait référence à une identité essentielle, et, en ce sens-ci, elle s'oppose à la similitude (*analogie*) associée à la performance de fonctions semblables; d'un autre côté, les organes sont homologues "par ce qu'ils sont, non par ce qu'ils font"⁷⁶. Le mérite qui a permis le critère topologique d'identifier l'identité entre des parties très diverses associées aux fonctions distinctes réside au fait que l'identité ne s'établit pas entre des organes complets, mais les parties sont partitionnées dans des sous-structures indépendantes entre lesquels s'établissent les relations d'identité⁷⁷.

Bien que la taxinomie aie besoin des critères offerts par la morphologie pour identifier les homologies permettant de classer les animaux, l'intérêt de la morphologie pour la 'mismité' des parties fait qu'elle s'occupe de deux phénomènes ignorés par le but classificateur de la taxinomie. D'abord, en morphologie l'homologie inter-organique ne s'établit pas seulement entre des espèces différentes; l'homologie *polymorphique*⁷⁸ désigne l'expression du même trait dans des états distincts dans la même population, tel que le tracte génito-urinaire chez les femelles et les mâles vertébrés. Deuxièmement, depuis Vicq d'Azyr la morphologie s'est consacrée à rechercher les relations de ressemblance qui peuvent s'établir non seulement entre les parties d'organismes distincts mais aussi entre celles du même individu (*homologies internes*): les appendices des arthropodes, les membres ou les vertèbres.

En ce qui concerne les parties nouvelles, la morphologie a aussi un approche très différente de celui de la taxinomie. En morphologie, on distingue deux grands types de *nouveautés morphologiques*⁷⁹: de nombreuses nouveautés consistent à un changement drastique dans un caractère de plan corporelle. L'un des principes méthodologiques basiques de la morphologie a consisté à dériver les nouvelles structures, si possible, des structures existantes. Le morphométrie contemporaine utilise autant des méthodes basées sur des *landmarks*⁸⁰ que des méthodes indépendantes d'homologie⁸¹ pour réaliser cette tâche. Or, il y a de nouveautés qui n'ont pas d'équivalent homologue ni chez le même organisme ni dans des organismes distincts. C'est le cas du caparaçon des tortues, les plumes ou le *corpus callosum* du cerveau mammifère. Du

D'Arcy Wentworth Thompson, 1945, 95–120.

⁷⁶ G. de Beer, *Homology, an Unsolved Problem* (Oxford University Press, 1971), 3.

⁷⁷ Schmitt, *Aux origines de la biologie moderne*, 259.

⁷⁸ Roth, "Homology and hierarchies," 169.

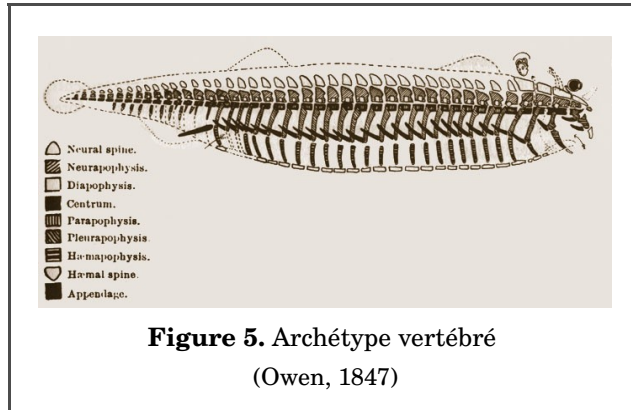
⁷⁹ G. B. Müller, "Epigenetic Innovation," dans *Evolution - The Extended Synthesis*, éd. M. Pigliucci et G. B. Müller, MIT Press. (Cambridge, 2010), 308-332.

⁸⁰ C. P. Klingenberg, "Novelty and "Homology-free" Morphometrics: What's in a Name?," *Evolutionary Biology* 35, n° 3 (2008): 186–190.

⁸¹ P. D. Polly, "Developmental Dynamics and G-Matrices: Can Morphometric Spaces be Used to Model Phenotypic Evolution?," *Evolutionary Biology* 35, n° 2 (5, 2008): 83-96.

point de vue de la taxinomie, cette distinction est insignifiante, car la nouveauté d'un trait est pertinente seulement si elle permet d'identifier un taxon.

2.2.2. Les plans corporels



Malgré les avertissements de la Synthèse Moderne contre la typologie, la reconnaissance d'archétypes, morphotypes ou *Baupläne*, c'est à dire de systèmes morphologiques partagés par des plans corporels apparemment divers, est sous-jacente à toute discipline morphologique⁸². Le concept de plan d'organisation émerge à la charnière des XVIIIe et XIXe siècles et (tout comme celui d'homologie) reprend de l'ampleur à la lumière de la biologie contemporaine.

D'abord, les plans corporels se définissent comme le résultat d'une combinatoire singulière de parties. Aristote fut pionnier dans l'exploration de cette stratégie méthodologique chez l'*Histoire des animaux*, où la définition des totalités organiques se réalise grâce à l'entrecroisement de toutes les différences ou, autrement dit, moyennant la combinatoire de *toutes les parties*. L'organisation de la diversité morphologique autour des parties distingue radicalement la définition aristotélicienne d'espèce du concept d'universel logique⁸³: premièrement, la division dichotomique pratiquée par l'Académie platonicienne et héritée par la taxinomie essentialiste (la définition des organismes à partir d'une seule ligne de différenciation) est impensable, étant donné que "plusieurs fois les genres se chevauchent"⁸⁴; deuxièmement, les genres et les espèces (compris dans son acception actuelle) sont postérieurs à la division, non antérieurs; finalement, le choix des parties comme objet d'étude inaugure la première biologie théorique de l'histoire, puisqu'elle permet de déborder l'abondance des

⁸² O. Rieppel, "'Type' in morphology and phylogeny," *Journal of Morphology* 267, n°. 5 (2006): 528.

⁸³ M. Furth, "Aristotle's biological universe: an overview," dans *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, éd. A. Gotthelf et J. G. Lennox (Cambridge University Press, 1987), 9-20.

⁸⁴ Aristóteles, *Reproducción de los animales*, trad. Sánchez, E. (Madrid: Gredos, 1994), II. 732b, 15-30.

formes vivantes pour découvrir la ‘logique de la forme’ organique, c’est-à-dire le nombre limité de combinaisons des parties et de ses variations. C’est pour ça qu’on a dit que la biologie aristotélicienne est plus proche de Mendeleïev que de Linné, puisque le problème de la diversité ne s’approche pas “en termes de constatation, comme il le feront les voyageurs et les taxinomistes depuis le XVIe siècle, mais en termes de construction d’un tableau de cas possibles”⁸⁵.

De nos jours, certains auteurs ont récupéré l’approche aristotélicien à la logique de la forme organique. Valentine et Hamilton définissent le plan corporel comme une combinatoire unique de parties: les traits caractérisant un plan corporel peuvent se trouver dans plus d’un phylum; c’est l’assemblage des parties ce qui est unique⁸⁶.

Or, la morphologie ne conçoit pas les totalités organiques comme simples conglo-mérats de parties; la définition morphologique des plans corporels exige de comprendre comment les parties sont disposées et articulées pour composer les totalités organiques:

– La majorité des plans corporels exhibe une forme de symétrie, soit radiale soit bilatérale⁸⁷. La recherche des symétries organiques a été présente tout au long de l’histoire de la morphologie. Aristote est le premier à identifier les axes de symétrie comme principes d’organisation des Bilateria⁸⁸, mais c’est dans la morphologie transcendantale que les différents genres de symétrie deviennent protagonistes dans l’organisation de la diversité animale. Toutefois, ce n’est qu’à la publication des *Matériels sur l’étude de la variation*⁸⁹ qu’on trouve une étude systématique de la répétition des parties autour l’idée de symétrie. De ce point de vue, la symétrie peut se comprendre comme un effet de la modularité morphologique dans la construction des parties, lorsque celles-ci se répètent en suivant un ou plus d’axes, ce qui génère une contrainte géométrique par rapport aux variations possibles⁹⁰. De cette façon, l’homologie interne permet de reconstruire des systèmes organiques et même des totalités corporelles en fonction des différents axes de symétrie. C’est le cas de l’archétype vertébré d’Owen⁹¹, qui dérive le squelette à partir de la répétition d’une seule partie (la vertèbre) le long de l’axe antéropostérieur (Cf. Fig. 5).

– Comme les parties sont partitionnées dans des sous-structures indépendantes et sont définies par les connexions entre leur éléments, l’identification de *Baupläne* re-

⁸⁵ M. Crubellier et P. Pellegrin, *Aristote: le philosophe et les savoirs*, Seuil. (Paris, 2002), 288-289.

⁸⁶ J. W. Valentine et H. Hamilton, “Body plans, phyla and arthropods,” dans *Arthropod relationships*, éd. R. A. Fortey et R. H. Thomas (Springer, 1998).

⁸⁷ Cependant, la bilatéralité cache des asymétries affectant la majorité des organes internes, comme le cœur, les poumons, le estomac, le foie, la rate ou les intestins.

⁸⁸ Aristotéles, *PA*, III 669a 18-26.

⁸⁹ W. Bateson, *Materials for the study of variation: treated with especial regard to discontinuity in the origin of species* (London: Macmillan and co., 1894).

⁹⁰ D. Rasskin-Gutman, “Organized mayhem in Bilateria Baupläne: symmetry and animal complexity,” *Coloquios de Paleontología* Ext. 1 (2003): 559-567.

⁹¹ R. Owen, *On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton* (London: R. and JE Taylor, 1848).

quiert de diviser l'organisme en parties dont les positions relatives et les connexions permettent de découvrir les similitudes qui se sous-tendent aux variations morphologiques.

L'idée de type appliquée aux plans corporels a reçu des noms divers: archétype, morphotype, Bauplan... On parlera de *Bauplan* en ce sens adopté par Woodger⁹², pour désigner le plan corporel partagé par les membres d'un phylum, en réservant le terme *archétype* à la désignation des structures partagées par plusieurs Bauplâne.

En générale, on distingue autour de trente-cinq phylums en vertu de son plan corporel⁹³. Trente d'eux sont bilatéraux et ces dernières sont à leur tour classés en proto-stomes et deutérostomes. Le manque d'accord sur le nombre précis de phylums dans lesquels la diversité animale peut s'organiser a conduit de nombreux auteurs à conclure que la reconnaissance de phylums est subjective ou arbitraire⁹⁴. Scholtz a objecté que les concepts de Bauplan et phylum encourent dans un raisonnement circulaire⁹⁵: le Bauplan fait un phylum, qu'à son tour est défini comme "tout ensemble de vies déterminé par un Bauplan"⁹⁶. Il s'agit—dit Scholtz—d'un problème méthodologique: en soulignant autant les similitudes à l'intérieur des phylums que les différences entre ceux-ci, les concepts phylum et Bauplan semblent différents, mais "il n'existe pas une frontière méthodologique objective et claire entre l'usage de la ressemblance et de la différence"⁹⁷.

Or, si on tiens compte de la différence entre l'organisation morphologique et taxinomique de la diversité, l'accusation de circularité s'évanouit. Depuis notre perspective, les définitions de *Bauplan* et de phylum n'encourent pas aucune circularité parce qu'elles se rapportent aux objets distincts: le *Bauplan* désigne une structure morphologique, alors que le *phylum* est une catégorie taxinomique qui fait référence à un groupe d'organismes. Bien sûr, la définition de la similitude et de la différence est compliquée, mais pas arbitraire.

L'une des questions les plus controversées entre les morphologistes a résidé en le nombre de types basiques (*archétypes*) auquel les plans corporels peuvent être réduits. Le contexte général dans lequel se place le problème générale de l'organisation du vivant se retrouve dans le conflit classique entre le discret et le continu, que chez l'anatomie comparée va se jouer entre deux manières de penser la diversité du vivant logiquement irréconciliables⁹⁸: l'une, basée sur le continu, génère un cadre permet-

⁹² Woodger, "On biological transformations."

⁹³ Valentine et Hamilton, "Body plans, phyla and arthropods."

⁹⁴ C. Nielsen, "Defining phyla: morphological and molecular clues to metazoan evolution," *Evolution and Development* 5, n° 4 (7, 2003): 386-393; G. E. Budd et S. Jensen, "A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla," *Biological Reviews* 75, n° 2 (2000): 253-295.

⁹⁵ G. Scholtz, "Bauplâne versus ground patterns, phyla versus monophyla: aspects of patterns and processes in evolutionary developmental biology," dans *Evolutionary developmental biology of Crustacea*, 2004, 3-16.

⁹⁶ Woodger, "On biological transformations," 105.

⁹⁷ Scholtz, "Bauplâne versus ground patterns," 6.

⁹⁸ Le Guyader, "[The concept of an organizational plan.]"

tant d'imaginer des transformations d'un organisme dans un autre; l'autre produit des coupures, au sein d'un ensemble dont l'organisation paraît structurellement figée.

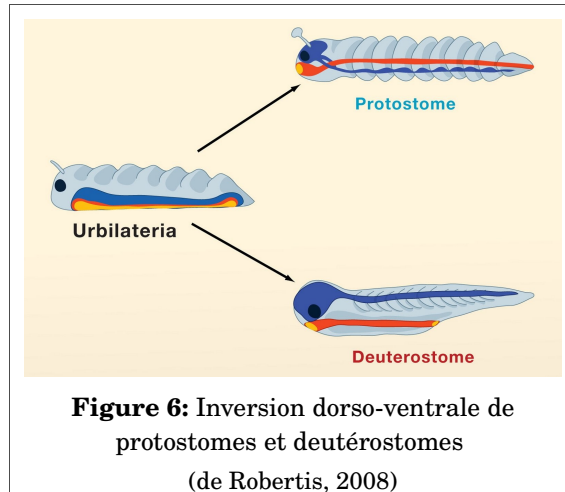


Figure 6: Inversion dorso-ventrale de protostomes et deutérostomes
(de Robertis, 2008)

Dans la morphologie pré-évolutionniste, cette question a confronté l'anatomie physiologique avec la morphologie pure. Cuvier paria par une vision discrète du règne animal, en caractérisant par un plan d'organisation défini par les relations du système neuromusculaire quatre embranchements indépendants et irréductibles: celui des vertébrés, celui des mollusques, celui des articulés, et celui des zoophytes⁹⁹. Dans l'extrémité opposée, Geoffroy défendit l'unité de plan du règne animal, en postulant un seul organisme primitif à partir duquel dériveraient tous les plans d'organisation.

Dans l'anatomie comparée contemporaine les deux traditions du discret et du continu coexistent toujours: d'un côté, les plans corporels sont organisés dans un nombre multiple quoique limité de Baüplane; d'un autre, après l'ostracisme académique vécu par l'idée d'un seul animal, l'hypothèse de l'archétype animal (dit *Urbilateria*) est revenue (Cf. Fig. 6). Robertis et Sasai¹⁰⁰ ont argumenté que les plans d'organisation protostome et deutérostome, à première vue irréconciliables, peuvent se transformer l'un dans l'autre au moyen d'une inversion de l'axe dorso-ventrale, de sorte que les régions ventrale et dorsale se révèlent homologues, en permettant de définir un plan corporel commun à tous les *Bilateria*.

⁹⁹ G. Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée* (Crochard et cie, 1800), t. I, art. V.

¹⁰⁰ E. M. De Robertis et Y. Sasai, "A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria," *Nature* 380, n°. 6569 (1996): 37-40.

2.3. Le concept morphologique de type et la logique du morpho-espace

Étant donné que la ‘découverte’ de la variation intra-populationnelle est considérée comme la grande conquête théorique du darwinisme, beaucoup d’auteurs ont localisé dans l’intérêt pour l’unité de plan le facteur responsable de l’absence de la morphologie dans la constitution de la Synthèse Moderne; obsédée avec les ressemblances—dit Coleman, elle a été incapable de connecter l’univers morphologique avec les mécanismes génétiques responsables de leur génération¹⁰¹.

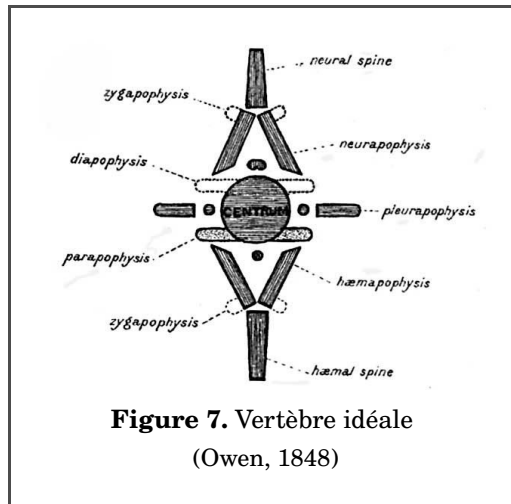


Figure 7. Vertèbre idéale
(Owen, 1848)

Néanmoins, depuis notre perspective, le problème ne consiste pas en ce que la morphologie nie la variation, mais en ce que la conception morphologique de la ressemblance et la différence est très distincte de la vision taxinomique et populationnelle. La vision taxinomique des entités biologiques comme des collections de traits permet de concevoir la variation comme variation de traits et demande, dans le cadre de l’évolutionnisme darwinien, que celle-ci soit isotropique et graduelle. Pourtant l’application des critères morphologiques pour définir la forme et comprendre ses variations révèle que le morpho-espace est caractérisé par des propriétés très distinctes¹⁰²: (i) les phénotypes sont discrets, c’est-à-dire ils ne sont pas distribués d’une façon uniforme dans l’espace phénotypique, mais ils tendent à être regroupés dans des thèmes ou des types morphologiques dont la variation est limitée; (ii) lorsque des nouveaux thèmes apparaissent, les transitions entre ceux-ci ne sont pas aléatoires.

¹⁰¹ W. Coleman, “Morphology in the evolutionary synthesis,” dans *The Evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*, éd. E. Mayr et W. B. Provine (Harvard University Press, 1998), 174.

¹⁰² G. Oster et P. Alberch, “Evolution and bifurcation of developmental programs,” *Evolution* (1982): 444.

Relations et transformations

Le concept morphologique de type est le grand instrument utilisé (soit explicite ou implicitement) par la morphologie pour aborder le problème de l'unité de plan sous-jacente aux parties et aux totalités corporelles¹⁰³. Il s'agit d'un concept radicalement différent de la notion taxinomique, puisqu'il est associé à des objectives épistémologiques très divers: d'une part, la morphologie ne s'occupe pas simplement de décrire la forme, mais elle l'approche d'un point de vue théorique, en la définissant en vertu de certaines propriétés organisationnelles¹⁰⁴; d'autre part, la morphologie est intéressée à l'unité structurelle en soi, non subordonnée à l'identification et le groupement des taxons. D'où le fait que le concept de type s'applique aussi aux correspondances intra-organiques. Du point de vue des correspondances inter-organiques, le concept morphologique de type ne désigne pas des espèces mais de systèmes morphologiques: les relations d'identité ne s'établissent pas seulement entre les individus d'une espèce, mais aussi entre des structures partagées par des grands groupes taxinomiques¹⁰⁵. Dans la perspective de la morphologie, les espèces ne sont pas des types, mais des manifestations d'un type primaire, ce que nie précisément l'individualité des espèces¹⁰⁶.

Or, la morphologie ne s'occupe pas seulement des identités entre les formes, mais elle a toujours conçue l'unité de plan comme une 'unité dans la diversité'. Dans le mots de Vicq d'Azyr:

la nature [...] semble avoir imprimé à tous les êtres deux caractères nullement contradictoires, celui de la constance dans le type et de la variété dans les modifications¹⁰⁷.

La recherche morphologique du type implique, par définition, la compréhension de ses transformations. De fait, le lien entre les relations et les transformations morphologiques est l'objectif définissant la morphologie depuis ses origines: "établir les règles de la transformation au moyen desquelles la nature peut produire les formes les plus variées à travers la modification d'un seul organe"¹⁰⁸. D'où le fait que dans la morphologie goethéenne, les concepts de type et métamorphose qui articulent autant la théorie de la métamorphose des plantes que celle-là de l'archétype vertébré soient indissociables: le type implique une identité morphologique qui se maintient à travers toutes les modifications structurelles ('métamorphoses') qui le cachent, mais dont il

¹⁰³ Rieppel, "Type' in morphology and phylogeny," 528.

¹⁰⁴ Rasskin-Gutman et Buscalioni, "Affine transformations as a model of virtual form change for generating morphospaces," 170.

¹⁰⁵ Russell, *Form and function*, 81.

¹⁰⁶ R. Amundson, "Typology Reconsidered: Two Doctrines on the History of Evolutionary Biology," *Biology and Philosophy* 13, n° 2 (1998): 153-177.

¹⁰⁷ F. Vicq-d'Azyr, *Oeuvres*, vol. 4 (Paris: Duprat-Duverger, de l'Impr. de Baudouin, 1805), 516

¹⁰⁸ Goethe, *Metamorphosis of plants*, § 3. En J. W. von Goethe, *Scientific Studies*, éd. D. Miller, vol. 12, The Collected Works (Princeton, NJ: Princeton University Press, 1995): 76.

dépende systématiquement¹⁰⁹. Les concepts du type de Geoffroy et Owen capturent des manières distinctes la même idée. Pour Geoffroy, le type est composé par les parties qu'ont atteint le plus grand développement dans de diverses espèces, de façon qu'il offre le schéma des transformations possibles de chaque organe. Owen définit aussi l'archétype comme l'unité sur laquelle la loi de la forme (la métamorphose) agit, mais il opte pour la stratégie opposée pour lui représenter: l'archétype vertébré est conformé par les éléments morphologiques dans son état le plus primitif dont les dérivés sont obtenus en les ajoutant de la complexité. La vertèbre est idéale parce qu'elle est définie d'une façon suffisamment abstraite (un segment d'une série dont l'essence se limite au nombre et la position de ses éléments) que lui permet d'intégrer la variété morphologique des vertèbres réelles, associée aux fonctions qu'elles jouent autant le long de l'axe corporel que dans des espèces distinctes (Cf. Fig. 7)¹¹⁰.

Le concept morphologique de type implique, en somme, la variété de ses manifestations. En reformulant la distinction de Peirce entre *type* et *token* dans le champ biologique, on peut dire que l'appartenance d'une partie à un homologue ou d'un organisme à un plan corporel n'est pas définie par des propriétés distinctives, mais par sa conformité avec un modèle. Les types sont plastiques et qualitatifs, et leurs variantes individualisées se déterminent par la conformité avec leur type. C'est ce schéma morphologique qui permet d'unifier dans la morphologie le générique et le spécifique: "Si un type peut avoir une diversité ouverte de variantes, alors toutes sont liées au moyen des transformations"¹¹¹.

L'intégrité de la forme

Si la taxonomie et la biologie des populations concevaient la variation comme changement des traits, la morphologie enquête les variations à l'intérieur d'un type en tenant compte l'intégrité de la forme. Geoffroy était déjà parfaitement consciente de cette différence:

on faisait consister la zoologie dans l'observation de certaines parties [...] On n'admettait de rapports que tout juste ceux nécessaires pour établir un bon caractère spécifique: car ce qu'on se proposait, c'était d'introduire dans le grand catalogue des êtres les animaux nouvellement découverts¹¹².

¹⁰⁹ Goethe, 'Outline for a general introduction to comparative anatomy commencing with osteology'. Goethe, *Scientific studies*, 118-119.

¹¹⁰ N. Rupke, *Richard Owen Victorian Naturalist* (New Haven: Yale University Press, 1994); G. Camardi, "Richard Owen, Morphology and Evolution," *Journal of the History of Biology* 34, n°. 3 (2001): 481-515.

¹¹¹ F. M. Pérez Herranz, "El "giro morfológico": la forma, condición del sentido," *Quaderns de filosofia i ciència*, n°. 36 (2006): 61-72.

¹¹² Geoffroy Saint-Hilaire, *Philosophie Anatomique*, 2, X11J .

La considération morphologique des rapports transforme la variation en variation corrélative. Depuis Aristote¹¹³, en passant pour Goethe, Cuvier et Geoffroy, les morphologistes ont reconnu la *loi du balancement*, selon laquelle, “aucune partie ne peut être ajoutée sans que quelque chose se soustraie d’autre partie, et vice versa”¹¹⁴. Dans le cadre de la morphologie fonctionnelle, le principe cuvierien de la subordination des caractères, en marge de son interprétation physiologique, répond à la même logique. Michel Foucault, en caractérisant l’anatomie comparée de Cuvier, exprime magistralement la différence entre les conceptions taxinomique et morphologique des rapports entre les parties: dans l’anatomie comparée, “le lien interne qui fait dépendre les structures les unes des autres n’est plus situé au seul niveau des fréquences, il devient le fondement même des corrélations”¹¹⁵.

Face la conception génétique de l’organisme comme un conglomérat de traits génétiquement déterminés, la conception holiste de l’organisme et l’importance de la corrélation des parties s’est récupérée dans la morphologie contemporaine. La théorie des transformations montre précisément une “solidarité intégrale de l’organisme”, en permettant de capturer la simplicité des corrélations apparemment complexes¹¹⁶. La morphométrie géométrique naît aussi de la volonté d’analyser les formes biologiques de sorte que son intégrité soit préservée, convaincue de ce que “seulement à travers la géométrie du tout et non de l’analyse de mesures déconnectées, on pourra répondre aux questions de la morphologie, de la phylogénie et du développement”¹¹⁷.

¹¹³ Aristotéles, *PA*, 652a30

¹¹⁴ Goethe, *Cotta ed.*, ix, 466. Cit. en Russell, *Form and function*, 49.

¹¹⁵ Foucault, *Les mots et les choses*, 276.

¹¹⁶ *Ibid.*

¹¹⁷ J. T Richtsmeier, S. R Lele, et T. M. I. Cole, “Landmark morphometrics and the analysis of variation,” dans *Variation*, éd. B. K. Hall et B. Hallgrímsson, 2005, 50.

Séries et morpho-espaces

La morphologie a utilisé deux instruments théoriques qui permettent de visualiser la diversité inhérente au concept de type: les séries morphologiques et les morpho-espaces. Les *séries morphologiques* en découlent de la transformation du type, qui donne lieu à une séquence de formes graduellement connectées.

L'origine de la notion de *série morphologique* est à rechercher à la fois chez Platon et chez Aristote, bien que n'est pas jusqu'au XVIIIe siècle que l'idée de *l'Échelle des Êtres*, développée par Leibniz et assimilée par des naturalistes comme Bonnet ou Robinet, prit son essor. Dans la version la plus extrême, l'idée de *scala naturae* postule que toute division parmi les objets de la nature est arbitraire. Pour Robinet, cette vision linéaire des choses entraîne l'existence d'un seul plan d'organisation, une idée que sera reprise par Geoffroy dans son affrontement avec la conception cuverienne de la diversité animale, qui rompt radicalement la linéarité et la continuité en montrant qu'entre chacun des quatre grandes plans d'organisation il n'y a nulle forme intermédiaire. Pourtant, le conflit entre ces deux conceptions du vivant ne fut pas si définitif: d'un côté, la question de l'irréductibilité apprise par la représentation géographique de la diversité n'était qu'une face d'une même monnaie: l'autre montrait que tous les animaux rentrent dans l'une ou l'autre de ces grandes formes, entre lesquelles est en effet possible d'établir de nuances¹¹⁸; d'un autre, le concept de série morphologique agit comme un principe régulateur qui s'est montré particulièrement fructueux lorsque s'est appliqué à séries d'organes et non à des totalités corporelles¹¹⁹. Dans la morphologie contemporaine, le 'critère des formes intermédiaires' introduit par Remane¹²⁰ est toujours un critère important d'homologie.

Le *morpho-espace*, est, en réalité, une autre manière de représenter le type: un espace occupé par les morphologies qui résultent de la transformation d'un type. En ce sens, l'idée a été implicitement utilisée tout au long de l'histoire de la morphologie, bien que le terme ne s'introduit pas jusqu'à 1966¹²¹ (Cf. Fig. 8). Formellement, les morpho-espaces se définissent comme "des hyperespaces géométriques de n dimensions produits lorsqu'on varie systématiquement les valeurs paramétriques d'un modèle géométrique de forme"¹²².

Les disciplines morphologiques ne s'intéressent pas seulement à la variation à l'intérieur des types, mais aussi aux sauts entre les régions densément peuplées du morpho-espace: les regroupements des formes dans certaines régions de l'espace

¹¹⁸ Le Guyader, "The concept of an organizational plan."

¹¹⁹ Balan, *L'Ordre et le temps*, 50.

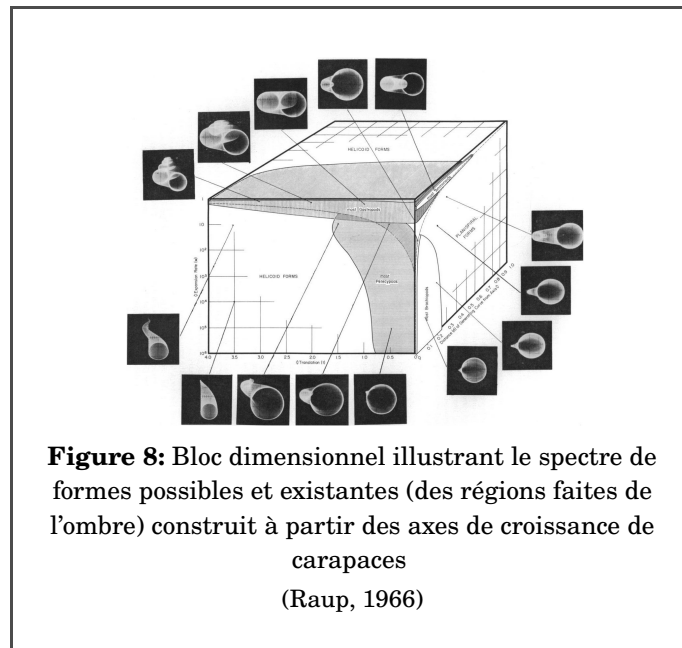
¹²⁰ A. Remane, *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. (Leipzig, 1956).

¹²¹ D. M. Raup, "Geometric analysis of shell coiling: general problems," *Journal of Paleontology* (1966): 1178–1190.

¹²² G. R. McGhee, *The geometry of evolution* (Cambridge University Press, 2007), 2.

morphologique implique l'existence de 'vides' et, par conséquent, de transformations discontinues entre les 'thèmes' morphologiques. En ce sens-ci, la conception morphologique de la variation s'oppose au *gradualisme*, l'un des composants du darwinisme qu'a trouvé une plus grande résistance parmi les disciplines morphologiques. Comme Bateson l'a reconnu¹²³, la variation des homologues internes illustre la discontinuité de certaines variations: le changement dans le nombre et la symétrie des parties ne peut pas se décrire par l'éloignement graduel de la valeur moyenne d'une courbe de distribution normale d'un caractère. L'homéosis représente l'un des phénomènes les plus extraordinaires de variation discontinue à l'intérieur des parties d'un organisme: l'un des membres d'une série de parties homologues (les membres arthropodes, par exemple) apparaît avec l'apparence d'un autre (des pattes au lieu des ailes et vice versa).

Les tératologies constituent l'évidence plus éclairante du caractère discret du morpho-espace. Dans la tradition taxinomique, les tératologies sont individus 'inconfor-



tables'; depuis Linné, les individus monstrueux, ceux qui ne peuvent pas être inclus dans aucune espèce, restent dehors la systématique. Toutefois, les morphologistes (depuis Aristote, en passant pour Étienne et Isidore Geoffroy Saint Hilaire jusqu'à Bateson et Pere Alberch) ont montré une fascination particulière par la 'logique des monstres'. La contrainte géométrique imposée par la bilatéralité est démontrée par

¹²³ Bateson, *Materials for the study of variation*.

une évidence dans les tératologies des Bilateria. Ainsi, lorsqu'on trouve des têtes multipliées, l'on trouve deux mais jamais trois têtes¹²⁴.

La recherche morphologique des transformations découlant de la manipulation de la forme permet de faire le saut à une morphologie théorique, qui travaille avec les formes possibles. Bien qu'elle ne s'établît pas comme discipline jusqu'aux années 1970, autant la pré-topologie aristotélicienne que la morphologie rationnelle¹²⁵ peuvent se considérer morphologies théoriques qualitatives. Malgré le caractère qualitatif des transformations aristotéliciennes et du mépris des philosophes de la nature par le 'nombre et la quantité', les deux inaugurent un programme de recherche consacré à découvrir les variations possibles des parties morphologiques et leur logique combinatoire.

Le problème du possible met en évidence la discontinuité entre l'ordre taxinomique et morphologique: d'un côté, la volonté taxinomique de classer la diversité existante ignore l'univers du possible; d'un autre, les éléments composant une structure morphologique n'appartiennent pas à une libre combinatoire, comme c'est le cas dans la formalisation logique ou statistique des taxons comme classes des caractères; l'espace de variétés construit à partir des règles et des principes de la géométrie est limité.

2.4. Le status ontologique et épistémologique du concept de type

*Si simplement fait tourner la roue, c'est algèbre, mais si contient une
idée, c'est topologie*

LEFSCHETZ

L'historiographie synthétique a assumé que le pari idéaliste par la réalité des types impliquait la croyance en idées ontologiquement préalables aux organismes réellement existants, un patron éternel à l'égard duquel les individus sont des copies imparfaites. Lorsqu'on a examiné la taxinomie linnéenne, on a vu comment la conception des types comme idées dans l'esprit de Dieu ou des hommes remonte, en réalité, au néoplatonisme plotinien, où le terme *Archétype* a le sens métaphysique d'Idée, c'est-à-dire l'original (dans l'esprit divin) à l'égard duquel toutes les choses sont copies¹²⁶. L'exposé épistémologique du problème de la forme apparaît déjà dans la scolastique médiévale, de sorte qu'on peut dire que le célèbre 'tour copernicien' attribué à Kant imprime, en réalité, un nouveau cycle à une révolution déjà mise en place par

¹²⁴ P. Alberch, "The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution," *Geobios* 12 (1989): 21-57.

¹²⁵ Eble, "Morphological modularity and macroevolution."

¹²⁶ L. Hammen, "Type-concept, higher classification and evolution," *Acta Biotheoretica* 30, n°. 1 (1981): 3-48.

le christianisme¹²⁷. Avec l'introduction de l'idée d'un dieu anthropomorphe dont les idées en impose au Monde, la forme devient dépendante de l'entendement, et la polémique sur la possibilité d'une causalité finale devient la discussion sur la possibilité d'une 'intelligence archétypique'¹²⁸: aussi comme dans les objets artificiels on découvre la technique humaine, les produits naturels insinuent une technique de la nature associée à une intelligence archétypique¹²⁹. Dans cette ligne se manifestèrent les explications de l'unité de type qu'ont précédé la morphologie idéaliste. Ainsi, Buffon conclut que "la ressemblance cachée" sous-jacente au dessin des vertébrés semble "indiquer qu'en créant les animaux, l'Être suprême n'a voulu employer qu'une idée, et la varier en même temps de toutes les manières possibles"¹³⁰. Parmi les morphologistes du XIXe siècle, Louis Agassiz est le représentant le plus paradigmatique du 'typologisme créationniste'. De nos jours, la conception néoplatonicienne des types morphologiques comme idées dans l'esprit de Dieu a été récemment revendiquée dans le cadre de la biologie moléculaire pour expliquer le caractère discret du morpho-espace occupé par les formes protéiques¹³¹.

Pourtant, l'idéalisme platonicien a été une position rare parmi les morphologistes. Malgré certaines déclarations explicites, leur pratiques et la plupart de leur réflexions sur le concept de type impliquent une conception de l'unité de plan fort différente où la relation entre la perception et la théorie de la forme se pose d'une manière plus proche à Aristote qu'à Platon.

Comme le révèle l'étymologie indo-européenne du terme *eidōs*, la connaissance de la forme et l'échelle humaine de la perception ont été toujours liées¹³², mais si dans la tradition platonicienne la perception se présente comme l'instrument de l'âme, chez Aristote la vision et la connaissance sont profondément brochées, puisqu'on attribue à la perception le pouvoir de juger¹³³: les objets sont toujours perçus comme instanciés de termes universels.

Marjorie Grene a remarqué qu'en grande partie la science moderne a repoussé la philosophie de la nature aristotélicienne pour primer la corrélation de faits bruts, susceptibles de manipulation quantitative et contrôle expérimental, et non des percep-

¹²⁷ G. Bueno, "Confrontación de doce tesis características del sistema del Idealismo trascendental con las correspondientes tesis del Materialismo filosófico," *El Basilisco* 35, Segunda Época (2004): 3-40.

¹²⁸ E. Cassirer, *Kant, vida y doctrina*, 2nd éd. (México D.F.: Fondo de Cultura Económica, 1974), 332-333.

¹²⁹ I. Kant, *Crítica del juicio*, trad. M. G. García Morente, M. (México D.F.: Porrúa, 1973).

¹³⁰ Buffon et Daubenton, *Histoire naturelle*, vol. IV, 381.

¹³¹ M. J. Denton, C. J. Marshall, et M. Legge, "The protein folds as platonic forms: new support for the pre-Darwinian conception of evolution by natural law," *Journal of theoretical biology* 219, n° 3 (2002): 325-342; M. Denton et C. Marshall, "Laws of form revisited," *Nature* 410, n° 6827 (2001): 417-417.

¹³² Cf. A. Motte, C. Rutten, et P. Somville, éd., *Philosophie de la forme: Eidos, idea, morphe dans la philosophie grecque des origines à Aristote* (Peeters, 2004).

¹³³ Platon, *Teeteto* (Editorial Losada, 2006), 184b-186d.

tions, dirigées aux objets complexes¹³⁴. Comme on le verra tout de suite, Kant légitime philosophiquement cette vision de la réalité naturelle. La morphologie devra se rebeller contre la censure épistémologique kantienne pour réaffirmer la liaison entre la connaissance et l'intuition spatiale: "Comprendre veut dire, avant tout, géométriser"¹³⁵.

2.4.1. La subjectivité des formes: le type comme principe régulateur

Dans la deuxième partie de la *Critique du Jugement*, dédiée au "Jugement Téléologique", Kant reconnaît qu'il y a une région de la nature qui défie les conditions épistémologiques de la recherche scientifique établies dans la *Critique de la Raison Pure*. Dans la perspective critique, l'articulation causale des phénomènes ne se dérive pas de son succession objective dans l'espace-temps, mais c'est le seul moyen qui a notre entendement pour objectiver une chaîne de perceptions: tout chaînon de la série de l'expérience nécessite, au fin d'être compris scientifiquement, d'un autre qui souligne comme sa 'cause' le lieu qui le correspond dans l'espace-temps. Toutefois les organismes semblent d'être régis par des lois particulières auxquelles nous accédons au moyen de l'expérience et qui contredissent la causalité mécanique, ce qui inclut autant la détermination du tout par ses parties que la causalité efficiente régissant la succession des phénomènes dans l'espace-temps¹³⁶. La téléologie, soit le principe de ces lois particulières, se distingue des toutes les autres catégories parce qu'elle affirme un nouveau type d'*unité du multiple* où le tout apparaît comme le fondement des parties dans toutes les sphères du vivant: (i) dans la relation entre les parties et les totalités organiques, où le tout n'est pas un conglomerat de parties mais son fondement originaire; (ii) dans la relation entre les stades de l'ontogénie, qui ne sont pas conçus comme une succession de formes causalement entrelacées, mais comme des modalités d'un même 'sujet' qui demeure lui même malgré ses transformations; (iii) dans l'affinité entre les formes organiques, puisque regroupant des organismes distincts sous les mêmes termes, ils deviennent des manifestations d'une unité morphologique sous-jacente¹³⁷.

Posé cet première approche phénoménologique au conflit entre la causalité mécanique et finale, la perspective critique s'oppose à lui résoudre dans le domaine de la métaphysique, la grande erreur—argumente Kant—dans laquelle ont encouru les systèmes philosophiques qui ont essayé d'expliquer les formes organisées: si l'on tente de déterminer la capacité du mécanisme et de la téléologie pour expliquer la phénoménologie organique, c'est-à-dire si l'on transforme ces deux principes en

¹³⁴ M. Grene, "Aristotle and modern biology," *Journal of the History of Ideas* (1972): 417-418.

¹³⁵ R. Thom, *Parábolas y catástrofes: entrevista sobre matemáticas, ciencia y filosofía* (Barcelona: Tusquets, 1985), 10.

¹³⁶ Cf. H. Ginsborg, "Kant's Aesthetics and Teleology," dans *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, éd. E. N. Zalta, 2008.

¹³⁷ I. Kant, "Sobre el uso de los principios teleológicos en la filosofía," trad. N. Sánchez Madrid, *Logos. Anales del Seminario de Metafísica* (2004): 7-47.

principes constitutifs de la possibilité des objets, il en résulte une antinomie insoluble: l'on affirmât que toute production de choses matérielles est possible selon des lois mécaniques et que, en même temps, quelques d'elles ne le sont pas.

Devenus le jugement et l'objet concepts corrélatifs, le problème de l'organisation vitale seulement peut y être abordé du point de vue de la vérité du Jugement, en déterminant l'objectivité ou la subjectivité de la nécessité que notre jugement attribue aux organismes lorsqu'il les juge comme totalités téléologiques. Le Jugement aspire par définition à "une connaissance connexe de l'expérience selon une conformité générale de la nature aux lois"¹³⁸, mais le rangement des phénomènes dans des concepts et son entrelacement dans des lois est seulement nécessaire si la Raison s'appuie sur un principe objectif que l'entendement prescrit a priori à la Nature.

Lorsque le Jugement n'a pas une loi donnée par l'Entendement, il lui faut de se servir de soi même pour chercher une loi qu'agit de fil conducteur¹³⁹. Dans ce cas, ce n'est pas le tout, mais son image ce qui agit comme cause, c'est-à-dire la fin ne se rapporte pas à une entité mais à comment l'on s'oriente dans sa représentation; c'est un principe réflexif, parce qu'il n'agit pas dans la détermination de l'objet; il simplement nous guide, en nous aidant à penser les objets organisés, de sorte que l'ordre imposé sur la multiplicité empirique n'est pas ni objectif ni nécessaire, mais subjectif et contingent, quoique nécessaire pour tout savoir du vivant comme tel.

Mais si au lieu d'affirmer que tout événement naturel répond à la causalité mécanique, on soutient qu'il *doit* être étudié par rapport à elle, l'antinomie mécanisme/téléologie se dilue, car on ne niera pas qu'au fond inconnaissable de la nature, les deux causalités soient connectées dans un seul principe, mais que son objectivité est indémonstrable pour notre entendement. De cette façon, on peut juger de manière cohérente la multiplicité (incompréhensible sans poser un concept d'après lequel elle serait constituée) selon deux types de principes: dans une perspective métaphysique, le concept de fin est toujours l'*asylum ignorantiae* dont parlait Spinoza, mais méthodologiquement la subjectivité de la téléologie n'empêche pas de lui reconnaître une fonction radicale dans la recherche scientifique; une fonction régulatrice qui ne s'oppose pas à l'explication causale, mais la prépare, en tramant dans la pratique de l'observation empirique le 'fil conducteur' qui, orienté par la finalité, trame les formes dans lesquelles les êtres organisés se manifestent¹⁴⁰.

Récemment, des historiens et philosophes de la biologie ont essayé de sauver le concept de type de certains figures clé de la morphologie transcendantale comme Geoffroy¹⁴¹ ou Owen¹⁴² en l'interprétant comme un principe régulateur. Effectivement, autant Goethe que Geoffroy et Owen parlèrent des archétypes comme des prin-

¹³⁸ Kant, *KU*, § 70.

¹³⁹ Ibid.

¹⁴⁰ Cassirer, *Kant, vida y doctrina*, 400-402.

¹⁴¹ P. Huneman, "Naturalising purpose: From comparative anatomy to the 'adventure of reason'," *Studies in History and Philosophy of Biol & Biomed Sci* 37, n° 4 (2006): 649-674.

¹⁴² Camardi, "Richard Owen, Morphology and Evolution."

cipes régulateurs permettant de localiser les ressemblances cachées entre les formes organiques. De fait, pendant la deuxième partie du XIXe siècle, les morphologistes se penchaient pour l'interprétation épistémologique du type, en adoptant une attitude critique relativement généralisée vers la conception idéaliste¹⁴³. Or, comme nous argumenterons dans la prochaine section, si nous distinguons entre l'idée de type et sa représentation, l'artificialité des types n'implique pas son inexistence.

2.4.2. La réalité des types: le type comme principe génératif ou comme principe abstrait

La reconnaissance kantienne d'un substrat ontologique insaisissable à la recherche analytique et la postulation hypothétique d'un entendement intuitif démontreront une fertilité étonnante qu'imprénera une grande partie de la biologie du XIXe siècle et annonce l'approche conceptuelle qu'à notre siècle est en train de donner lieu à "une nouvelle ontologie morphologiste"¹⁴⁴.

Selon Geoffroy, sa méthode est basée sur une induction que s'érige en principe et s'impose aux faits et "porte à reproduire comme un fait acquis a posteriori, l'idée a priori, l'idée mère et fondamentale de la philosophie de Leibnitz [...] la variété dans l'unité". Cette idée n'est interprétée en aucune façon comme un principe cognitif; l'Unité de composition organique est décrite comme "haute manifestation de l'essence des choses"¹⁴⁵. C'est aussi le cas de Cuvier: ce n'est qu'au prix de comparer toutes les espèces—dit-il—que l'anatomiste "peut espérer de soulever le voile mystérieux qui en couvre l'essence"¹⁴⁶.

Parmi les morphologistes du XIXe siècle, c'est Goethe celui qui a réalisé la défense la plus développée de la cognoscibilité de l'essence de la forme, en amendant le sol philosophique où les recherches morphologiques des *Naturphilosophen* s'enracinent. En faisant face à la dissociation kantienne entre phénomène et théorie, la philosophie goethéenne s'oppose à la méthodologie de la physique dans ses deux fronts nucléaires: l'hypothèse théorique et l'expérience, interprétées comme le double joug auquel le scientifique soumet à la Nature. La méthode hypothético-déductive présume que l'esprit humain agit dans une sphère séparée des phénomènes, conçus comme la preuve empirique que le modèle théorique doit confirmer ou réfuter. Mais l'*experimentum crucis*, isolé d'autres expériences, ne devrait jamais se considérer preuve d'une hypothèse; tout simplement il crée les conditions dans lesquelles certains phénomènes se produisent. Si la méthode scientifique se borne à déplacer au laboratoire l'analyse mathématique, l'objet enquêté ne révélera que son aspect quantitatif, puisque les mathématiques s'occupent du mesurable. La méthode analytique est

¹⁴³ Russell, *Form and Function*, 204

¹⁴⁴ Pérez Herranz, F. M., *Árthra Hé Péphiken. Las articulaciones naturales de la Filosofía* (Alicante: Publicaciones de la Universidad de Alicante, 1998), 184.

¹⁴⁵ Geoffroy Saint-Hilaire, *Philosophie Anatomique*, 2, XXXIV.

¹⁴⁶ Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée*, xxxii.

donc incapable d'offrir une vision complète de la Nature, car sa dimension qualitative, objet de la morphologie, ne peut pas se mesurer. La forme organique n'est pas le résultat additif de ses parties, comme prétend le mécanisme, ni un ensemble de caractères, comme croit la taxinomie, mais une totalité indivisible qui requière une approximation holiste.

L'*empirisme délicat* de Goethe propose diriger une série d'expériences afin qu'un ensemble de phénomènes, contemplés depuis des perspectives diverses et manifestés en conditions différentes, nous révèlent le 'phénomène originaire', une idée, une cohérence interne à la multiplicité phénoménique¹⁴⁷. En ce sens-ci, la perception doit subir une transformation lui permettant de 'voir' les formes que pour Kant n'étaient plus que représentations d'un intellect nécessitant d'images. Il faut une perception intuitive afin d'appréhender à travers les formes perceptibles les principes formatifs sous-jacentes¹⁴⁸. Légitimée l'intuition, qui, contrairement à l'entendement discursif légitimé par la *Critique*, est capable d'aller de l'appréhension du tout à l'explication des parties, le noumène n'est plus un substrat caché au-delà des phénomènes, mais il se manifeste dans eux-mêmes.

Tout au long du XXe siècle, les morphologistes ont recommencé à défendre dans des perspectives diverses la légitimité épistémologique de la recherche théorique de la forme, en se levant contre la conception néo-darwinienne de la morphologie.

Certains biologistes et philosophes ont retrouvé la distinction entre la méthode analytique et la méthode morphologique¹⁴⁹. En reprenant explicitement l'approche goethéenne à la nature, Adolf Naef¹⁵⁰, Agnes Arber¹⁵¹, Ronald Brady et M. C. Ebach¹⁵² ont revendiqué la capacité de l'intuition pour appréhender la multiplicité des formes comprise comme un 'développement' idéal du type, c'est-à-dire une transformation réglée d'entités transcendantales.

Depuis la fin des années 1940, de voix issues de diverses disciplines morphologiques—Rainer Zangerl en paléontologie, Remane en systématique—ont revendiqué l'importance de l'observation et le caractère empirique des relations morphologiques. Dans cette perspective, les concepts morphologiques sont des généralisations factuelles dérivées de relations structurelles qui peuvent être vérifiées par tout observateur¹⁵³. Aussi comme la méthode expérimentale, la méthode morphologique permette d'obtenir des données qu'il faudra interpréter ensuite¹⁵⁴.

¹⁴⁷ J. W. von Goethe, *Goethe y la ciencia*, éd. J. Naydler (Siruela, 2002), chap. 6.9, 7.9.

¹⁴⁸ J. Naydler, "Notas," dans *Goethe y la Ciencia* (Siruela, 2002), chap. 3.1, pp. 84-85.

¹⁴⁹ R. Classen-Bockhoff, "Plant Morphology: The Historic Concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber," *Ann Bot* 88, n°. 6 (2001): 1155.

¹⁵⁰ A. Naef, "Idealistische Morphologie und Phylogenetik (Zur Methodik der systematischen Morphologie)" (1919).

¹⁵¹ A. B. Arber, *The natural philosophy of plant form* (University Press, 1950).

¹⁵² M. C. Ebach, "Die Anschauung and the archetype: the role of Goethe's delicate empiricism in comparative biology," *Janus Head* 8 (2005): 254-270.

¹⁵³ Rieppel, "'Type' in morphology and phylogeny."

¹⁵⁴ R. Zangerl, "The methods of comparative anatomy and its contribution to the study of evolution,"

Dans ce contexte-là est particulièrement remarquable le travail philosophique de Woodger concernant l'idée même de *donnée* et ses conséquences pour la conceptualisation des 'objets' de la morphologie. Selon Woodger, les faits ne sont pas des choses mais des complexes construits à partir des propriétés et des relations des objets. Cette position générale lui permet de concevoir la morphologie comme une science de relations, étant donné que la méthode morphologique consiste précisément à établir des positions relatives et des connexions entre les parties. En ce sens, les organismes et leur parties peuvent se définir comme systèmes composés de parties hiérarchiquement organisées, où ce qui importe n'est pas leur fondement matériel mais leurs relations¹⁵⁵.

La morphologie théorique, à travers la caractérisation topologique de l'espace morphologique, permet de surpasser les résistances de Kant sur l'impossibilité de mathématiser les morphologies, en incorporant les composants intuitifs des mathématiques par rapport aux formalismes de la logique. Comme l'a remarqué René Thom et, avec lui, les philosophes qui ont dénoncé les fondements logiques de la philosophie pour revendiquer un 'tour morphologique', "les fonctions avec lesquelles [la topologie] travaille sont représentables à l'intuition, ce que les connecte avec l'exposé kantien des schémas transcendants de l'imagination"¹⁵⁶. Les conséquences ontologiques découlant des configurations diverses du monde de la logique et la morphologie se démontrent avec une évidence particulière dans les sciences du vivant: par rapport à l'ontologie darwiniste, qui, en éliminant les types, nous retourne l'image d'un monde atomisé en "individus dénaturés"¹⁵⁷, la forme devient, dans l'ontologie morphologique, condition de sens des entités biologiques¹⁵⁸.

Types et représentations

Autant dans la morphologie du XIXe siècle que dans la morphologie contemporaine, il faut remarquer une question fondamentale trop souvent ignorée. Le type est défini comme un patron géométrique abstrait, un concept logique qui existe seulement instanciée dans les formes habitant la nature et qui, pourtant, permet de comprendre la logique gouvernant la multiplicité morphologique et d'imaginer les formes susceptibles de peupler le morpho-espace. Ce concept peut y être représenté par des illustrations, mais la représentation du type n'est pas le type. C'est donc indispensable de distinguer entre le statut ontologique de l'idée de type, qui strictement ne peut pas être représenté, et sa représentation, qu'il faut, en effet, interpréter du point de vue épistémologique comme une aide méthodologique. C'est le cas de l'archétype végétal de Goethe: l'archétype est un patron génératif qui contient toutes ses poten-

Evolution 2, n° 4 (1948): 352.

¹⁵⁵ Woodger, "On biological transformations."

¹⁵⁶ Pérez Herranz, "El "giro morfológico": la forma, condición del sentido."

¹⁵⁷ Rieppel, "'Type' in morphology and phylogeny."

¹⁵⁸ Pérez Herranz, "El "giro morfológico": la forma, condición del sentido."

tialités; le modèle est une représentation visuelle de cet patron. C'est en fait le cas du concept morphologique de type en générale, comme l'a reconnu Farber dans sa définition du concept de type caractéristique de l'anatomie comparée, lorsqu'il l'attribue un caractère abstrait et dit qu'il est, en générale, représenté par un diagramme ou une formule¹⁵⁹. Dans ce dernier sens, la distinction entre le type et son représentation se démontre spécialement évident dans le concept de morpho-espace génératif, où le type correspond avec les équations qui génèrent l'espace de formes. Étant donné que la valeur des variables peut être n'importe lequel, le type lui-même n'est pas graphiquement représentable.

Tout au long de cette section, on a vu comment le concept morphologique de type rarement à été conçu comme une idée platonicienne. Les diverses formulations épistémologiques et ontologiques de l'idée de type essayées par les morphologistes sont parfaitement compatibles avec la variation et (comme on le verra dans le prochain chapitre) avec la temporalité de la forme. Or, il faut remarquer que, en marge de l'interprétation de son statut épistémologique et ontologique, la dimension morphologique de l'organisation vitale est logiquement séparable de sa constitution matérielle, sa fonction et sa genèse embryologique et historique, ce qui permet de l'étudier avec des propos différents et de l'appréhender avec des outils divers¹⁶⁰. D'où le fait que, au cas de la morphologie idéaliste, on préfère en parler de 'morphologie pure', en distinguant les pratiques des morphologistes de leur convictions métaphysiques: la philosophie transcendantale a été une "superstructure interprétative" très influente dans la philosophie de la nature mais inefficace dans le terrain méthodologique¹⁶¹. Et cela peut s'appliquer à la totalité de la morphologie pure: la caractérisation de la forme et le dévoilement de la causalité qui la gouverne sont des stades épistémologiques conceptuellement dissociables.

3. CONCLUSIONS

- Beaucoup des malentendus dans l'histoire et la philosophie de la biologie par rapport aux grands concepts morphologiques, tels que ceux de type et d'homologie, procèdent de la confusion des deux disciplines chargées d'organiser la diversité morphologique: la morphologie y la taxinomie.
- Le typologisme tel qu'il est défini par la Synthèse Moderne ne peut pas s'appliquer à la totalité de la taxinomie pré-évolutionniste, mais à une théorie classificatoire très particulière: l'essentialisme taxinomique. Pourtant, contrairement à la thèse que présente l'anti-essentialisme taxinomique comme une rupture radicale

¹⁵⁹ Farber, "The type-concept in zoology during the first half of the nineteenth century."

¹⁶⁰ S. F. Gilbert, *Developmental biology*, 6th éd. (Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., 2000).

¹⁶¹ Remane, *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik.*, 12-13. Cit. dans I. Brigandt, "A Theory of Conceptual Advance: Explaining Conceptual Change in Evolutionary, Molecular, and Evolutionary Developmental Biology," 2006.

par rapport à la méthodologie linnéenne, il faut le considérer un cas d'une ontologie plus primaire fondée sur l'idée de classe et profondément liée aux objectifs épistémologiques de la systématique et la taxinomie: la description et la classification des espèces.

- Dans l'ontologie assumé et formalisé par la taxinomie et généralisée par la Synthèse Moderne, les organismes et les taxons deviennent collections de traits; soit comme des classes logiques, des regroupement statistiques ou des classes naturelles, les espèces sont conçues comme des ensembles d'individus, compris à son tour comme des groupements de caractères.
- Le but de la morphologie n'est pas classer les espèces mais définir et comparer la forme organique: les critères morphologiques pour caractériser la forme comme *figure* et particulièrement *comme* structure (les dispositions et les connexions entre les éléments d'un composé morphologique) permettent d'identifier les parties et les plans corporels et d'établir les relations entre eux.
- L'irréductibilité de la taxinomie et la morphologie ne les rend pas mutuellement exclusives ni nie les liens entre celles-ci. Au contraire, la taxinomie a besoin des critères morphologiques pour classer les organismes, mais il s'agit des stades méthodologiques indépendants.
- Des objectifs épistémologiques de la taxinomie et la morphologie découlent des différentes conceptions de l'organisme et des formes d'organisation supérieures: d'un côté, la définition de la forme ne se pose pas en termes de classes et propriétés, mais en vertu de la relation tout/partie; d'un autre, cet approche à l'individualité biologique détermine la conception de la ressemblance et la différence entre les formes organiques: l'organisation de la diversité autour le concept morphologique de type s'oppose autant à la recherche taxinomique des différences qu'à la description des formes: (a) face l'intérêt taxinomique pour les différences entre les propriétés distinguant les taxons, la morphologie est consacrée à appréhender la logique gouvernant l'unité de plan sous-jacent (à travers ses transformations) à d'amples groupes taxinomiques; (b) la morphologie ne s'occupe pas de décrire la forme, mais l'aborde d'un point de vue théorique, en la définissant en vertu de certains propriétés organisatrices; (c) le concept morphologique de type s'applique autant aux plans d'organisation qu'aux parties animales, et, à son tour, les relations entre les parties s'établissent autant à l'intérieur des organismes comme entre d'organismes, des espèces et des taxons distincts; (d) si la taxonomie et la biologie des populations concevaient la variation comme changement des traits, la morphologie enquête les variations à l'intérieur d'un type en tenant compte l'intégrité de la forme.
- La recherche de la variation morphologique révèle qu'elle succède dans certains directions: (i) les phénotypes sont discrets, c'est-à-dire ils n'apparaissent pas distribués d'une manière uniforme dans l'espace phénotypique, mais ils tendent à être groupés dans de grands thèmes ou types morphologiques dont la variation est limitée; (ii) lorsque de nouveaux thèmes apparaissent (nouveautés), les transitions entre ceux-ci ne sont pas aléatoires.

- La recherche morphologique des transformations découlant de la manipulation de la forme permet de faire le saut à une morphologie théorique, qui travaille avec les formes possibles.
- Malgré la morphologie s'est associée à l'idéalisme platonicien, la conception des types comme idées dans l'esprit divin ou humain a été une position minoritaire parmi les morphologistes. Le type a été interprété soit comme un principe régulateur qui permet d'établir des relations entre les formes, soit comme un principe abstrait qui capture une identité ontologiquement existante entre les formes.
- En marge de l'interprétation du statut épistémologique et ontologique du concept de type, la dimension morphologique de l'organisation vitale est logiquement séparable de sa constitution matérielle, sa fonction et sa genèse embryologique et historique, ce qui permet de l'étudier avec des propos différents et de l'appréhender avec des outils divers.

La forme et le temps

La transformation de la description de la nature en une histoire de la nature au XIXe siècle fut profondément influencée par la légitimation kantienne de la méthode généalogique. Kant affronte le problème de l'unité dans la diversité posé par les formes organiques à partir du défi analogue posé par les formes géométriques¹. En géométrie, l'unité du multiple devient intelligible lorsqu'on comprend que la variété géométrique n'est pas une variété 'donnée', mais 'créée' à partir d'un ensemble limité de principes simples qui permettent d'obtenir des résultats plus variés et complexes. Kant raisonne que si l'on applique le processus de construction d'un système géométrique à la transformation des races, il sera possible pour notre entendement d'appréhender le problème biologique de l'unité dans la diversité. Dans la perspective critique, la seule voie pour légitimer le statut scientifique de la biologie consiste à convertir la 'description de la nature' en une 'histoire de la nature' consacrée à retracer le processus par lequel les formes se sont transformées en d'autres. Dans la *Critique du Jugement*, Kant explore cette possibilité jusqu'au bout, en analysant la légitimité épistémologique d'une 'archéologie de la nature' qui retrace la totalité des formes à une origine commune. Cette histoire ne peut pas commencer par l'origine des plantes et des animaux, puisqu'une science telle serait "pour des dieux [...], non pour des hommes"². Mais si l'on inverse le récit et, au lieu de remonter de la Création, on part des similitudes et des différences entre les formes actuelles, il sera possible d'honorer (avec contraintes) la maxime selon laquelle il faut expliquer mécaniquement les produits naturels. Le rangement taxinomique de la diversité est un postulat que notre raison fournit à l'expérience, mais il a une fonction régulatrice essentielle dans la construction d'une archéologie de la nature vouée à rechercher la variété morphologique comme le produit généré dans une évolution historique³. Quoique Kant considéra sa spéculation évolutionniste comme "une aventure audacieuse de la raison"⁴, dans les décennies préalables à la publication de l'*Origine*,

¹ Kant, "Sobre el uso de los principios teleológicos en la filosofía."

² Kant, *KU*, § 80.

³ Ibid.

⁴ Ibid.

la progression du matérialisme et la pensée historique, jointe à la constatation géologique de l'immensité de l'âge de la Terre et le registre paléontologique des extinctions offriront assez matériel empirique pour s'enfoncer avec succès dans l'aventure de la raison.

Autant la classification des espèces que la construction du morpho-espace ont trouvé dans l'évolution leur fondement, mais la répercussion de l'évolutionnisme dans la conceptualisation de la forme dépendra de la manière dont diversité organique s'organise: si l'organisation est taxinomique, les classes animales et végétales se disposeront dans une séquence historique, en donnant lieu à la taxinomie évolutionniste; si c'est morphologique, ce seront les types et leurs transformations qui se déploieront dans le temps historique, en fondant la morphologie évolutionniste.

1. TAXINOMIE ET PHYLOGÉNÉTIQUE

Nos classifications deviendront [...] généalogies

DARWIN, 1859

Selon Hull, quoique le transformisme ait nié l'existence des formes et la thèse méthodologique attribuant à la taxinomie la tâche de discerner les essences spécifiques, ni Lamarck ni Darwin n'ont disputé la méthode définitionnelle⁵: au contraire des entités de la physique et la chimie, qui—soumises aux lois universelles dans l'espace-temps—peuvent être groupées en classes, les espèces sont des individus, singularités radicalement historiques: tout caractère peut changer ou disparaître pendant l'évolution sans que l'espèce perde son individualité; seulement les individus, non les classes, peuvent évoluer. Dans la résistance à tracer la définition des entités biologiques sous l'angle individualiste, Hull localise le retard de la taxinomie à expérimenter la révolution scientifique qui seulement à partir de la moitié du XXe siècle se détacherait avec l'évolutionniste systématique et la cladistique.

Néanmoins, dans notre perspective la révolution darwinienne ne consiste pas à éliminer le concept de classe de l'organisation de la diversité biologique. Au contraire: définie en fonction de la taxinomie linnéenne, il faut la comprendre comme une révolution logique relative à l'origine des classes, c'est-à-dire, à la spéciation⁶. Dans cette section nous essaierons de démontrer, premièrement, que le concept de classe est essentiel à la logique darwinienne; deuxièmement, nous examinerons les conséquences conceptuelles de l'introduction des relations phylogénétiques dans l'organisation taxinomique de la diversité réalisée dans le cadre de la systématique phylogénétique et la cladistique.

⁵ Hull, "The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I)."

⁶ G. Bueno, "Los límites de la evolución en el ámbito de la Scala Naturae," dans *Conferencia Internacional sobre Evolucionismo y Racionalismo*, 1998, 57.

1.1. La dynamique des classes: de la taxinomie à la biologie des populations

Ni Lamarck ni Darwin n'étaient, ni par formation ni par inclination, morphologistes; tous les deux partaient des questions qui se débattaient au sein de la systématique, non de la morphologie: "le problème principal n'était pas l'évolution et la différenciation de types de structure, mais le mode d'origine des espèces"⁷. Les transformismes lamarckien et darwinien se formulent dans le contexte d'une situation limite dans la taxinomie, dont le développement avait fini par rencontrer les deux grands obstacles relatifs au problème des espèces: la question de sa *définition*, et le problème de sa *désignation*, étant données les difficultés pratiques à l'heure de distinguer les variétés et les espèces⁸. L'impossibilité de trouver un critère qui permette de définir et d'identifier les espèces conduit à nier l'existence de lignes de séparation naturelles entre les classes et à parier sur un nominalisme qui sauve seulement la réalité des individus⁹. Autant Lamarck que Darwin attribuent le flou des espèces à la variation de leur propriétés dans le temps, en séparant la réalité des espèces de sa permanence temporelle; de cette façon, les transitions graduelles qui du point de vue synchronique reflètent les difficultés de la classification se transforment en des transitions diachroniques. Tous les deux considèrent aussi que la gradualité des différences spécifiques découle du fait que sa constance est relative à la durée des circonstances environnementales. Toutefois, si pour Lamarck cette relativité de l'espèce affecte "à la durée des circonstances dont se trouvent tous les individus que la représentent"¹⁰, Darwin ajoute un individualisme plus radical qui octroie aux différences individuelles ("à peine d'intérêt pour le systématique"¹¹) une importance plus grande, car à partir d'elles, l'*Origine* intègre toute la gamme d'échelles taxinomiques: les différences individuelles sont la source des variétés et celles-ci des espèces naissantes.

La Synthèse Moderne a localisé dans le gradualisme l'un des noyaux théoriques de la révolution darwinienne, en identifiant l'essentialisme non plus avec le fixisme mais avec le saltationisme: étant donné que les espèces sont nées, évoluent et disparaissent graduellement, le lien généalogique forme un continu où les différences sont seulement de degré, jamais de classe; requérant des barrières strictes entre les classes naturelles—argue Mayr—l'essentialisme seulement peut concevoir une évolution ponctuée par des productions subites de nouveaux types¹².

⁷ Russell, *Form and function*, 232.

⁸ D. Alvargonzález, "El darwinismo visto desde el materialismo filosófico," *El Basilisco* 20 (1996): 3-46; Gayon, "The individuality of the species," 230.

⁹ J. B. M. Lamarck, *Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux* (F. Savy, 1873), 20-22; C. Darwin, *El origen de las especies*, 6th éd., 1859, 107-108.

¹⁰ Lamarck, *PZ*, 55.

¹¹ Darwin, *Origen*, 52.

¹² Mayr, *Una larga controversia*, 56.

Quoique le gradualisme taxinomique ne requière pas d'être formulé dans le contexte évolutionniste, la conscience de l'imprécision des frontières spécifiques sera fondamentale pour projeter la possibilité de sa variabilité temporelle¹³. Déjà au XVIIIe siècle les changements subis par les pratiques taxinomiques menèrent à la révision du fixisme. C'est le cas de Linné même qui, depuis la publication de *Species plantarum*, reconnût que certaines espèces étaient "filles du temps". En ce sens-ci, le 'saut ontologique' de Darwin doit être interprété comme encore un pas dans la reconnaissance progressive de l'hétérogénéité des classes initiée par la taxinomie.

Avec la considération des classes naturelles comme des populations composées d'individus variables connectés par la reproduction, le concept de forme subit un sérieux revers: le noyau ontologique du darwinisme n'est plus la forme mais l'espèce et l'évolution n'est plus une transformation ou métamorphose, mais résultat de la variation intra-populationnelle¹⁴. Dans cette perspective, le concept d'espèce est défini par la spéciation résultant du processus sélectif. Donc, le darwinisme ne nie pas la conception de l'espèce comme classe, mais il subordonne sa définition à la théorie de la sélection naturelle, au moyen de laquelle s'explique l'origine des classes, c'est-à-dire, la spéciation¹⁵.

La conception taxinomique de la diversité biologique devient le lieu naturel à partir duquel construire la nouvelle vision populationnelle: en partant de la conception taxinomique des espèces et les variétés, la biologie des populations concevra les variétés comme des sous-ensembles d'individus d'une population caractérisés par certains traits qui (si héréditaires) peuvent devenir source de processus de spéciation. C'est là où le neodarwinisme ajoute une contrainte fondamentale: étant donné que la sélection est considérée comme le seul facteur qui détermine le sous-ensemble de variantes qui prévaut en vertu de la distribution des pics adaptatifs dans le paysage écologique, la variation doit accomplir deux conditions: (i) puisque la génétique de populations lie directement la variation phénotypique à la variation génotypique, et étant donné qu'on imagine que celle-ci est aléatoire, la variation doit être isotropique, c'est-à-dire, potentiellement disponible dans toutes les directions du morpho-espace; (ii) il faut que la variation intra-populationnelle menant aux différences spécifiques soit graduelle, de sorte que s'il était possible de contempler la transformation historique d'une lignée, on observerai un processus continu.

1.2. Le système naturel comme système généalogique: de la systématique évolutionniste à la cladistique

La réinterprétation du concept de système naturel est le noyau articulé de la conversion de la taxinomie à la phylogénétique. Autant Lamarck que Darwin dénoncent la

¹³ Hull, "The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I)"; M. T. Ghiselin, *El triunfo de Darwin*, Colección Teorema. Serie Mayor. (Madrid: Cátedra, 1983), 114.

¹⁴ Gayon, "La marginalisation de la forme dans la biologie de l'évolution," 141.

¹⁵ Gayon, "The individuality of the species."

taxinomie comme collection de données et plaident pour qu'elle reflète le 'système naturel'¹⁶. En appliquant la distinction kantienne entre la description et l'histoire de la nature, la classification devient naturelle si elle 'représente' la phylogénie, la séquence suivie par la nature pour générer les formes qu'on observe aujourd'hui aux classifications. La révolution logique inaugurée par l'*Origine* consiste alors à substituer la logique de classes basée sur des relations de similitude par une logique de classes fondée sur des relations généalogiques¹⁷. Pourtant, malgré la réinterprétation sémantique de la systématique linnéenne, la taxinomie n'a guère subi les effets de l'évolutionnisme. Néanmoins, la redéfinition des catégories taxinomiques en vertu des relations généalogiques sème le germe de la réorganisation de la systématique que, par des manières très distinctes, ont réalisée les écoles évolutionniste et cladistique.

Durant les années 1960 et le début des années 1970, la *systématique évolutionniste*, dirigée par des fondateurs de la Synthèse Moderne¹⁸, devint la théorie orthodoxe de la classification biologique. Ayant pour objet non seulement de classer les espèces mais aussi d'expliquer leur origine, la 'nouvelle systématique' entreprend de refléter autant la phylogénie que le processus évolutif. En appliquant la théorie de la descendance avec modification à la classification, la systématique évolutionniste identifie les taxons en s'appuyant sur deux critères: l'*ascendance commune*, inférée à partir du degré de similitude entre les organismes, et la *divergence adaptative* qui sépare les taxons, ce qu'implique l'admission des groupes paraphylétiques.

Le statut d'orthodoxie de la systématique évolutionniste fut bref dû précisément à la volonté d'expliquer la spéciation et classer les espèces à la fois. La difficulté de définir et de mesurer la divergence adaptative pressait le développement d'une méthodologie rigoureuse, objective et reproductible bornée à la reconstruction de la phylogénie. Dans les années cinquante, Willi Hennig fonda la cladistique¹⁹, qui depuis des années 1970, commença à s'imposer jusqu'à être accepté par la majorité des taxinomistes.

Contrairement à la systématique évolutionniste, la *cladistique* se borne à construire un système classificatoire fondé sur des relations phylogénétiques. La cladistique groupe aux organismes en 'clades', des groupes monophylétiques conformés par un ancêtre et l'ensemble de ses descendants: à la base d'un arbre phylogénétique on trouve des *plesiomorphies*, des caractères partagés par les membres d'un clade qui permettent de postuler leur présence dans l'ancêtre commun; à son tour, cet caractère a évolué, en manifestant des différents états de caractère dans les groupes dérivés (*apomorphies*). Le caractère plesiomorphique ou apomorphique d'un trait est donc

¹⁶ Lamarck, *PZ*, 269.

¹⁷ Bueno, "Los límites de la evolución en el ámbito de la Scala Naturae," 87.

¹⁸ G. G. Simpson, *Principles of animal taxonomy* (Columbia University Press, 1961); J. S. Huxley, *The new systematics* (Oxford: Clarendon Press, 1940); E. Mayr et P. D. Ashlock, *Principles of systematic zoology* (McGraw-Hill New York, 1969).

¹⁹ W. Hennig, *Phylogenetic Systematics*, trad. D. Davis et R. Zangerl (University of Illinois Press, 1966).

relatif au groupe taxinomique; la possession de quatre membres, par exemple, est une apomorphie pour les vertébrés et une plesiomorphie pour les tétrapodes.

La philosophie de la science inspirant la cladistique est le falsificationnisme popperien²⁰. Les cladogrammes constituent des hypothèses sur des phylogénies possibles et les caractères jouent le rôle d'évidences ou falsificateurs potentiels. Le degré de confirmation d'une hypothèse est évalué en vertu de sa distribution dans un arbre phylogénétique au moyen des principes de *congruence* (consistance interne) et *parcimonie* (il faut choisir le cladogramme le plus simple, c'est-à-dire celui avec le nombre minimal de nœuds et d'homoplasies). Dans cette perspective, le nom d'un taxon est une annotation pragmatique pour désigner une hypothèse sur la distribution discontinue d'une combinaison unique d'attributs entre des taxons. D'où le fait que la nomenclature binomiale soit toujours le système de dénomination accepté par consensus, puisqu'elle assure la stabilité de la nomenclature dans le processus de vérification des hypothèses évolutives²¹.

Les buts épistémologiques de la cladistique ont des conséquences radicales pour la conceptualisation de la diversité organique qui la distinguent tant de la taxinomie numérique que de la systématique évolutionniste: d'une part, l'abandon de l'intérêt pour la définition de la forme rend inutile de comparer tous les caractères d'une espèce: contrairement à la taxinomie numérique, il suffit considérer ces traits qui diffèrent qualitativement entre les espèces; d'une autre, la restriction de la classification à la reconstruction de la phylogénie élimine de la taxinomie les assomptions sur les processus causaux qui ont régi l'évolution, contrairement à la systématique évolutionniste.

C'est dans le cadre théorique de la systématique évolutionniste et la cladistique où le concept de forme organique s'affaiblit vraiment: les critères morphologiques n'appartiennent plus à la définition des parties et des plans corporels pour devenir des critères simplement méthodologiques pour la reconnaissance de l'ascendance commune. De cette façon, la définition d'homologie s'émancipe non seulement de la fonction mais aussi de la forme et la structure des organes²². D'où le fait qu'en cladistique autant les apomorphies que les plesiomorphies peuvent inclure l'absence d'un caractère, des variations quantitatives de taille et de forme ou des combinaisons de traits, quelque chose d'inconcevable pour la morphologie.

²⁰ O. Rieppel, "The language of systematics, and the philosophy of 'total evidence'," *Systematics and biodiversity* 2, n° 1 (2004): 9-19; C. Patterson, "Morphological characters and homology," *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press. London (1982): 21-74.

²¹ Q. D. Wheeler, "Taxonomic triage and the poverty of phylogeny," *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359, n° 1444 (2004): 577.

²² E. Mayr, *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance* (Belknap Press, 1982).

Les taxinomistes numériques²³ et certains cladistes²⁴ ont dénoncé la circularité impliquée par la définition phylogénétique de la ressemblance: il faut d'abord établir les correspondances entre les caractères afin d'inférer l'ascendance commune. Pourtant, en cladistique le stade initial où les unités à comparer sont définies s'est banalisé²⁵; les systématiciens délimitent les caractères de façons très différentes et ils ne sont pas explicites sur la méthodologie utilisée. En général, la reconnaissance de la ressemblance est suspecte de subjectivité, la bête noire de la systématique. D'où le fait que certains auteurs argumentent qu'il faut utiliser "n'importe quelle chose" ou même des "mesures arbitraires" comme des caractères potentiels²⁶. Et d'où aussi la tendance à construire des matrices de données chaque fois plus grandes afin que le test de congruence sépare l'homologie de l'homoplasie.

Or, si l'on veut vérifier les hypothèses d'homologie, il faut utiliser des critères explicites (précisément ceux établis par la morphologie) avant de les inclure dans des matrices de données²⁷. La morphologie démontre, donc, une priorité épistémologique par rapport autant à la classification de la diversité qu'à l'inférence des relations phylogénétiques.

Cependant, même les cladistes les plus conscients de l'importance de la morphologie pour la taxinomie phylogénétique subordonnent la similitude structurelle à la reconstruction de la phylogénie. Ainsi, Rieppel définit les homologues comme lignées de caractères²⁸: l'évidence des relations phylogénétiques n'est pas fournie par la correspondance structurelle, mais par les séries de transformations phylogénétiques. Pourtant, étant donné l'impossibilité d'accéder au passé, la seule manière de le reconstruire consiste à identifier des états de caractère et les interpréter comme stades de transformation évolutive.

Avec le réductionnisme phylogénétique, qui réduit l'identité morphologique à l'identité généalogique, le réductionnisme moléculaire est devenu la menace la plus dangereuse pour le rôle de la morphologie en taxinomie. Depuis le milieu des années 1970, la cladistique a trouvé dans la biologie moléculaire une alliée aussi puissante que controversée. Basée sur le soupçon de l'ambiguïté du délinéament morphologique des caractères et la supposée objectivité des données moléculaires, la *phylogénétique moléculaire* infère l'ascendance commune des phylogénies moléculaires. Dans ce contexte-là, la relation entre morphologie, phylogénie et classification se

²³ Sokal et Sneath, *Principles of numerical taxonomy*, 56-57.

²⁴ M. C. C. de Pinna, "Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm," *Cladistics* 7, n° 4 (1991): 373-374; O. Rieppel et M. Kearney, "Similarity," *Biological Journal of the Linnean Society* 75 (2002): 59-82.

²⁵ Rieppel et Kearney, "Similarity."

²⁶ P. E. Griffiths, "Squaring the circle: natural kinds with historical essences," *Species: New interdisciplinary essays* (1999): 225.

²⁷ Patterson, "Morphological characters and homology."

²⁸ O. Rieppel, "Modules, kinds, and homology," *Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution* 304, n° 1 (2005): 18-27.

dissout complètement, puisque la morphologie n'intervient pas même dans la reconstruction des phylogénies²⁹.

Quelques taxinomistes ont réagi contre le double réductionnisme moléculaire et phylogénétique pratiqué par la phylogénétique moléculaire: si la classification se borne à la reconstruction de l'arbre phylogénétique, l'utilisation des données moléculaires fait sens. Néanmoins, comme Wheeler l'a remarqué, les taxinomistes ne sont pas seulement intéressés à la phylogénie, mais à "explorer et comprendre la diversité biologique"³⁰. La valeur de la morphologie ne réside pas en ce qu'elle nous aide à comprendre la phylogénie. Au contraire: la phylogénétique (et en conséquence les données moléculaires qui nous aident à la reconstruire) importe parce qu'elle permet d'interpréter la signification de la distribution de traits complexes.

2. LA MORPHOLOGIE DYNAMIQUE

Quelles sont les conséquences de l'introduction du temps (ontogénique et évolutionniste) dans la conceptualisation morphologique de la diversité organique? Nous consacrons cette section à la morphologie dynamique, qui, au contraire de la morphologie pure, s'occupe des formes qui de fait se succèdent pendant l'ontogénie d'un individu (morphologie du développement) et qui ont peuplé le morpho-espace le long du temps biologique (morphologie évolutionniste).

2.1. La morphologie évolutionniste

Lorsqu'on analyse (historique et conceptuellement) le problème de l'évolution de la forme, il faut distinguer deux questions qui sont souvent confondues: la généalogie de la forme et l'évolution morphologique. Leur exploration nous permettra d'affronter les deux raisons qui ont rendu la forme insignifiante pour l'articulation de la théorie moderne de l'évolution et dont la mise en question a permis la renaissance de la morphologie, à savoir: l'identification de l'identité morphologique avec l'identité généalogique, et l'abandon du problème du morpho-espace.

2.1.1. La généalogie de la forme: unité de type et communauté de descendance

Malgré le fait que dans les décennies précédentes à la publication de l'*Origine* quelques morphologistes soumièrent le plan d'organisation au cours temporel, ce n'est pas avant les années 1860 que la morphologie—avec Gegenbaur et Haeckel à la tête dans ses versants anatomique et embryologique—se convertit à l'évolutionnisme.

²⁹ L. C. S. Assis, "Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics," *Cladistics* 25, n°. 5 (2009): 529; Wheeler, "Taxonomic triage and the poverty of phylogeny."

³⁰ Wheeler, "Taxonomic triage and the poverty of phylogeny," 580.

Comme on l'a vu en haut, Lamarck et Darwin proposent la transformation des espèces comme solution aux problèmes de la taxinomie et l'histoire naturelle: la classification des espèces et l'adaptation écologique. Toutefois, à l'heure de démontrer le fait de l'évolution, Darwin s'est nourri des deux grandes dialectiques conceptuelles qui avaient maintenu en tension la morphologie continentale: d'une part, la dualité entre *unité de type et conditions d'existence* avait renforcé le soupçon dans une parenté génétique entre les formes déviée par des adaptations environnementales; d'autre part, l'interprétation dynamique de la représentation scalaire de la diversité et la prolifération de métaphores alternatives (la carte, le réseau ou l'arbre) furent essentiels pour poser la divergence historique de l'organisation vivante. En particulière, dans le champ de l'embryologie comparée, Pander, von Baer et surtout Owen ont reconnu la possibilité d'une transformation historique des espèces analogue à la différenciation embryologique.

La solution de la théorie de la descendance avec modification aux problèmes de la morphologie permit que le seul chapitre de l'*Origine* dédié à l'"affinité mutuelle des êtres organiques"³¹ suffit pour convertir l'embryologie et l'anatomie comparées à l'évolutionnisme³²: d'un côté, en admettant l'impuissance des considérations fonctionnelles pour expliquer les affinités formelles, "l'unité de type s'explique par la communauté de descendance"; d'un autre, la théorie de la sélection naturelle rend compte de la diversité morphologique associée à l'adaptation des organismes à leurs conditions d'existence³³. Ainsi, la théorie de la descendance avec modification introduit entre les concepts de forme et de fonction une distance que la morphologie transcendantale avait été incapable de tracer d'une façon définitive: l'unité de type et les conditions d'existence n'essaient pas d'être réduites entre elles; les deux sont acceptées comme phénomènes également existants mais absolument distincts, étant données les différentes causes auxquelles elles répondent. Bien que la sélection naturelle est postulée comme la cause ultime des homologies, la séparation entre les théories de l'origine commune et la sélection naturelle permit que l'anatomie et l'embryologie comparées conservaient la définition de leur concepts basiques et la méthodologie pour l'établissement de l'identité. Puisque l'unité morphologique et la diversité fonctionnelle répondent à des causalités indépendantes, la morphologie évolutionniste put se concentrer sur la caractérisation des correspondances et des transformations morphologiques, en ignorant les analogies et les mécanismes adaptatifs responsables des variations subies par le même organe. Comme Haeckel l'a marqué, la différence owenienne entre homologie et analogie pouvait se poser en vertu de la causalité associée à chaque cas: les organes homologues sont ceux "acquis au moyen de l'ascendance commune", tandis que les analogues sont "provoqués grâce à une

³¹ Darwin, *Origen*, chap. 14.

³² S. F. Gilbert, "The morphogenesis of evolutionary developmental biology," *International Journal of Developmental Biology* 47, n°. 7 (2003): 467-478.

³³ Darwin, *Origen*, 206

adaptation similaire aux conditions environnementales”³⁴. L’homologie entre les membres vertébrés s’explique par sa descendance d’un ancêtre commun avec les mammifères, les oiseaux et les reptiles dont les membres étaient “construits selon le plan actuel, quelle que soit la fin qu’ils servent”³⁵. Un sujet postérieur et conceptuellement distinct c’est la variation des structures (la longueur des doigts ou les membranes interdigitales), qu’il faudra expliquer comme résultat de la sélection d’adaptations individuelles.

C’est alors l’interprétation, non la définition, des concepts morphologiques qui change chez la morphologie évolutionniste. Or, la redéfinition généalogique de l’identité effectuée par la Synthèse Moderne a mis en danger l’existence même de la morphologie et, avec cela, la valeur conceptuelle de son passé. Dans ce contexte-là, l’absence de propositions transformistes dans la morphologie pré-darwinienne s’est interprétée comme une symptôme de l’incapacité de la morphologie (essentiellement contaminée du typologisme) à contribuer à la théorie évolutive moderne³⁶.

En réalité, depuis la fin du XIXe siècle, la morphologie évolutionniste était plongée dans une crise profonde, déchaînée par des raisons internes, mais exclue de l’intégration disciplinaire de la Synthèse, elle subit définitivement l’ostracisme académique. Toutefois, depuis la fin des années 1960, le fil hétérodoxe tressé par les biologistes qui ont hérité le relais de la morphologie a facilité la renaissance de la morphologie évolutionniste. Durant ces dernières décennies, des biologistes, des philosophes et des historiens de la biologie ont contesté le caractère exclusif des concepts de type et communauté de descendance³⁷, en permettant de réinterpréter le rôle historique joué par la morphologie pré-évolutionniste et récupérer son actualité.

Comme on l’a déjà vu en parlant de la relation entre taxinomie, morphologie et phylogénie, la définition de la forme et l’établissement de la ressemblance est un stade épistémologique préalable et indépendant de son interprétation: si la définition des sujets du changement dépend de sa morphologie, il devient indifférent que les transformations structurelles s’interprètent comme idéales, embryologiques ou historiques. Ce n’est pas sans raison que l’histoire de la morphologie du XIXe siècle reproduit l’ordre conceptuel qui suit la relation entre identité et généalogie. En ce sens-

³⁴ Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte u Descendenz-Theorie*. Jena: Georg Reimer. Vol. 1: 204. Cit. dans Brigandt, “A Theory of Conceptual Advance,” 186.

³⁵ Darwin, *Origen*, 580?

³⁶ Ghiselin, *El triunfo de Darwin*, 102.

³⁷ Russell, *Form and function*, 302-303; Amundson, “Typology Reconsidered”; M. A Di Gregorio, “A wolf in sheep’s clothing: Carl Gegenbaur, Ernst Haeckel, the vertebral theory of the skull, and the survival of Richard Owen,” *Journal of the History of Biology* 28, n° 2 (1995): 247–280; L. K. Nyhart, *Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900* (University Of Chicago Press, 1995); Camardi, “Richard Owen, Morphology and Evolution”; P. J. Bowler, *Life’s splendid drama: evolutionary biology and the reconstruction of life’s ancestry, 1860-1940* (University of Chicago Press, 1996); J. Maienschein, “Epistemic Styles in German and American Embryology,” *Science in Context* 4, n° 02 (1991): 407-427.

ci, on peut dire que la morphologie pure a joué un rôle analogue à celui joué par Kepler par rapport à la mécanique newtonienne: de dévoiler une légalité géométrique qui plus tard requerrait d'être expliqué par des lois causales³⁸. En marge de son engagement avec l'évolutionnisme, la morphologie rationnelle a été, en fait, consciente de l'irréductibilité entre la parenté morphologique, "analogue à celle existante entre les divers cristaux d'un même système cristallographique" et la "parenté de consanguinité directe par hérédité"³⁹. Lorsque Darwin réduit l'unité de type à "cette concordance fondamentale qui caractérise la conformation de tous les êtres organisés d'une même classe"⁴⁰, en excluant l'homologie sérielle, la parenté morphologique et la parenté héréditaire sont inextricablement liées, en permettant son subordination ultime à la loi des conditions d'existence.

L'évolutionnisme changea, sans doute, les objectifs épistémologiques de l'anatomie et l'embryologie comparées, qui ne se proposaient plus de révéler les affinités structurelles, mais de reconstruire l'arbre de la vie au moyen de l'établissement de formes ancestrales, relations généalogiques et patrons de transformation phylogénétique. Le changement des buts poursuivis par la morphologie fit que dans les définitions de la ressemblance de Gegenbaur, Haeckel ou Huxley, les dimensions phénoméniques et causales de l'identité structurelle finissaient par se confondre. Mais si au lieu de nous en tenir au discours explicite des morphologistes, on examine leurs pratiques, les ressemblances s'établissent par les critères morphologiques, en déduisant d'elles l'ascendance commune⁴¹.

Lorsque dans les années 1940 la Synthèse Moderne menaça l'existence même de la morphologie, la distance entre les méthodes morphologiques et généalogiques recommença à être revendiquée dans un sens similaire à celui de la morphologie transcendante. Comme le remarquera Zangerl, "une théorie morphologique explique comment un complexe structurel peut dériver, idéalement, d'un autre, mais elle n'affirme pas que l'un représente la condition ancestrale de l'autre en ce sens de relations sanguines"⁴². De la même façon, pour Woodger, les "transformations sont des relations"⁴³, et leur nature peut être logique-mathématique ou matériel (historique): dans les deux cas, s'établit une relation entre les éléments susceptibles de se transformer entre eux, soit mathématiquement ou au moyen des processus naturels.

Or, acceptant l'irréductibilité conceptuelle des identités morphologique et généalogique, est-ce-qu'on peut maintenir encore que les ressemblances structurelles s'expliquent toujours par la communauté des descendance?

³⁸ Amundson, *The Changing Role of the Embryo*.

³⁹ L. Röttemeyer, *Morfología e Historia del esqueleto de los vertebrados*, 1856. En *Obras menores*, I, 58. Rádl, *Historia de las teorías biológicas*, vols. II, 22.

⁴⁰ C. Darwin, *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle, ou La lutte pour l'existence dans la nature*, trad. J. J. Moulinié (Paris: C. Reinwald et Cie., 1873), 225.

⁴¹ Remane, *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*.

⁴² Zangerl, "The methods of comparative anatomy," 371.

⁴³ Woodger, "On biological transformations," 98.

La discussion contemporaine de cette question s'est donnée fondamentalement dans le domaine du débat sur le concept d'homologie. Depuis les origines de la morphologie évolutionniste, trois phénomènes relatifs à l'identité entre les parties ont mis en question l'inférence de l'ascendance commune à partir de l'homologie: les convergences morphologiques, c'est-à-dire, les similitudes structurelles qui ont évolué de manière indépendante dans des types distants (la palmation des oiseaux aquatiques, des amphibiens et des mammifères), les identités morphologiques découlant de la similitude entre les lois ontogéniques, et les homologies internes.

Aucun de ces trois phénomènes ne peut s'attribuer à la communauté de descendance, ce qui a deux conséquences fondamentales par rapport à la ressemblance des parties. D'un côté, il faut récupérer la définition exclusivement structurelle d'homologie, car "on n'a pas besoin de définitions distinctes, mais de différentes explications"⁴⁴. La plupart des morphologistes parle des 'définitions opérationnelles' d'homologie, nécessaires pour atteindre une explication causale sans être elles mêmes explicatives⁴⁵. D'un autre côté, il faut distinguer des différents types d'homologie en tenant compte de la dimension causale, comme l'a fait Lankester et comme beaucoup de biologistes l'ont refait dernièrement⁴⁶: l'*homogénie* fait référence à l'identité morphologique due à la continuité généalogique, tandis que l'*homoplasie* est due à l'action de forces ontogéniques ou des climats similaires et inclut, donc, l'homologie sériale.

Ici réside unes de raisons principales de l'irréductibilité des conceptualisations des parties de la taxinomie et la morphologie évolutionnistes: chez la systématique évolutionniste et la cladistique, les parties s'identifient en vertu du lieu qu'elles occupent dans la phylogénie d'un lignage, ce qui change la structure en un critère subsidiaire et exclue les ressemblances non dues à la communauté de descendance pour être inutiles pour la reconstruction des relations phylogénétiques; par contre, la morphologie a la ressemblance structurelle par objet primaire, ce qui incluse depuis les convergences morphologiques jusqu'à les métameries: ni les homoplasies sont des simples évidences falsificatrices de l'ascendance commune, ni les homologies internes des entités dédaignables; au contraire: toutes les deux sont une partie essentielle de l'*explanandum* de la morphologie évolutionniste.

L'*homogénie* est donc un phénomène plus restreint que l'homologie. Dans la perspective évolutive, le concept d'homologie structurelle acquière une nouvelle signification: d'une part, il devient évident que la fonction ne peut pas être un critère d'homologie, étant donné que, contrairement à une structure ou à un processus, les fonc-

⁴⁴ V. L. Roth, "Within and Between Organisms: Replicators, Lineages, and Homologues," dans *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*, éd. B. K. Hall (Academic Press, 2000), 310-337.

⁴⁵ J. A. Bolker, "Modularity in Development and Why It Matters to Evo-Devo," *Amer. Zool.* 40, n°. 5 (2000): 770-776.

⁴⁶ V. L. Roth, "On homology," *Botanical Journal of the Linnean Society* 22, n°. 1 (1984): 13-29; Roth, "Homology and hierarchies." Cf. références dans de Pinna, "Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm," 372.

tions ne se transmettent pas⁴⁷; d'autre part, l'autonomie morphologique dévient aussi intelligible, car dans beaucoup de cas les parties sont conservées pendant l'évolution malgré la variation de leur composants moléculaires, cellulaires et tissulaires. En ce sens-ci, les énoncés d'homogénéité doivent spécifier l'échelle de la hiérarchie taxinomique à laquelle les parties sont restées stables⁴⁸. Ainsi, les ailes de l'oiseau et de la rate-souris sont homologues pour leur possession de l'ulna, mais pas pour la surface utilisée pour le vol.

La distinction entre identité morphologique et continuité généalogique est aussi fondamentale dans les controverses autour le concept de plan corporel. Comme Jensen et Budd⁴⁹ l'ont remarqué, beaucoup des équivoques concernant la compréhension de l'origine des phylums découlent des tensions résultants du fait de penser les phylums à la fois comme des regroupements phylogénétiques et morphologiques. Si l'on distingue entre la ressemblance et l'ascendance commune, on peut aussi distinguer la cladogénèse des origines des traits: dans l'histoire précoce d'un clade, lorsque les traits basiques du plan corporel d'un groupe devaient émerger, les membres de lignage frères de clades différents ont été probablement très similaires.

La plupart des biologistes évolutionnaires a censuré le caractère anhistorique et typologique des définitions morphologiques de la ressemblance⁵⁰. Dans cette perspective, l'identité structurelle ne devient une entité scientifiquement légitime que lorsqu'on dévoile son fondement phylogénétique. Ainsi Lankester pensait que le concept d'homologie devait disparaître parce qu'il révélait un idéalisme platonicien incompatible avec l'évolutionnisme⁵¹. Dans la même ligne, de nombreux morphologistes défendent la conception du plan corporel comme une représentation d'un organisme réellement existant dans le passé:

Cela que souvent peut sembler un point de vue purement typologique n'est pas, de fait, basé sur un mépris ou une ignorance des concepts populationnels et de la variabilité, mais sur une préoccupation initiale par les stades évolutifs représentés par un genre ou espèce...⁵²

À l'extrême opposé, en récupérant la perspective goethéenne, quelques morphologistes ont nié l'inclusion de la temporalité évolutive dans la conception du type. Ainsi, Ebach argumente que, étant donné que la phylogénie est un processus inobser-

⁴⁷ Gilbert et Bolker, "Homologies of process and modular elements of embryonic construction."

⁴⁸ Roth, "Homology and hierarchies"; Brigandt, "Typology now"; Laubichler et Wagner, "Organism and Character Decomposition."

⁴⁹ Budd et Jensen, "A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla."

⁵⁰ Scholtz, "Baupläne versus ground patterns."

⁵¹ R. Lankester, "On the use of the term homology," *The Annals and Magazine of Natural History* 6 (1870): 34-35.

⁵² E. C Olson, "Morphology, paleontology, and evolution," *Evolution after darwin* 1 (1960): 535. Cit. en A. C Love, "Typology reconfigured: from the metaphysics of essentialism to the epistemology of representation," *Acta Biotheoretica* 57, no. 1 (2009): 70.

vable, la perspective analytique change le modèle (non le phénomène même) en objet d'attention, en séparant l'expérience de la pensée⁵³. Pourtant, si l'on définit l'homologie phylogénétique comme l'identité morphologique due à la communauté généalogique, cette objection n'est plus pertinente: le phénomène est toujours l'identité structurelle, mais une autre dimension (la continuité généalogique) est ajoutée à la ressemblance, en délimitant un phénomène (celui d'homogénéité) plus restreint.

Notre défense de la possibilité d'articuler les identités morphologiques et généalogiques n'implique pas que nous partageons la censure au concept morphologique du type que nous décrivions en haut. Dans le chapitre antérieur nous arguons en détail la légitimité de l'abstraction morphologique des propriétés formelles des objets biologiques. De plus, comme nous verrons dans la prochaine section, la reconceptualisation de la dynamique de la forme permet de reformuler le concept de type caractéristique de la morphologie pure.

2.1.2. L'évolution morphologique: l'ordre morphologique à la lumière de l'évolution

Si la morphologie est restée en marge de la Synthèse Moderne ce n'était pas seulement parce que l'identité morphologique se réduisait à l'ascendance commune, mais aussi parce que le type d'*explananda* caractérisé par la recherche théorique de la forme était inexplicable dans le cadre causal darwinien. Identifiée avec la pensée typologique, la Synthèse Moderne a vu dans la morphologie évolutionniste une hérédité indésirable de la morphologie idéaliste, et le domaine problématique de la biologie évolutive a cessé d'être l'évolution morphologique pour se restreindre à l'évolution populationnelle. Le rôle des disciplines morphologiques a été alors réduit à celui de simples transmetteurs de l'évidence de l'évolution et l'on a même plaidé pour sa disparition. Ainsi, selon Dobzhansky, la morphologie avait eu son rôle d'enregistreur du passé après la publication de l'*Origine*, mais elle est devenue superflue dans un siècle qui, converti à l'évolutionnisme, devait s'occuper de la recherche des causes (génétiques) de la transformation des espèces⁵⁴.

Depuis la morphologie évolutionniste recommença à s'éveiller après la "longue période de léthargie post-darwinienne"⁵⁵, certains auteurs ont revendiqué le rôle explicatif de la description de la forme: la morphologie non offre seulement d'évidence pour la construction des arbres phylogénétiques, mais elle définit aussi avec des nouveaux concepts théoriques le domaine problématique de l'évolution morphologique: "Quel est le patron de changement évolutif qu'on veut expliquer? Quelles sont les unités de changement évolutif à l'échelle phénotypique?"⁵⁶.

⁵³ Ebach, "Die Anschauung and the archetype."

⁵⁴ T. G. Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species* (New York: Columbia University Press, 1937).

⁵⁵ G. V. Lauder, "Preface," dans *Form and Function* (Chicago: Chicago University Press, 1982), xi.

⁵⁶ G. P. Wagner et H. C. E. Larsson, "What is the promise of developmental evolution? III. The cru-

En ce qui concerne la première question, la recherche de la *dynamique évolutive*, c'est-à-dire "comment l'évolution se meut d'une région du morpho-espace à une autre"⁵⁷, donne lieu à une conception des patrons évolutifs fort différente de celle découlant de l'emphase darwinien sur le changement graduel et constant des traits des individus composant les populations: l'unité de plan devienne le problème de la stabilité morphologique⁵⁸, tandis que les 'vides' entre les régions peuplées du morpho-espace deviennent des 'sauts' relatifs dans le temps.

Dans cette perspective, certaines conceptions pré-darwiniennes de l'immutabilité de la forme apparaissent sous une nouvelle lumière. Contrairement à la diabolisation synthétique de l'anti-évolutionnisme pré-darwinien, autant dans la morphologie aristotélicienne que dans la morphologie idéaliste, on trouve une conception de la stabilité morphologique très éloignée de la conception atemporelle de la forme caractéristique de l'idéalisme platonicien hérité par la *Naturphilosophie*. Ainsi, la conception aristotélicienne de l'éternité des espèces ne réside pas dans les propriétés caractérisant les espèces, mais dans le fait que les individus participent à elle à travers leur reproduction⁵⁹. C'est aussi le cas de ces morphologistes du XIXe siècle qui, comme Owen, développèrent leur recherche dans le cadre interprétatif de l'embryologie, ont approché le problème de l'ordre morphologique. Dans la perspective aristotélicienne de la reproduction de la forme⁶⁰. Bien sûr, l'immutabilité de la stabilité morphologique simplifie le domaine problématique, mais le problème ontologique est toujours conceptuellement analogue à la question de départ de la morphologie contemporaine, à savoir: pourquoi, de génération en génération, se génèrent le même type d'organismes.

Dans le contexte évolutionniste, la paléontologie est la discipline essentielle dans l'articulation de la conception morphologique de la structure des patrons phylogénétiques. Lorsque ces dernières sont conçus comme le résultat attendu des processus évolutifs, la paléontologie apporte seulement une phénoménologie dédiée à documenter insuffisamment les sentiers du passé; depuis l'*Origine*, les faits légués par les fossiles sont considérés comme incomplets: les sauts dans le temps géologique sont interprétés comme un produit dérivé de l'imperfection du registre fossile, non des mécanismes évolutifs mêmes⁶¹. Cependant, l'accès de la paléontologie au tempo évolutif lui octroie une mission privilégiée dans l'apport de nouvelle théorie (non seule-

cible of developmental evolution," *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 300B, n° 1 (2003): 1-4.

⁵⁷ Rasskin-Gutman, "Morphological modularity and macroevolution," 215.

⁵⁸ M. Grene, "Two evolutionary theories," *The British Journal for the Philosophy of Science* 9, n° 34 (1958): 110-127.

⁵⁹ Aristóteles, *GA*, II. 731b, 32-37a 2; Aristóteles, *Acerca del Alma*, trad. T. Calvo Martínez (Madrid: Gredos, 1978), II. 4, 415a 26b7. Cf. Lennox, "Kinds, forms of kinds, and the more and the less in Aristotle's biology"; Crubellier y Pellegrin, *Aristote*, 247.

⁶⁰ Camardi, "Richard Owen, Morphology and Evolution."

⁶¹ S. J. Gould, "Tempo and Mode in the Macroevolutionary Reconstruction of Darwinism," *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91, n° 15 (1994): 6764-6771.

ment de la phénoménologie) à la biologie évolutive: la caractérisation des patrons évolutifs, et particulièrement de la logique macroévolutive, permet d'inférer le type de processus qui les gouvernent⁶².

Depuis la publication de l'*Origine*, beaucoup de paléontologues ont remarqué l'absence de formes intermédiaires. À partir des années 1970, l'autonomie de la macro-évolution a recommencé à être prise en considération avec la postulation de la théorie des équilibres ponctués, un modèle alternatif au gradualisme pour faire un sorte du tempo de la spéciation⁶³. Si l'on accepte la phénoménologie paléontologique —argumentent Eldredge et Gould—le tempo standard de la spéciation s'exprime à l'échelle géologique comme une origine instantanée suivie d'une longue persistance (*stase*) et marqué par des punctuations d'extinction et de changement. Quoique l'on puisse attribuer les 'sauts' dans le registre fossile à l'incomplétude du registre fossile, la stase est une donnée trop fréquente pour être fruit du hasard: si la stabilité ou le changement morphologique est la norme, le changement devrait être conçu comme une rupture rare d'un état attendu et non une propriété inhérente aux structures biologiques⁶⁴.

En réalité, le phénomène de la spéciation n'a pas trop d'intérêt pour nous; si la théorie des équilibres ponctués nous intéresse c'est parce que sa généralisation au tempo de l'évolution morphologique nous permet d'approfondir le type de phénoménologie dont s'occupe la morphologie: la stabilité des parties et des plans corporels et le problème des nouveautés évolutives.

Les résultats mis en évidence par la paléontologie dans les dernières décennies ont été fondamentaux dans la renaissance de l'intérêt pour l'unité de plan et la mise en question de l'apparition graduelle des plans d'organisation animale⁶⁵. Le registre fossile documente qu'au début du Cambrien, dans une période brève à l'échelle géologique, émergèrent les grands plans corporels bilatéraux: les annélides, les mollusques, les nématodes, les arthropodes et les cordés. Depuis le Cambrien aucun plan corporel qualitativement nouveau a apparu, mais la diversité morphologique s'est réduite à la variation à l'intérieure de ces grands thèmes. Une fois nés, les plans corporels ont conservé leur identité tout au long du temps évolutif; ils sont, autrement dit, temporellement stables. La même logique régit l'évolution des parties: les nouveautés évolutives comme le caparaçon des tortues ou les plumes ont une origine discrète suivie d'une longue stabilité évolutive.

Dans la perspective de la stabilité morphologique, les homologues sont aussi conçus comme les entités morphologiques qui sont sous-jacentes aux transformations évolutives, de sorte que le lien morphologique entre relations et transformations ac-

⁶² George Gaylord Simpson, *Tempo and mode in evolution* (New York: Columbia University Press, 1944).

⁶³ N. Eldredge et S. J. Gould, "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism," *Models in paleobiology* 82 (1972): 115.

⁶⁴ S. J. Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución* (Metatemas, 2004), 790.

⁶⁵ Rasskin-Gutman, "Organized mayhem in Bilateria Baupläne."

quiert une nouvelle dimension temporelle. De même que le concept d'homologie ne capture seulement la ressemblance entre les parties, mais contient aussi les variations possibles à l'intérieur de l'identité structurelle, il faut définir les unités évolutives par leurs tendances variationnelles, car elles maintiennent l'identité des caractères tout au long le processus adaptatif⁶⁶. De fait, de même que dans une perspective purement morphologique, on disait que l'unité de plan seulement peut se définir grâce à la 'découverte' de ce qui reste invariante dans toutes les transformations, c'est l'évolution indépendante des parties qui permet de les identifier; ainsi, on peut dire que l'humérus est une partie autonome parce qu'il a changé pendant l'évolution indépendamment des autres homologues⁶⁷.

En ce sens-là, le concept morphologique d'homologie ne peut pas s'identifier avec la notion cladistique de synapomorphie, comme certains auteurs l'ont prétendu: contrairement à l'homologie taxinomique, l'homologie transformationnelle caractéristique de l'anatomie comparée⁶⁸, ne se conçoit pas comme le même état de caractère, mais comme *le même caractère* qui subit des modifications évolutives (des états de caractère) dans des différentes générations⁶⁹.

La stabilité évolutive des homologues a conduit certains auteurs à redéfinir le concept du type comme un ensemble d'homologues. Dans cette perspective, tandis que les états de caractère changent, l'ensemble de caractères reste constant, ce qui expliquerait la stabilité des plans corporels; par contre, si les homologues se perdent ou des nouvelles parties s'incorporent au plan corporel, on aurait la transformation d'un type dans un autre⁷⁰. Cependant, comme nous remarquons dans le chapitre antérieur, les plans corporels ne sont pas simplement un ensemble de parties; il faut inclure dans leur définition les positions relatives et les connexions entre les parties qui le conforment. En ce sens-ci, on est d'accord avec Raff, qui, en introduisant la dimension évolutive à la définition de Woodger, définit le *Bauplan* comme "l'idée d'un plan structurel homologue qui est sous-jacent aux transformations évolutives à l'intérieure d'un groupe taxinomique"⁷¹. Dans la même ligne, la définition du type comme un principe génératif a ressuscité parmi certains auteurs contemporains. Ainsi, Hammen définit les types comme des patrons innés avec des potentialités évolutives qui se sous-trouvent à la forme externe⁷².

La définition structurelle des plans corporels permet de récupérer la conception de la variation à l'intérieur du type de la morphologie pure. En ce sens-ci, à l'heure

⁶⁶ von Dassow et Munro, "Modularity in animal development and evolution."

⁶⁷ I. Brigandt, "Biological kinds and the causal theory of reference," dans *Experience and Analysis: Papers of the 27th International Wittgenstein Symposium Austrian Ludwig Wittgenstein Society, Kirchberg am Wechsel*, éd. Johann Christian Marek and Maria Elisabeth Reicher, 2004, 58-60.

⁶⁸ Patterson, "Morphological characters and homology," 34.

⁶⁹ I. Brigandt, "Homology in comparative, molecular, and evolutionary developmental biology: the radiation of a concept," *Journal of Experimental Zoology* 299, n°. 1 (2003): 9-17.

⁷⁰ Brigandt, "Typology now."

⁷¹ Raff, *The shape of life*, 196.

⁷² Hammen, "Type-concept, higher classification and evolution."

d'expliquer l'évolution des totalités organiques, la morphologie évolutionniste a fait front à l'atomisme adaptationniste. Bateson avait déjà remarqué l'erreur de supposer l'utilité de toutes les parties animales; sans considérer son intégration dans la totalité de l'organisme, l'utilité d'une structure ne doit jamais être utilisée comme point de départ pour comprendre son origine: "Nous, les animaux, vivons non seulement en vertu de ce que nous sommes, mais aussi malgré ce que nous sommes"⁷³.

Dans l'ère de la Synthèse, Ivan I. Schmalhausen⁷⁴ réalisa l'une des défenses les plus complètes de l'intégration organique, en rejetant la conception neodarwinienne de l'organisme comme une 'mosaïque de caractères' produits par la sélection et de l'évolution comme 'différenciation': aussi comme pendant l'ontogénie des formes différentes de corrélation jouent des rôles distincts et dominant différents stades du développement, des coordinations phylogénétiques (l'évolution corrélatrice entre le cerveau et le crâne, la mandibule supérieure et inférieure, l'allongement du corps et la réduction des membres dans l'évolution des reptiles...) reflètent la nature holiste de l'organisme tout au long de l'évolution.

Dans les années 1970, l'article de Gould et Lewontin "The Spandrels of San Marco"⁷⁵ est devenu la croisade la plus célèbre contre l'atomisme adaptationniste: autant que les tympans des cathédrales gothiques, beaucoup de traits (le menton en est l'exemple le plus célèbre) sont des éléments structurel mais pas fonctionnellement nécessaires.

En tout cas, la recherche morphologique démontre aussi que la fréquence de la modularité et l'intégration peut dépendre de l'échelle temporelle et hiérarchique. Ainsi, l'explosion cambrienne peut être interprétée comme un développement dans la parcellisation par spécialisation cellulaire et tissulaire, tandis que l'intégration des plans corporels le long de l'histoire des métazoaires aurait augmenté⁷⁶.

2.2. La morphologie du développement

L'embryologie est le premier lieu où se pose le problème de la temporalité de la forme dans une perspective autant individuelle que comparée. De fait, l'ontogénèse est le seul processus biologique de transformation de la forme auquel on peut directement accéder directement par observation⁷⁷, ce qui change la biologie du développe-

⁷³ Bateson, *Materials for the study of variation*, 12.

⁷⁴ I. Schmalhausen, *The Organism as a Whole in its Individual and Historical Development* (1938). Cit. dans G. S. Levit, U. Hossfeld, et L. Olsson, "From the Modern Synthesis to cybernetics: Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884-1963) and his research program for a synthesis of evolutionary and developmental biology," *Journal of Experimental Zoology* 306B, n°. 2, Molecular and Developmental Evolution (2006): 89-106.

⁷⁵ S. J. Gould et R. C. Lewontin, "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme," *Proceedings of the Royal Society of London* 205, n°. 1161, Biological Sciences (1979): 581-598.

⁷⁶ Eble, "Morphological modularity and macroevolution."

⁷⁷ Patterson, "Morphological characters and homology."

ment en une source privilégiée pour conceptualiser des problèmes analogues posés par les transformations évolutives.

2.2.1. L'embryologie descriptive

La conception de l'unité dans la diversité comme résultat de la transformation de la même forme dans le temps apparaît déjà dans le cadre théorique du préformatio-nisme⁷⁸. Bien que dans certains cas l'homoncule fût conçu comme un adulte en mi-niature, autant Bonnet que Robinet conçurent l'ontogénie comme un processus beau-coup plus complexe que la simple croissance du germe préformé. Pour les deux, l'hé-térogénéité apparente des organismes dans le développement précoce résultait autant de l'invisibilité de la matière organique que des changements drastiques dans la "forme, les proportions et les positions relatives" des parties, qui "ne se développent ni en même temps ni uniformément"⁷⁹.

La recherche morphologique du développement précoce inaugurée par le fonda-teur de la 'biologie du changement'⁸⁰, Caspar Friedrich Wolff, fut essentielle pour le triomphe de l'épigénétisme. Progressivement, et en parallèle au développement de la microscopie, se sont caractérisés les stades ontogéniques qui se succèdent dans la gé-nération des animaux.

En général, on suppose qu'avec le triomphe de l'épigénétisme le phénomène de la morphogenèse fut établi et ce qu'on problématise sont différentes théories causales de la morphogenèse. Pourtant, avant de nous confronter au problème de l'explication de la morphogenèse, "se pose le problème de la description"⁸¹. Comme l'a reconnu Wilhelm His, la forme organique n'est pas un problème auto-évidente dans l'attente d'explication mécanique⁸². Dans ce contexte, les représentations visuelles de l'ontogénie, que tout au long du XIXe siècle ont dépassé en importance aux descriptions textuelles⁸³ auront une importance radicale.

Dans cette section, nous explorons les deux grands sujets qui ont marqué le débat sur la conceptualisation et la représentation du développement: (1) la caractérisation des divers échelles d'organisation émergeant pendant l'ontogénie, et (2) le problème de la temporalité de la forme.

⁷⁸ Gould, *Ontogeny and phylogeny*.

⁷⁹ Bonnet, 1762. Cit. en S. J. Gould, *Ontogeny and phylogeny*, 20.

⁸⁰ J. M. Oppenheimer, *Essays in the History of Embryology and Biology* (Cambridge, Mass.: M.I.T. Press, 1967), 135.

⁸¹ R. Thom, "Comment la biologie moderne redécouvre la kinésis d'Aristote," *Le Bulletin d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie*, 1998, 202.

⁸² Hopwood, "' Giving Body" to Embryos."

⁸³ N. Hopwood, "A history of normal plates, tables and stages in vertebrate embryology," *The International journal of developmental biology* 51, n°. 1 (2007): 1-26; N. Hopwood, "Visual standards and disciplinary change: Normal plates, tables and stages in embryology," *History of science* 43 (2005): 239-303.

La caractérisation de la hiérarchie du développement

L'embryologie a joué un rôle fondamentale dans la récupération de la conception hiérarchique de l'organisation animale, en se demandant comment les divers échelles organisationnelles émergent tout au long de l'ontogénie. Dans la deuxième partie on verra comment les propriétés à une échelle d'organisation (les cellules ou les tissus) ne peuvent pas s'attribuer directement à leurs parties composantes (les gènes), mais à chaque niveau de la hiérarchie organique lui correspondent des lois ou des règles différentes⁸⁴. En ce sens-ci, les techniques pour le modelage tridimensionnel des embryons et la caractérisation des échelles d'organisation générées pendant l'ontogénie se révèlent essentielles pour comprendre la causalité impliquée. Pourtant, la philosophie et l'histoire de la biologie ont guère prêté d'attention aux implications théoriques des techniques développés dans le cadre de l'embryologie descriptive. En générale, la philosophie de la science a été réticente à considérer le rôle explicatif des pratiques représentationnelles, bien que cette tendance a commencé à s'inverser ces dernières années⁸⁵. Dans l'histoire de l'embryologie, le travail de Nick Hopwood autour des séries ontogéniques⁸⁶ et les modèles tridimensionnels d'embryons à la fin du XIXe siècle et début du XX⁸⁷ est une exception notable.

Au cours de ces dernières décennies, les développements de la microscopie et les nouveaux outils computationnels pour le traitement automatique d'images permettent d'analyser le développement d'organismes complexes avec une résolution cellulaire et tissulaire sans précédents⁸⁸. Les nouvelles techniques d'imagerie pour la caractérisation 3D des embryons utilisent l'information de différentes sections réels ou virtuelles⁸⁹ le long d'un spécimen qu'on recombine dans un ordinateur afin de reconstruire la forme tridimensionnelle.

La reconstruction même de la tridimensionnalité des embryons joue un rôle essentiel dans la compréhension des causes de la morphogénèse. His, inventeur du microtome et des premières techniques de reconstruction de la structure tridimensionnelle des embryons et l'un des fondateurs de l'embryologie mécaniste, remarqua que pour comprendre la forme animale, les embryologistes doivent s'impliquer dans la reconstruction de l'embryon, en reproduisant les relations causales qu'ils essayaient

⁸⁴ Gilbert et Sarkar, "Embracing complexity."

⁸⁵ L. Perini, "Explanation in two dimensions: diagrams and biological explanation," *Biology and Philosophy* 20, n° 2 (2005): 257–269.

⁸⁶ Hopwood, "A history of normal plates, tables and stages in vertebrate embryology"; Hopwood, "Visual standards and disciplinary change."

⁸⁷ N. Hopwood, "'Giving Body" to Embryos: Modeling, Mechanism, and the Microtome in Late Nineteenth-Century Anatomy," *Isis* 90, n° 3 (1999): 462–496.

⁸⁸ Sean G. Megason et Scott E. Fraser, "Imaging in Systems Biology," *Cell* 130, n° 5 (Septembre 7, 2007): 784–795.

⁸⁹ Les techniques d'imagerie non invasive incluent la microtomographie aux rayons X, la microscopie par résonance magnétique, la segmentation optique, la tomographie par cohérence optique et la microscopie ultrasonore.

de comprendre⁹⁰. La révolution expérimentée par l'imagerie computationnelle, ou les simulations ont remplacé les pratiques matérielles de modélisation, en substituant les objets physiques par des visualisations bidimensionnelles d'information tridimensionnelle, a dramatiquement transformé la visualisation scientifique. L'infographie interactive permet à l'utilisateur non seulement de percevoir l'information spatiale, mais encore d'interagir avec les images d'une façon dont les conséquences théoriques sont encore *terra incognita* pour la philosophie de la science⁹¹. Dans l'embryologie, les programmes de traitement des images biologiques permettent de pénétrer la tridimensionnalité organique d'une manière jusqu'à présent interdite par l'opacité des tissus, ainsi que manipuler les 'embryons digitaux' sans avoir besoin de détruire le spécimen.

Le dynamisme de la forme

Dans beaucoup de cas, la morphologie pure, préoccupée de dessiner le morpho-espace, a ignoré la dimension diachronique de la forme. Depuis les origines de la morphologie, de nombreux naturalistes ont dénoncé l'artificialité de la caractérisation morphologique du développement. Comme Russell l'a remarqué, les objectifs épistémologiques de la morphologie pure l'obligent à considérer le développement "comme une séquence ordonnée de formes successives, et non, dans sa vraie nature, comme un processus essentiellement continu"⁹². La conception 'processualiste' de l'organisation vitale remonte à la biologie aristotélicienne, qui conçoit la vie de l'individu comme un *étant* qui, seulement avec la mort, cesse de s'actualiser⁹³. La morphologie allemande introduit dans la conceptualisation du type un dynamisme absent dans l'anatomie comparée française⁹⁴. La morphologie transcendantale s'est proposé de capturer, non la forme fine (*Gestalt*), mais le processus formatif (*Bildung*) dont consiste la vie d'un organisme. L'ontogénie ne peut pas se décomposer dans les stades discrètes d'une séquence temporelle, étant donné que le temps organique n'est pas une succession discrète mais un continuum où le passé et le futur appartiennent au présent. La conception goethéenne du dynamisme de la forme organique a son expression la plus achevée dans la théorie spirale des plantes⁹⁵, où la théorie morphologique ne s'applique pas à la morphologie adulte mais au processus génératif. Comme on verra plus tard, du point de vue comparé, la morphologie du développement de von Baer, qui fait reposer les types d'organisation animale sur leur modes de développement, est un épisode central dans l'histoire de la biologie processualiste.

⁹⁰ Hopwood, "' Giving Body" to Embryos."

⁹¹ J. R. Griesemer, "Three-dimensional models in philosophical perspective," *Models: the third dimension of science* (2004): 439.

⁹² Russell, *Form and function*, 168.

⁹³ de Echandía, G. R., "notas," dans *Física* (Madrid: Gredos, 1998), note 65.

⁹⁴ Rádl, *Historia de las teorías biológicas*, 326.

⁹⁵ J. W. Goethe, *La metamorfosis de las plantas* (Asociación Valle Inclán Elkartea, 1994).

L'intérêt pour le dynamisme de l'ontogénie réapparut parmi les embryologistes expérimentales dans la première moitié du XXe siècle, dans le cadre théorique résultant de la conjonction de l'organicisme et la métaphysique des processus de Whitehead⁹⁶, où l'existence naturelle "est comprise en termes de processus plutôt que de choses—de modes de changement plutôt que des stabilités fixes"⁹⁷. D'un côté, l'embryologie a joué un rôle essentiel dans le développement de la conception hiérarchique de l'organisation animale, qui s'étend à la totalité des cycles de vie: Lillie, Ritter⁹⁸, Russell⁹⁹ et, plus tard, Bertalanffy¹⁰⁰, ont considéré la "persistance de l'organisation"¹⁰¹ comme l'une des lois primaires du développement. D'un autre côté, Weiss, Woodger et Russell défendirent une perspective processualiste du développement: ce que normalement on considère comme un individu, n'est plus qu'une brève section spatio-temporelle de son cycle vital; les organismes ne sont que des processus et la forme organique une section transversale d'un flux spatio-temporel d'événements¹⁰². Conrad H. Waddington a été le représentant le plus radical de cette nouvelle biologie diachronique. De fait, afin de comprendre le caractère essentiellement dynamique de l'organisation, il s'est vu obligé de forger des néologismes permettant de capturer l'*homeorhesis*, c'est-à-dire la stabilité du processus vital, un patron de changement qui reste constant malgré le changement des états¹⁰³.

La perspective diachronique du développement a été reprise chez l'embryologie contemporaine. Étant donné que "le développement est, en dernier ressort, un processus, et ses 'caractères' centraux sont aussi temporels que spatiaux"¹⁰⁴, une approche exclusivement morphologique est insuffisante pour comprendre les patrons temporels peuplant la morphogénèse, soit les caractères changeants et transitoires comme la ligne primitive, et des processus morphogénétiques comme les séquences de division cellulaire, l'établissement des axes corporels ou la gastrulation.

La revendication du statut ontologique des processus vitaux est vitale pour la compréhension de la génération de la forme. Portant, jusqu'aux années 1990, l'embryologie seulement pouvait reconstruire le temps ontogénique à partir de la séquentiation des stades d'individus différents d'une même espèce. Face une limitation

⁹⁶ A. N. Whitehead, "Process and Reality," *Macmillan* 11 (1929).

⁹⁷ N. Rescher, "Process Philosophy," dans *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, éd. E. N. Zalta, 2008.

⁹⁸ W. E. Ritter, *The unity of the organism or the organismal conception of life* (Boston: Ricahrd G. Badger, 1919).

⁹⁹ E. S. Russell, *The directiveness of organic activities* (Cambridge: The University Press, 1945).

¹⁰⁰ L. von Bertalanffy, *Modern theories of development*, trad. J. H. Woodger (Oxford university press, H. Milford, 1933), 49.

¹⁰¹ Ritter, *The unity of the organism or the organismal conception of life*, 13.

¹⁰² Woodger, *Biological principles: a critical study*, 294.

¹⁰³ C. H. Waddington, *The strategy of the genes* (London: Allen, 1957). Cfr. S. F. Gilbert, "Diachronic Biology Meets Evo-Devo: C. H. Waddington's Approach to Evolutionary Developmental Biology," *Amer. Zool.* 40 (2000): 729–737.

¹⁰⁴ Gilbert et Bolker, "Homologies of process and modular elements of embryonic construction."

technique pareille, les embryologistes seulement pouvaient lamenter l'artificialité de séquentier des "stades déconnectés de structures supposées homologues"¹⁰⁵. La nouvelle imaginérie 4D a changé dramatiquement le panorama: la combinatoire de la microscopie et les techniques de vidéo accéléré (*time-lapse*), permet de visualiser les processus embryonnaires, en capturant les 'caractères dynamiques' se succédant dans l'ontogénie avec une résolution sans précédents.

Cependant, nous croyons que la reconnaissance du dynamisme de la forme organique ne nie pas le statut ontologique des stades ontogéniques. En utilisant la terminologie de Woodger, les organismes ne sont pas uniformes dans le temps¹⁰⁶; si l'on tient compte des 'sections' qui se succèdent dans le cycle vital d'un organisme, leur manière de caractérisation diffère. Les stades ontogéniques doivent être conçus comme des formes dynamiques, mais la conception morphologique de l'unité de plan se maintient, quoique changée en un problème plus sophistiqué: celui de la *stabilité morphologique*. De ce point de vue, les stades se succédant dans l'ontogénie sont des patrons temporellement stables, des structures dynamiques dont les éléments changent continuellement, mais dont leur structure demeure identique pendant un certain temps jusqu'à devenir la structure 'permanente' de l'organisme mûr. En ce sens-ci, la stabilité structurelle a été classiquement connectée à la vision téléologie du développement, selon laquelle, les processus ontogéniques ne peuvent pas se comprendre sans faire appel à "leur relation avec la fin biologique de l'auto-complétion"¹⁰⁷. Depuis le début du XXe siècle, le phénomène de la stabilité structurelle a été testé expérimentalement, en devenant une réalité encore plus surprenante¹⁰⁸: en partant de différentes conditions initiales, et malgré des altérations drastiques dans son organisation ou des stades intermédiaires distincts, les organismes peuvent atteindre une morphologie finale normale.

2.2.2. L'embryologie comparée

Le XIXe siècle ajouta une double dimension temporelle (ontogénique et phylogénétique) à la conception de l'identité morphologique¹⁰⁹. Dans la morphologie évolutionniste, l'évolution et le développement étaient conçues comme dimensions d'un même phénomène, de sorte que l'anatomie et l'embryologie évolutionnistes se considéraient comme sous-disciplines de la morphologie¹¹⁰. Par contre, la conception de l'évolution inaugurée dans l'*Origine* et consolidée par la Synthèse Moderne perd toute

¹⁰⁵ A. Lindenmayer, "Theories and observations of developmental biology," dans *Foundational problems in special sciences*, éd. R. E. Butts et J. Hintikka, 1977, 103–118.

¹⁰⁶ Woodger, "On biological transformations"; Woodger, *Biological principles: a critical study*.

¹⁰⁷ Russell, *The directiveness of organic activities*, 93.

¹⁰⁸ H. Driesch, *The Science and Philosophy of the Organism*, vol. 2 (London: Adam and Charles Black, 1908).

¹⁰⁹ Laubichler, "Homology in development and the development of the homology concept."

¹¹⁰ Nyhart, *Biology Takes Form*.

connexion avec l'embryologie, car elle n'est plus liée à la question de la transformation mais à la classification de formes adultes. Depuis les années 1970, la morphologie a retrouvé le lien entre ontogénie et phylogénie, en inaugurant la biologie évolutive du développement.

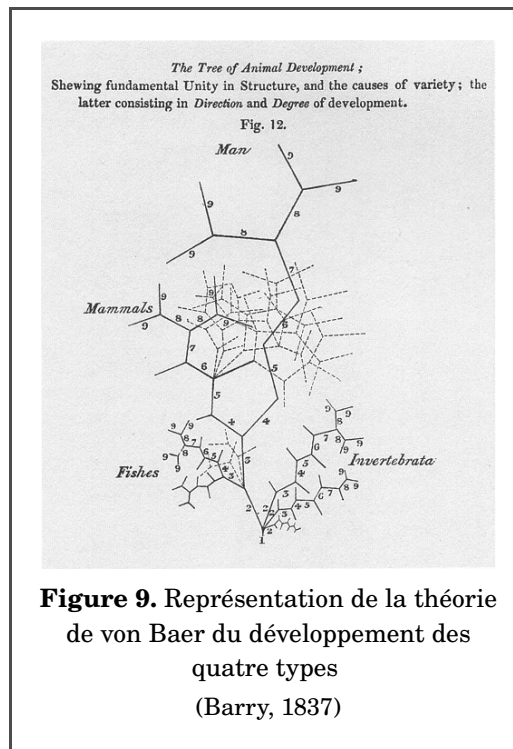
Dans la deuxième partie on explorera le programme explicatif associé à l'embryologie comparée et l'évo-dévo. Dans cette section, nous nous bornons à explorer le grand 'sujet' qui, du point de vue de la caractérisation de la 'cinématique de la forme' a marqué l'histoire de la morphologie: la question des correspondances structurelles qui peuvent s'établir entre la série ontogénique, le système naturel et l'arbre phylogénétique.

La recherche des correspondances entre la série ontogénique et le système naturel commença avant l'évolutionnisme. Déjà dans le contexte du 'préformationisme sophistiqué' de Bonnet et Robinet, fut avancé l'idée selon laquelle, l'ontogénie de l'individu révèle une logique analogue à celle qui a régi l'histoire du règne animal, mais c'est dans le cadre de l'épigénétisme que couvrait la *loi du parallélisme*. Selon Meckel et Serres, le nombre de stades embryonnaires est proportionnel à la complexité de l'adulte, et le développement des animaux supérieurs récapitule les formes adultes de ceux qui leur précèdent dans l'échelle des êtres.

Autant la fécondité du modèle scalaire que son insuffisance ont préparé le terrain sur lequel s'est formulé le modèle divergent du développement¹¹¹. Von Baer conçoit l'ontogénie comme un processus de différenciation progressive qui culmine dans l'autonomie complète de l'individu. Fondé sur une recherche empirique de la morphogenèse d'une rigueur sans précédents, le modèle divergent postule que les animaux supérieurs ne traversent pas les types des inférieurs; au contraire, le type d'organisation auquel un organisme appartient est fixé de le début et détermine son développement. L'ontogénie est un processus de 'divergence à l'intérieur du type', de sorte que l'embryogenèse suit un patron divergent procédant du général au spécifique (Cf. Fig. 9). L'embryon ne traverse pas les formes adultes d'autres animaux, mais, au contraire, il se sépare d'elles comme résultat de l'adaptation à des conditions environnementales spécifiques.

¹¹¹ Russell, *Form and function*, chap. IX.

La morphologie du développement est le premier programme de recherche qui se propose de fonder l'identité morphologique sur l'identité génétique. Ainsi, la 'généralité' du plan corporel dans les premiers stades de la embryogénèse ouvre l'accès à l'essence du type et permet de reconnaître les additions et modifications qu'il subi tout au long de l'ontogénie. Von Baer fonde la définition des quatre grand types d'organisation animal (plus ou moins coïncidents avec ceux de Cuvier) sur leurs modes de développement, de façon que la divergence ontogénique se met en correspondance avec l'organisation taxinomique. Cette conception de l'ontogénie permet de fonder autant le concept de l'archétype embryonnaire que le critère embryologique d'homologie.



La théorie de la recapitulation

Dans le cadre de la morphologie évolutionniste, le triple parallélisme entre la distribution taxinomique, le patron ontogénique et l'arbre phylogénétique donne lieu à la loi biogénétique, selon laquelle l'ontogénie récapitule la phylogénie.

Formulée pour la première fois par Fritz Müller et portée à son expression maximale par Ernst Haeckel, la théorie de la recapitulation intègre des éléments du modèle divergent et de la loi du parallélisme¹¹²: d'un côté, le développement est conçu comme un processus de différenciation divergente qui reproduit autant la ramification phylogénétique que le système hiérarchique de classification: seulement les caractères les plus génériques et les stades embryologiques les plus précoces révèlent des homologies, tandis que les caractères les plus différenciés s'associent avec les stades les plus tardifs; d'un autre côté, chacune des directions dont le développement bifurque est conçue comme une série morphologique et partage avec la morphologie transcendantale la loi de la correspondance: les ontogénies répètent leurs phylogénies, en traversant successivement les stades correspondants aux ancêtres du phylum, de la classe, de l'ordre, de la famille et du genre auquel elles appartiennent (Cf. Fig. 10).

Du point de vue explicatif, le patron postulé par la loi biogénétique est interprété à la lumière de la théorie darwinienne¹¹³: l'unité de type s'explique par l'hérédité phylogénétique, tandis que les altérations du développement sont attribuées à l'adaptation de l'embryon à ses conditions d'existence. L'addition de nouveautés évolutives est régie par deux grandes lois: la 'loi de l'ajout terminal', selon laquelle les nouveautés apparaissent en ajoutant un stade à la fin de la séquence ontogénique, et 'la loi de la condensation', qui permet raccourcir les premiers stades en évitant que la gestation s'étende immensément. Cependant, autant Müller que Haeckel ont admis que l'ontogénie ne récapitule pas la phylogénie complètement. Pour rendre compte des variations qui apparaissent dans le développement, Haeckel introduisit la distinction entre les caractères *palingénétiques*, ceux qui ont été transmis indemnes pendant l'évolution, et les *caenogénétiques*, les variations spatiales (hétérotopies) et temporelles (hétérochronies) du développement permettant l'adaptation aux nécessités de la vie embryonnaire.

¹¹² Ibid., 237.

¹¹³ Gilbert, "The morphogenesis of evolutionary developmental biology"; Russell, *Form and function*, 300.

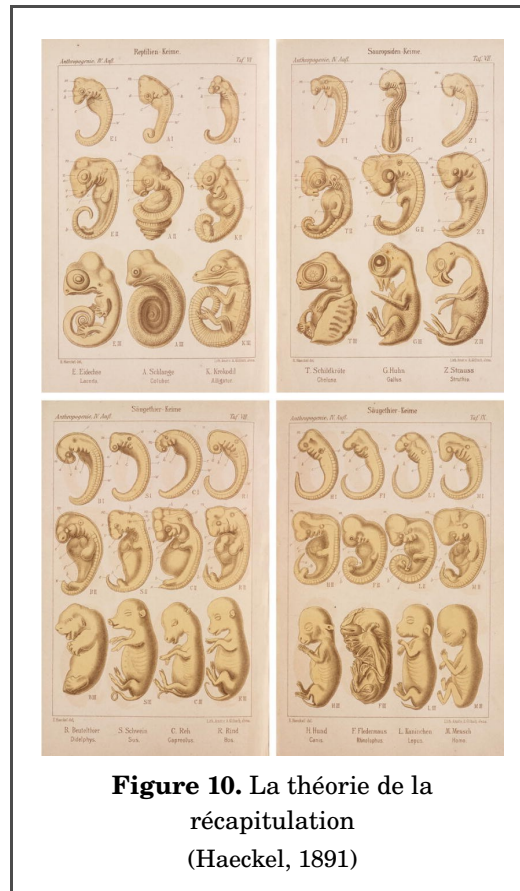


Figure 10. La théorie de la récapitulation (Haeckel, 1891)

Les variations du développement

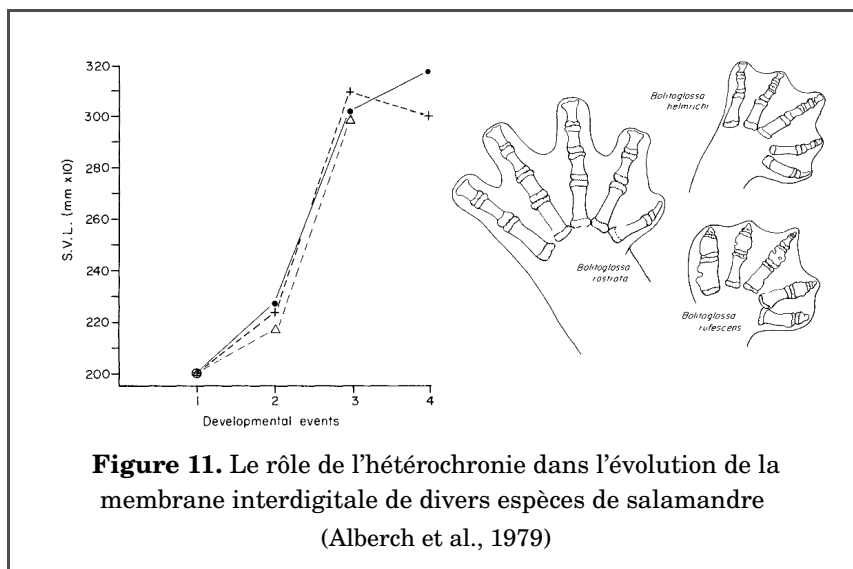
Tout au long de la deuxième moitié du XIXe siècle, les déviations du parallélisme entre les ordres ontogénique et phylogénétique (les différences entre les stades précoces de différents phylums, l'apparition de certains caractères spécifiques avant les génériques et l'existence, dans toutes les étapes de l'ontogénie, de différences qui peuvent être interprétées comme adaptations au milieu embryonnaire) devinrent de plus en plus manifestes. Dans ce contexte-là, l'embryologie, qui tend à s'interpréter comme un bastion de l'essentialisme, participa à un mouvement pour étudier la variation.

Ce nouveau programme de recherche fut profondément lié à la nécessité de plus en plus impérieuse de développer de nouvelles techniques pour construire des séries ontogéniques: les planches comparatives de Haeckel, les "planches de normes" de Wilhelm His et les tables d'Albert Oppel¹¹⁴. Cependant, la standardisation des stades du développement n'a pas eu lieu jusqu'aux années 1940, lorsque, dans le contexte

¹¹⁴ Hopwood, "Visual standards and disciplinary change"; Hopwood, "A history of normal plates, tables and stages in vertebrate embryology."

de l'expansion de l'embryologie expérimentale, certains 'stades normaux' (comme celui de Harrison pour la salamandre) ont commencé à être amplement adoptés. Nous croyons que le temps qui a comporté le développement de standards visuels pour représenter et pour comparer l'ontogénie de diverses espèces explique en grande partie que la variation du développement ne devenait source de réflexion théorique pour articuler la relation entre ontogénie et phylogénie jusqu'à bien entré le XXe siècle.

L'accumulation de données sur le développement de divers espèces et la variation individuelle a permis que l'hétérochronie commença à prendre un rôle vraiment protagoniste. Walter Garstang¹¹⁵ et plus tard Gavin de Beer¹¹⁶ démontreront que le principe de l'ajout terminal était très loin d'être universel: les changements dans le rythme ontogénique pouvaient succéder à l'inverse, se ralentissant, et les nouveautés évolutives pouvaient découler d'altérations dans tous les stades de l'ontogénie. Néanmoins, le rejet du patron de correspondances postulé par le récapitulonnisme ne conduit pas à nier la relation entre ontogénie et phylogénie, mais à inverser la conception de la causalité assumé par la loi biogénétique: "l'ontogénie ne récapitule pas la phylogénie, mais la crée"¹¹⁷.



L'œuvre de Garstang et de Beer est le point de départ de la récupération de la réflexion autour la relation entre évolution et développement inaugurée par Stephen

¹¹⁵ W. Garstang, "The origin and evolution of larval forms," *Nature* 122 (1928): 366.

¹¹⁶ G. de Beer, *Embryos and Ancestors* (Oxford, The Clarendon Press, New York, Oxford University Press., 1958), 88.

¹¹⁷ W. Garstang. "The theory of recapitulation: a critical restatement of the Biogenetic law". *Proc. Linn. Soc. Lond.* 35. Cit. dans Gilbert, "The morphogenesis of evolutionary developmental biology."

Jay Gould depuis fin des années 1970¹¹⁸. Gould part de la conception de la relation causale entre ontogénie et phylogénie hérité de ses mentors, mais reprend le lien entre récapitulation et hétérochronie. Selon Gould, la récapitulation ne fut pas réfutée mais reconvertie en un cas particulier d'un processus général: toutes les altérations du rythme ontogénique pendant l'évolution (accélération ou retard) produisent des parallélismes entre ontogénie et phylogénie.

Cette nouvelle conception de la relation entre changements hétérochroniques et tendances phylétiques est capturée par le 'modèle de l'horloge', qu'on présente ici dans sa version quantitative et dynamique. Au lieu de partir des changements dans le résultat des processus ontogéniques, Alberch et al.¹¹⁹ ont défini dynamiquement l'hétérochronie comme la modification des processus ontogéniques (début, fin ou taux de croissance d'un caractère) produisant des changements relatifs en forme et taille (Cf. Fig. 11). Cette formalisation de l'hétérochronie inaugure une nouvelle vision dynamique des transformations morphologiques: tandis que dans le modèle haeckelien le temps (ontogénique et phylogénétique) est tout simplement l'axe de coordonnées dans lequel se rangent les stades, le modèle de l'horloge incorpore le temps comme un paramètre interne au système ontogénique, ce qui permet de comparer des trajectoires ontogéniques au lieu des séries de patrons discrets¹²⁰. Apparemment, on retrouve ici la dialectique entre les visions morphologique et processualiste de l'ontogénie qu'on a discuté plus haut. Pourtant, et comme certains des artisans du modèle de l'horloge l'on plus tard reconnu¹²¹, les modèles de hétérochronie seulement peuvent modéliser des transformations d'une forme donnée. On peut donc décrire les transformations d'une partie comme des trajectoires graduelles, mais pour formaliser l'apparition d'une forme nouvelle (dans l'ontogénie et dans la phylogénie) il faut introduire une nouvelle géométrie et, avec elle, de nouveaux systèmes d'équations caractérisant son développement. On retrouve ici le problème des nouveautés qu'on examinera dans la dernière section.

Le stade phylotypique

De nos jours, l'embryologie comparée a repris une version modifiée de la théorie divergente du développement. En tenant compte de la variabilité du développement précoce, l'hypothèse du 'stade phylotypique'¹²² déplace l'archétype embryologique

¹¹⁸ K. K. Smith, "Sequence heterochrony and the evolution of development," *Journal of Morphology* 252, n° 1 (2002): 82-97.

¹¹⁹ P. Alberch et al., "Size and shape in ontogeny and phylogeny," *Paleobiology* 5, n° 3 (1979): 296-317.

¹²⁰ A. G. Kluge et R. E. Strauss, "Ontogeny and systematics," *Annual Review of Ecology and Systematics* 16, n° 1 (1985): 247-268.

¹²¹ P. Alberch, "Problems with the interpretation of developmental sequences," *Systematic Zoology* 34, n° 1 (1985): 46-58.

¹²² K. Sander, "The evolution of patterning mechanisms: gleanings from insect embryogenesis and spermatogenesis," dans *Development and evolution*, éd. B. C. Goodwin, N. Holder, et C. C. Wylie

vers un stade intermédiaire de l'ontogénie où les traits caractéristiques du *Bauplan* d'un phylum apparaîtraient (Cf. Fig. 12).

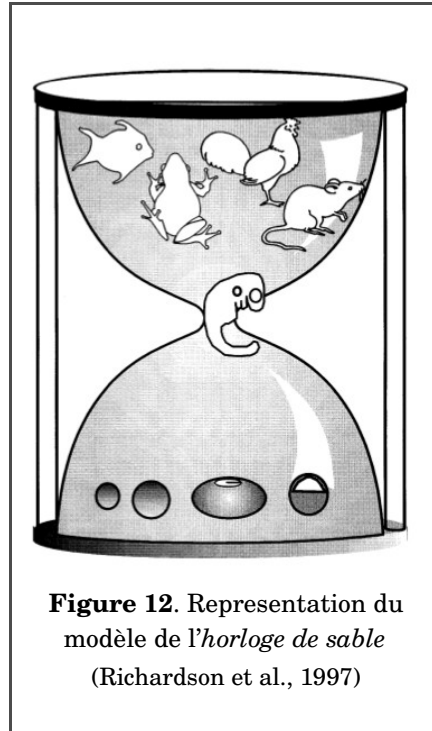


Figure 12. Représentation du modèle de l'horloge de sable (Richardson et al., 1997)

Quoique sa généralisation ne semble pas garantie à la totalité des phylums, cette reformulation de l'archétype embryonnaire s'est appliquée avec un succès relatif au stade 'pharyngula' des cordés¹²³. Toutefois, l'existence du stade phylotypique chez les cordés n'est pas non plus universellement acceptée parmi les embryologistes. Richardson et al. ont discuté les parallélismes établis par Haeckel, en l'accusant d'ignorer la variation dans deux sens importants¹²⁴: premièrement, les traits archétypiques n'arrivent pas toujours en même temps; deuxièmement, le concept de stade phylotypique manque lorsque s'introduisent des critères additionnels comme les membres embryonnaires, le nombre de somites ou la forme et la taille des embryons.

La critique de l'irréalité des illustrations de Haeckel n'est pas nouvelle. Wilhelm His accusa déjà le morphologiste allemand d'avoir faussé la forme des embryons ap-

(Cambridge: Cambridge University Press, 1983), 137-158; Raff, *The shape of life*; B. K. Hall, "Bauplâne, phylotypic stages, and constraint: Why there are so few types of animals," *Evolutionary biology* 29 (1996): 215-261.

¹²³ Nielsen, "Defining phyla."

¹²⁴ M. K. Richardson et al., "There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development," *Anatomy and Embryology* 196, n°. 2 (1997): 91-106.

partenant aux stades les plus précoces avec l'intention de les faire sembler plus similaires. Toutefois, Haeckel n'essayait pas d'être réaliste; dans les répliques à ses critiques, il ne défendit pas le réalisme de ses représentations, mais il remarqua la valeur théorique de l'idéalisation schématique. Dans cet aspect-ci, nous le rejoignons: l'idéalisation de l'archétype embryologique joue un rôle essentiel dans la compréhension du processus évolutif. C'est, de fait, une conclusion pareille à celle de Richardson, qui admet que malgré les exceptions, on peut encore affirmer que l'embryon vertébré traverse une brève période caractérisée par des structures très similaires. Pourtant, la leçon philosophique inférée par rapport au statut ontologique de l'archétype embryonnaire va beaucoup au-delà de ce que Haeckel aurait soutenu. Selon les auteurs, l'évidence de types est une impression qui ne résulte pas de la recherche scientifique: ils ne sont que des groupes de traits artificiellement sélectionnés. Certains philosophes de la biologie ont appelé à cette conclusion pour défendre qu'il faut abandonner l'exposé ontologique du problème du type afin d'analyser le contexte épistémique où s'utilisent des différents genres de typologie pour expliquer la morphogenèse¹²⁵.

Néanmoins, nous croyons que la structure sous-jacente au stade phylotypique est beaucoup plus qu'un ensemble de traits artificiellement sélectionnés pour aboutir certains objectifs épistémologiques de l'embryologie évolutionniste. D'abord, bien qu'il faille considérer les stades ontogéniques plutôt comme des périodes que comme des stades discrets¹²⁶, leur stabilité dynamique permet de réinterpréter l'identité en termes de stabilité morphologique. Deuxièmement, les critères pris comme des traits qui contrediraient l'existence de l'archétype embryologique n'appartiennent pas au critère topologique. Ce que la morphologie a démontré de ses origines est que ce qui reste invariable sont les relations spatiales et les connexions entre les parties; et c'est ça précisément ce qui arrive dans le stade de pharyngula: tous les vertébrés traversent un stade défini par le bilatéralisme et la segmentation du mésoderme, en marge du nombre concret de somites et de la forme et la taille de l'embryon.

En tout cas, l'embryologie comparée n'a achevée encore une étude systématique de la variation qui permette d'extraire de conclusions générales sur le patron de développement de tous les phylums. Salazar-Ciudad a commencé ce projet, en offrant une première approximation à la structure de la variation dans le développement des différents phylums animales¹²⁷.

¹²⁵ A. C. Love, "Explaining the Ontogeny of Form: Philosophical Issues," *A companion to the philosophy of biology* (2008): 223.

¹²⁶ D. Duboule, "Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate Bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony," *Development. Supplement* (1994): 135.

¹²⁷ I. Salazar-Ciudad, "Morphological evolution and embryonic developmental diversity in metazoa," *Development* 137, n° 4 (2010): 531-539.

Le critère embryologique

L'embryologie fut la première discipline à appliquer la méthode généalogique (la similitude du développement) à la détermination de l'identité structurelle: si bien certains *Naturphilosophen* invoquèrent des principes métaphysiques, les morphologistes du développement perçurent les relations structurales comme des relations embryonnaires, en expliquant l'unité de plan en vertu de la 'communauté ontogénique'¹²⁸:

... étant donné que chaque organe devient ce qu'il est au moyen de son développement, son vrai valeur seulement peut être reconnu à partir de sa méthode de formation¹²⁹.

C'était dans le cadre évolutionniste où le critère embryologique a connu sa plus grande expansion. De fait, il n'a pas été seulement utilisé pour identifier des homologues, mais Haeckel et Gegenbaur l'ont inclus dans la définition même de l'homologie¹³⁰.

Tandis que la méthode anatomique compare les parties d'organismes adultes, la méthode embryologique consiste à reconduire les éléments anatomiques à leur pré-curseur embryonnaire et déterminer son identité par leurs relations ontogéniques¹³¹. Sur la méthodologie embryologique reposent autant le concept de plan corporel ('archétype embryologique') que celui d'homologie. Or, le critère embryologique s'est interprété de façons fort différentes.

Au débout, le critère embryologique correspond à la similitude de connexions entre les éléments morphologiques le long du développement. Les stades ontogéniques manifestent de la manière la plus répandue les relations structurelles qui tendent à s'obscurcir le long de la différenciation morphologique; par exemple, beaucoup d'éléments squelettiques résultent de la fusion de parties qui se forment indépendamment dans l'ontogénie. En ce sens-ci, l'ontogénie ajoute un composant dynamique à la topologie, qui devient ainsi de la connectivité¹³², mais le critère embryologique est encore fondé sur le critère topologique, qui permet de définir le type comme "la relation spatiale des éléments organiques et les organes"¹³³. Le critère des

¹²⁸ Lenoir, *The strategy of life: teleology and mechanics in the nineteenth-century German biology*; Schmitt, *Aux origines de la biologie moderne*, 162?; Brigandt, "A Theory of Conceptual Advance," 17.

¹²⁹ Von Baer, *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion* (Königsberg, 1828), 233. Cit. dans Russell, *Form and Function*, 127.

¹³⁰ B. K. Hall, "Balfour, Garstang and de Beer: The First Century of Evolutionary Embryology," *American Zoologist* 40, n° 5 (2000): 718-728.

¹³¹ T. Huxley, "On the Theory of the Vertebrate Skull," en *Proceedings of the Royal Society of London* (London: Royal Society of London, 1857), 384, <http://www.archive.org/details/philtrans06567528>.

¹³² N. H. Shubin et P. Alberch, "A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb," *Evolutionary biology* 20 (1986): 319-387.

¹³³ K. E. von Baer 1828, *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere*, 208. Cit. dans Russell, *Form and Function*, 123.

formes intermédiaires (paléontologiques et embryologiques) est subordonné à la correspondance topologique¹³⁴.

C'est depuis 1830 que la signification du concept de 'précurseur embryologique' s'est progressivement agrandi, en liant l'homologie à la présence d'éléments spécifiques dans la séquence ontogénique qui conduit aux caractères adultes, en marge de la correspondance topologique. Dans l'embryologie évolutionniste, avec Francis Balfour à la tête, le critère embryologique est encore devenu plus strict, et l'homologie se fait synonyme de l'identité entre les couches germinales et les patrons ontogéniques. Dans les années quatre-vingt-dix, l'homologie s'identifie avec l'homologie moléculaire.

Le reconduction des structures à leurs précurseurs présente des graves problèmes. D'abord, il conduit à un *regressus ad infinitum*, puisque tout précurseur nous amène à un autre, de manière qu'on pourrait soutenir que tous les organes sont homologues parce qu'ils procèdent d'un précurseur commun: le zygote. Deuxièmement, l'embryologie comparée a mis en évidence l'asymétrie entre les homologies adultes et embryonnaires: l'identité entre des processus épigénétiques, l'origine germinale, ou les patrons d'expression génétique n'implique pas l'homologie structurelle.

Les problèmes du critère ontogénique ont provoqué la reprise du critère topologique d'homologie, auquel le critère embryologique doit être subordonné. Comme Owen l'avait déjà remarqué, Remane, de Beer, Hall et Roth¹³⁵ ont reconnu que les patrons homologues peuvent être évolutivement stables malgré le changement des processus ontogéniques:

les relations de ressemblance sont principalement, si non entièrement, déterminées, par la position relative et la connexion des parties, et peuvent exister indépendamment de la forme, des proportions, de la substance, de la fonction et de la similitude du développement¹³⁶.

L'homologie morphologique est une manifestation de l'organisation structurelle qui maintient des éléments de construction identiques malgré la variation dans leur constitution moléculaire, ontogénique et génétique¹³⁷.

Comme l'a remarqué Scholtz¹³⁸, l'embryologie comparée a un rôle fondamental dans la détermination de la causalité évolutive, une question qui n'a pas été prise en

¹³⁴ Rieppel et Kearney, "Similarity"; O. Rieppel, *Fundamentals of comparative biology* (Birkhäuser Basel, 1988); Hennig, *Phylogenetic Systematics*.

¹³⁵ de Beer, *Homology, an Unsolved Problem*; Hall, "Balfour, Garstang and de Beer"; Remane, *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik.*; Abouheif et al., "Homology and developmental genes"; Roth, "Homology and hierarchies"; J. A. Bolker et R. A. Raff, "Developmental genetics and traditional homology," *BioEssays* 18, n° 6 (1996): 489-494; Roth, "Within and Between Organisms: Replicators, Lineages, and Homologues."

¹³⁶ Owen, "On the nature of limbs."

¹³⁷ Müller, "Homology.", 58-59.

¹³⁸ G. Scholtz, "Homology and ontogeny: pattern and process in comparative developmental biology," *Theory in Biosciences* 124, n° 2 (2005): 121-143.

compte à cause de la perspective téléologique et ‘adultocentrique’¹³⁹ du développement et l’évolution. L’embryologie descriptive conduit à concevoir le développement comme un processus dirigé à l’obtention du stade final: l’organisme adulte. Scholtz dénonce que le critère embryonnaire est fondé sur la conception du développement comme une séquence téléologique de stades causalement branchés et conservés durant l’évolution. Cependant (étant donné que les patrons ontogéniques peuvent être très différents des traits adultes qu’ils génèrent), d’un stade ne peut pas se déduire une structure: l’existence d’un précurseur embryologique n’implique pas celle d’une structure différenciée dans les ancêtres ni quelles étaient ses propriétés au cas où elle existait. L’embryologie comparée—argumente Scholtz—est essentielle pour le dévoilement de la causalité évolutive, puisque au moyen de la comparaison on peut conclure que certains stades ne sont pas la condition d’autres stades et que, par conséquent, ils ont pu évoluer de façon indépendante¹⁴⁰. Du point de vue évolutif, le développement n’est pas finaliste; au contraire: les ontogénies sont des séries de patrons potentiellement indépendants. La méthodologie comparée ne permet pas d’inférer des conséquences positives de relations causales, seulement l’indépendance évolutive d’un caractère. De fait, la falsification des relations causales explique précisément la possibilité du changement évolutif.

2.3. L’origine de la forme et l’insuffisance de la morphologie transformiste

Dans le premier chapitre on a examiné les limitations de la morphologie pure à l’heure d’aborder le phénomène des parties nouvelles. La crise interne vécue par la morphologie évolutionniste à la fin du XIXe siècle est l’épisode historique le plus illustrative des problèmes associés à la compréhension de l’origine évolutif de la forme.

Bien que dans les commencements de la morphologie évolutionniste les anatomistes et les embryologistes avaient bon espoir de que leurs méthodes mettraient en évidence les résultats que finiront pour révéler l’arbre de la vie, les deux étaient convaincus de disposer d’une capacité supérieure à l’autre à l’heure de reconstruire les relations phylogénétiques. En l’absence de registre fossile d’ancêtres intermédiaires, les écoles anatomique et embryologique défendirent des hypothèses irréconciliables¹⁴¹. La rupture définitive se détacha à la suite d’une controverse encore irrè-

¹³⁹ A. Minelli, *The Development of Animal Form: Ontogeny, Morphology, and Evolution* (Cambridge: Cambridge University Press, 2003).

¹⁴⁰ Remane, *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik.*; Scholtz, “Homology and ontogeny”; Minelli, *The Development of Animal Form*; R. A. Raff, “Larval Homologies and Radical Evolutionary Changes in Early Development,” dans *Novartis Foundation Symposia* (Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd., 2007), 110-124; M. K. Richardson et al., “Comparative methods in developmental biology,” *Zoology* 104, n° 3 (2001): 278-283.

¹⁴¹ Nyhart, *Biology Takes Form*; Hall, “Balfour, Garstang and de Beer”; M. D. Laubichler et J. Maienschein, “Ontogeny, anatomy, and the problem of homology: Carl Gegenbaur and the American tradition of cell lineage studies,” *Theory in Biosciences* 122, n° 2 (2003): 194-203; Nyhart, “Learning

solue: l'origine des membres vertébrés¹⁴². L'école anatomique, dirigée par Gegenbaur, défendit la théorie des arcs branchiaux, selon laquelle les nageoires des poissons procédaient des arcs branchiaux postérieurs; l'école embryologique, avec Balfour à la tête, défendit la théorie des plis latéraux, selon laquelle les nageoires se développent à partir de plis latéraux qui, plus tard, furent divisés en deux nageoires.

Au début du XXe siècle, la polémique autour l'origine des membres vertébrés avait plongé la morphologie dans un déclin d'où ne se remettrait jusqu'à beaucoup plus tard. La faiblesse provoquée par la dialectique entre anatomistes et embryologistes s'accrut par les attaques provenant de la nouvelle embryologie expérimentale. Les deux débats révélaient une même tension conceptuelle: l'impossibilité de résoudre le problème de l'origine de la forme depuis une perspective exclusivement transformiste.

L'incapacité de la morphologie transformiste pour faire face à problème des nouveautés évolutives a de nouveau émergée par rapport à la recherche de l'hétérochronie, impuissante lorsqu'il s'agit d'expliquer l'origine évolutive des morphologies¹⁴³: la partie objet d'étude a besoin d'exister pour que sa transformation temporelle puisse être modélisée; autrement dit: l'hétérochronie peut seulement modifier des processus déjà établis. La morphologie évolutionniste seulement peut constater les vraies nouveautés évolutives, c'est à dire, ces nouveaux éléments dans un plan corporel qui n'ont pas équivalente homologue ni chez l'espèce ancestrale ni chez le même organisme¹⁴⁴. La recherche des différents types, fréquences et abondance de nouveautés dans des divers lignages est fondamentale pour découvrir la causalité impliquée¹⁴⁵, mais c'est la morphologie causale (qu'on analysera dans la deuxième partie) la discipline chargée de cette tâche.

3. CONCLUSIONS

Autant la conception de la forme comme classe que comme type sont indifférentes envers l'évolutionnisme. Ce qu'il faut comprendre c'est l'impact de l'évolutionnisme sur la morphologie et la taxinomie:

- La révolution darwinienne est exécutée sur le système de classification linnéen et non sur la morphologie. La révolution logique inaugurée par l'*Origine* consiste à substituer la logique de classes basée sur des relations de similitude par une logique de classes fondée sur des relations généalogiques. Le 'saut ontologique' de

from history.”

¹⁴² E. S. Goodrich, *Studies on the structure and development of Vertebrates* (London: MacMillan and Co., 1930).

¹⁴³ Alberch, “Problems with the interpretation of developmental sequences.”

¹⁴⁴ G. B. Müller et G. P. Wagner, “Novelty in evolution: restructuring the concept,” *Annual review of ecology and systematics* 22, n° 1 (1991): 229-256.

¹⁴⁵ G. B. Müller, “Evolutionary developmental biology,” *Handbook of Evolution: The evolution of living systems (including hominids)* 2 (2005): 87-115.

Darwin doit être interprété comme encore un pas dans la reconnaissance progressive de l'hétérogénéité des classes initiée par la taxinomie.

- C'est dans le cadre théorique de la systématique évolutionniste et la cladistique que le concept de forme organique s'affaiblit vraiment: les critères morphologiques n'appartiennent plus à la définition des parties et des plans corporels pour devenir des critères simplement méthodologiques pour la reconnaissance de l'ascendance commune. De cette façon, l'homologie s'émancipe non seulement de la fonction et la figure des parties mais encore de leur structure.
- Malgré la subordination de la taxinomie à la phylogénétique et l'expansion de la phylogénétique moléculaire ont fini par couper le lien ancestral entre taxinomie, morphologie et phylogénétique, l'identification morphologique des caractères est un pas épistémologique préalable indispensable pour établir les relations phylogénétiques, puisque celles-ci sont déduites de la reconnaissance de la similitude entre les parties, et non l'inverse. L'identité morphologique et généalogique de la forme sont des questions irréductibles, autant dans l'évolution, où il faut distinguer entre homologie, homogénie et homoplasie, que dans le développement, car les mêmes parties ne se forment pas à travers le mêmes trajectoires ontogéniques.
- La description de la forme joue un rôle fondamental dans la biologie diachronique parce qu'elle définit le domaine problématique. En embryologie, le modelage tridimensionnel des embryons et la caractérisation des échelles d'organisation générées pendant l'ontogénie est essentiel pour comprendre la causalité impliquée. Dans la perspective comparée, la construction des séries ontogéniques et les modèles pour les comparer jouent un rôle privilégié dans l'établissement des identités et des différences entre les histoires vitales des différentes formes. Tant la morphologie du développement que la morphologie évolutionniste ajoutent la dimension temporelle à la conception hiérarchique de la forme organique afin de comprendre comment la modularité et l'intégration émergent et se transforment tout au long du temps ontogénique et évolutif.
- Le problème de la transformation diachronique de la forme a été abordé dans deux perspectives: (a) la transformiste, où le temps est l'axe temporel où se succèdent les transformations, soit dans l'ontogénie ou dans la phylogénie; (b) la dynamique, qui essaye de capturer la temporalité de la forme, en comprenant le temps comme un paramètre interne au système morphologique.
- Le caractère discrète du morphe-espace a une traduction dynamique dans la morphologie du développement et la morphologie évolutionniste: l'identité structurale devient le problème de la stabilité morphologique et les transitions entre les régions peuplées du morphe-espace sont interprétées comme de 'sauts' relatifs dans le temps ontogénique et évolutif.

Partie II

L'explication de la forme

Comme nous avons essayé de le montrer tout au long de la première partie, le rôle mineur joué par la problématique morphologique dans la biologie du XXe siècle remonte à une tension philosophique plus fondamentale dérivée des conceptualisations la diversité organique de la taxinomie et la morphologie. Dans cette deuxième partie nous verrons comment les différentes explications de la forme sont intrinsèquement dépendantes de la conceptualisation logique et morphologique de la forme dans les trois domaines où s'est posée son explication: la biologie fonctionnelle, la biologie du développement et la biologie évolutive.

Notre révision des causes de la forme à la lumière de la biologie actuelle nous permettra, à nouveau, de retrouver les explications du morpho-espace maniées dans la morphologie pré-évolutionniste: la biologie aristotélicienne, l'anatomie comparée et la morphologie du développement du XIXe siècle ont articulé des explications causales qui révèlent des analogies profondes avec la morphologie causale contemporaine.

Les fonctions de la forme

Depuis les années 1960, le débat philosophique autour de la notion de fonction a reçu une attention extraordinaire. Notre propos dans ce chapitre n'est pas d'analyser cette polémique en détail¹; nous nous concentrons sur l'examen de comment les divers concepts de fonction biologique sont profondément dépendants des différentes conceptualisations de la forme associées à la taxinomie et la morphologie: d'abord, nous analysons le lien entre la conception logique de la forme associée au problème des espèces et la notion darwinienne de l'adaptation écologique; deuxièmement, nous explorons les concepts alternatifs de fonction maniés dans la tradition morphologique: la fonction comme activité et la fonction comme organisation.

1. LA ADAPTATION DE LA FORME

La disparition de la morphologie dans la théorie évolutive moderne et, par conséquent, le rôle mineur joué par le problème de la forme dans la philosophie de la biologie est souvent attribué à l'adaptationnisme darwinien². Selon de nombreux biologistes, la théorie de l'évolution n'a pas tant pour objectif d'expliquer les modifications des espèces en général que la fascinante adaptation de leurs traits à l'environnement. Dans notre perspective, la question centrale est que le problème de la variation spécifique et la conception darwinienne de l'adaptation sont intrinsèquement liés.

Lamarck introduit le problème de la variabilité des espèces associé à l'adaptation écologique, et Darwin, qui jamais ne cessa d'être un naturaliste de terrain, hérita cette problématique³. Dans une complexe tension entre vitalisme et mécanisme, Lamarck postule deux forces évolutives dont la combinatoire aurait conformée une 'série ramifiée': la tendance intrinsèque de la matière vers l'augmentation de l'organisa-

¹ Cf. A. Wouters, "The Function Debate in Philosophy," *Acta Biotheoretica* 53, n° 2 (2005): 123-151.

² Gould et Lewontin, "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm."

³ Russell, *Form and function*, 232.

tion, qui explique la hiérarchie fonctionnelle ascendant des infusoires jusqu'à l'homme, et l'hérédité des caractères acquis, qui rend compte des déviations adaptatives ramifiant cette gradation linéaire⁴. Tandis que la théorie lamarckienne rassemble les dimensions organisationnelle et adaptative de la fonction biologique, la théorie darwinienne se borne à expliquer l'adaptation des espèces. Bien que Darwin attribue l'unité de type à l'ascendance commune et l'adaptation aux conditions d'existence à la sélection naturelle, la sélection est en dernière ressort la cause ultime du tronc et des ramifications de l'arbre phylogénétique: étant donné que tout trait homologue a été sélectionné, l'unité de type n'est que l'héritage de l'adaptation préalable, de façon que la sélection naturelle deviens le seule mécanisme responsable de la transformation des espèces.

En tout cas, autant Lamarck que Darwin font de ce qu'on appelle aujourd'hui 'adaptation écologique' (c'est-à-dire le couplage entre l'organisme et son environnement) le moteur évolutif de la diversification morphologique. Cette relecture des 'conditions d'existence' est radicalement différente de celle qu'avait maniée la morphologie⁵: le concept de fonction défini dans le contexte de l'anatomie physiologique est identifié avec l'*organisation*, une fonction immanente fondée sur la subordination des parties; l'*adaptation écologique* est une fonction externe qui se nourrit des interrogations caractéristiques de disciplines fort différentes: la systématique, qui ajoute à l'atomisation taxinomique de l'organisme l'emphase sur la manière où les espèces diffèrent par rapport à leurs environnements et leurs modes de vie, et la biogéographie, qui contribua aussi à cette autre conception du monde naturel alternative à la morphologie, en remarquant les similitudes dues à l'habitat⁶.

Or, les notions d'adaptation des fondateurs du transformisme étaient, en réalité, fort différentes. La conceptualisation darwinienne de l'adaptation va plus loin que celle de Lamarck dans l'externalisation et l'atomisation de la fonction biologique: dans la théorie des caractères acquis, l'adaptation, en résultant d'une nécessité interne à l'organisme, est simultanée aux changements environnementales, d'où découle un couplage immédiat entre organisme et environnement; par contre, la théorie de la sélection naturelle, en remplaçant les nécessités organiques par la dynamique populationnelle, éradique toute téléologie immanente du processus évolutif et pousse le dualisme organisme/environnement jusqu'à ses dernières conséquences: les changements n'arrivent pas *pour* réaliser certaines fonctions, mais ils sont sélectionnés *parce qu'ils les réalisent*⁷. De cette façon, le darwinisme adopte une perspective radicalement écologique où la survivance des organismes n'est plus un problème physiologique pour devenir exclusivement dépendant des relations avec l'environnement.

⁴ Lamarck, *PZ*, 234.

⁵ A. Etxeberria et L. Nuño de la Rosa, "Partes y funciones en el desarrollo y la evolución. Hacia un darwinismo sistémico," éd. H. Dopazo et A. Navarro,, *SESBE*, n° 150 (2009): 465-474.

⁶ Gayon, "La marginalisation de la forme dans la biologie de l'évolution."

⁷ Mayr, *Una larga controversia*.

La conversion de l'adaptation en noyau de l'explication darwinienne est intimement liée avec la question du *dessin* de la théologie naturelle anglo-saxonne. Étant donné que le succès de Newton, qui faisait de l'ordre astronomique un phénomène explicable selon de lois mécaniques, les théologiens britanniques comme William Paley croient que l'argument géométrique est d'une fragilité endémique: la perfection du design organique, non la forme, révélait le pouvoir créateur de Dieu⁸. En suivant une logique parallèle, Darwin admet que l'évolution peut se tester en réfléchissant sur "les affinités mutuelles des êtres organisés, leurs rapports embryologiques, leur distribution géographique, leur succession géologique...", mais il prévient qu'une telle conclusion "ne saurait être satisfaisante jusqu'à ce qu'il fût possible de démontrer comment les innombrables espèces qui habitent ce monde ont été modifiées de manière à acquérir cette perfection de structure et cette adaptation des organes à leurs fonctions qui excite à si juste titre notre admiration"⁹. La théorie de la sélection naturelle résout le problème du design apparent des organismes¹⁰.

La conception de la fonction comme une manière de s'accoupler à l'environnement et non comme un mode d'être s'accroît dans la Synthèse Moderne et cela explique en grande partie que la morphologie jouait un rôle si réduit dans sa constitution. Bien que Darwin professa un certain 'pluralisme causal' où la sélection coexistait avec d'autres mécanismes internalistes, le néodarwinisme 'pansélectionniste' de Wallace et Weismann, la génétique écologique de Ronald Fisher et surtout E. B. Ford, et l'articulation de toutes les disciplines biologiques autour du concept de sélection naturelle sacrifièrent le pluralisme darwinien pour proclamer le rôle exclusif de la sélection. Dans l'adaptationnisme, tel qu'il est défini par Gould et Lewontin¹¹, les organismes s'atomisent en traits dessinés par la sélection naturelle pour remplir leur fonction de manière optimale et deviennent le meilleur compromis possible entre les différentes exigences environnementales auxquelles ils sont soumis.

Dans ce contexte théorique, les phénomènes classiques de la morphologie sont traduits en langage adaptatif: les homologies s'attribuent à la sélection stabilisatrice, les corrélations morphologiques sont conçues en termes d'optimisation de certaines parties aux dépens d'autres, et les nouveautés évolutives sont définies comme "toute nouvelle structure ou propriété acquise qui permet l'assomption d'une nouvelle fonction"¹². La métaphore du *paysage adaptatif* illustre exemplairement la reformulation adaptationniste de la forme, dans la mesure où elle offre un moyen pour la représenter dans un contexte théorique enraciné dans des concepts non morphologiques¹³.

⁸ W. Paley, *Natural theology: or, evidence of the existence and attributes of the deity, collected from the appearances of nature*, éd. M. Eddy et D. M. Knight (Oxford University Press, USA, 1802), 43, 76.

⁹ Darwin, *Origen*, 3.

¹⁰ R. Dawkins, *The selfish gene*, 1976.

¹¹ Gould et Lewontin, "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm."

¹² E. Mayr, *Evolution and the diversity of life: selected essays* (Harvard University Press, 1997), 89.

¹³ Gayon, "La marginalisation de la forme dans la biologie de l'évolution," 144.

Dans la version de Dobzhansky¹⁴, les organismes, définis comme des combinaisons de traits déterminés génétiquement qui constituent une “fraction infinitésimale du potentiellement possible”, sont représentées dans une carte topographique où les contours symbolisent leur valeurs adaptatives et la diversité organique se rattache à la variété de niches écologiques, de sorte que la nature hiérarchique de la classification reflète la discontinuité écologique.

De manières diverses, la philosophie de la biologie a parié pour naturaliser la téléologie dans la perspective sélective. La notion la plus étendue est la perspective *étiologique* sur la notion de fonction, représentée par les travaux de Millikan et Neander, qui identifie la fonction d’un trait avec les effets par lesquels il fut sélectionné dans le passé¹⁵. Les difficultés associées à cette définition historique de la fonction ont mené à la formulation de définitions adaptatives non historiques qui ont permis d’éclaircir le concept d’adaptation: une ‘adaptation’ (*adaptation*), définie comme un trait qui a été sélectionné parce qu’il augmenta la valeur adaptative (*fitness*) de son porteur, n’est pas toujours synonyme d’un ‘trait adaptatif’, c’est-à-dire un trait qui augmente présentement la valeur adaptative de son porteur. Néanmoins, aucun des concepts sélectionnistes de fonction ne capture les divers significations avec lesquelles le terme ‘fonction’ est utilisé en biologie et notamment en la tradition morphologique.

2. L’ACTIVITÉ ET L’ORGANISATION DE LA FORME

Tandis que le darwinisme identifie la fonction avec l’adaptation écologique, résultant d’une dynamique externe aux organismes, l’attachement aux principes constructifs régissant l’organisation vitale a orienté la recherche morphologique des fonctions dans une direction fort différente. Dans la tradition morphologique, la définition de fonction s’est posée depuis une perspective intrinsèque, soit comme *activité*, soit comme *organisation*. Comme nous le verrons tout au long de cette section, ces deux notions correspondent aux conceptualisations de la fonction alternatives aux définitions adaptatives discutées en philosophie de la biologie.

2.1. L’activité des parties

En 1965, dans le contexte du triomphe de l’adaptationnisme, les morphologistes évolutionnaires Walter J. Bock et Gerd von Wahlert ont rendue explicite une distinction entre deux grands significations de fonction utilisées dans la pratique biologique: lorsqu’on attribue une fonction à un trait, on peut désigner, soit ‘ce qu’il fait’, soit cela ‘pour ce qu’il est employé’¹⁶. La distinction entre la fonction comme *usage* et

¹⁴ Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, 9-10.

¹⁵ K. Neander, “Teleology in biology,” dans *AAP conference in*, 1980; R. G. Millikan, *Language, thought, and other biological categories: new foundations for realism* (MIT Press, 1987).

¹⁶ W. J. Bock et G. von Wahlert, “Adaptation and the Form-Function Complex,” *Evolution* 19, n°. 3

comme *activité* fut reprise par certains philosophes de la biologie qui ont vu dans cette dualité une traduction des deux grands concepts philosophiques de la fonction biologique¹⁷. Comme nous le verrons tout de suite, la notion d'activité est profondément liée à la tradition morphologique.

2.1.1. Forme et fonction: la notion de faculté

La notion d'activité remonte au concept aristotélicien de faculté¹⁸, qui illustre la liaison intrinsèque entre forme et fonction qu'on trouve dans la biologie aristotélicienne. De fait, Aristote choisit les parties animales comme objet d'étude précisément parce qu'elles lui permettent de sauver la téléologie, car les parties ont des fonctions, quelque chose que l'organisme dans sa totalité (au-delà de vivre) n'a pas¹⁹: ainsi que les parties homogènes s'expliquent par leurs *qualités* (le douceur, la viscosité, l'humidité, la fragilité), les caractéristiques des hétérogènes sont dues à leurs *facultés*, à savoir: la locomotion, l'alimentation, la reproduction et la sensation. L'explication des caractéristiques et des variations des parties définies dans l'*Histoire des animaux* est l'objet des *Parties des animaux*, où la conciliation entre téléologie et mécanisme atteint son expression la plus achevée. Étant donné que les organes sont toujours formés de la même façon, l'adéquation entre matière, forme et fonction—argumente Aristote—ne peut être avantageuse 'par hasard', mais précisément par 'le bien qu'elle fait'²⁰. Le concept articulant la relation entre mécanisme et téléologie dans les parties animales est celui de *nécessité hypothétique*. Quelques matières—dit Aristote—sont hypothétiquement nécessaires pour réaliser certaines fins: ainsi qu'il faut qu'une hache soit rigide pour couper et que, par conséquent, elle soit fabriquée de bronze ou de fer, les parties animales doivent être composées d'une matière hypothétiquement nécessaire (c'est-à-dire, avec les qualités appropriées) pour réaliser leurs fonctions²¹. Ainsi, la dureté du squelette est due à la nécessité de "préserver les parties molles"²². La forme et la taille des parties hétérogènes se expliquent aussi en vertu du bien qu'elles font. Ainsi, les capacités des organismes expliquent la taille et la

(1965): 269-299.

¹⁷ R. Amundson et G. V. Lauder, "Function without purpose," *Biology and Philosophy* 9, n° 4 (1994): 443-469; Wouters, "The Function Debate in Philosophy"; A. C. Love, "Functional homology and homology of function: Biological concepts and philosophical consequences," *Biology and Philosophy* 22, n° 5 (2007): 691-708.

¹⁸ Le terme 'fonction' traduit à ἔργον (*ergon*): travail, activité.

¹⁹ Crubellier et Pellegrin, *Aristote*, 282.

²⁰ Ici le factum de la stabilité morphologique se révèle fondamental: une coïncidence est exceptionnel par définition, mais si l'on admet que les organes sont toujours formés de la même façon, il faut conclure que "la nature crée les organes pour la fonction, mais non la fonction pour les organes" (*PA*, IV, 694b 13-15). D'où le fait qu'il n'a pas de sens d'imaginer la nature aristotélicienne comme un agent qui octroie à chaque animal les organes les plus parfaits en vertu d'une idée de dessin; l'antériorité de la fonction par rapport à l'organe n'est pas temporelle mais logique.

²¹ Aristoteles, *PA*, I, 642a9-14.

²² *Ibid.*, II. 653b, 30-35.

forme des organes reproducteurs: étant donné que le mâle et la femelle se distinguent par leur capacité de cuire les flux qui participent à la génération (“c’est mâle ce qui peut engendrer dans l’autre [...] et femelle ce qui engendre dans soi même et d’où naît l’engendré”²³), les mâles ont des conduits séminaux (parce que le flux masculin est d’une quantité modérée), alors que les femelles ont d’utérus (puisque l’abondance du flux féminin requiert une partie réceptrice d’une taille plus grande).

Le point d’inflexion suivante dans l’histoire du concept de faculté est l’anatomie physiologique cuverienne. En reprenant le projet aristotélien, Cuvier argumente que les grandes facultés animales (celle de sentir et celle de se mouvoir) et vitales (la digestion, la absorption, la circulation, la respiration, la transpiration et les excré-tions) sont exercées au moyen d’organes morphologiquement fort divers. La re-cherche des différences dans la forme, la structure et la composition matérielle des organes du même genre est précisément l’objet de l’anatomie comparée²⁴, où la rela-tion entre morphologie et physiologie se voit dépendre de l’idée de fin. Autrement: les moyens (les organes, objet de l’anatomie) s’adaptent aux fins ou les fonctions, objet de la physiologie.

L’abandon des facultés dans la structure explicative de la théorie évolutive mo-derne est directement lié à l’absence de la morphologie dans la constitution de la Synthèse, ce qui mena à analyser les organismes comme ‘boîtes noires morpholo-giques’. Or, la responsabilité de la disparition de la forme n’est pas seulement attri-buable à la théorie synthétique; la morphologie même joua un rôle très faible dans la compréhension des mécanismes évolutifs²⁵: d’un côté, l’anatomie et l’embryologie évolutionnistes assumèrent qu’elles devaient s’occuper à rechercher la forme pure di-voorcée de la fonction; d’un autre, la morphologie n’intégra pas des observations de terrain permettant de mettre en relation les formes avec leur environnement, en em-pêchant la fondation d’une ‘morphologie écologique’.

Cependant, depuis la moitié des années soixante, la renaissance des disciplines morphologiques et le développement de nouvelles techniques expérimentales et com-putationnelles facilita la gestation de la morphologie fonctionnelle, qui permettra de retrouver l’approche morphologique à la notion de fonction et reconstruire le fil conducteur entre forme et adaptation.

Suivant l’esprit aristotélien, la morphologie fonctionnelle a reconnu que la forme, même si elle est conceptuellement séparable de la matière et de la fonction, ne peut pas exister ‘désincarnée’ ni dépouillée des fonctions vitales. En ce sens-ci, comme Bock l’a remarqué en occasions répétées, les discussions sur si une forme est adaptée à sa fonction ou à son environnement sont stériles, car forme et fonction sont

²³ Aristoteles, *GA*, IV 766b 18-26.

²⁴ Cuvier, *Leçons d’anatomie comparée*, art. 1.

²⁵ W. J. Bock, “The Definition and Recognition of Biological Adaptation,” *American Zoologist* 20, n°. 1 (1980): 217-227; G. V. Lauder, “Functional morphology and systematics: studying functional pat-terns in an historical context,” *Annual Review of Ecology and Systematics* 21 (1990): 317-340.

dimensions indissociables des traits phénotypiques²⁶. Dans ce contexte, le concept central pour le complexe forme-fonction est à nouveau celui de *faculté*, qui inclut autant la composition matérielle et l'organisation d'un trait que "son action ou comment il fonctionne". La dimension fonctionnelle des traits biologiques rend compte à son tour du dynamisme de la forme, car bien que la structure de certains traits (les os) soit stable, d'autres parties (les veines ou le tracte digestif) peuvent réaliser un spectre étendu de contours en vertu de l'exercice de leurs activités.

L'entretien de la forme et la fonction des traits biologiques a permis de développer deux grandes méthodes pour prédire la forme des parties à partir de leur activité et vice versa. La stratégie classique consistait à inférer la fonction d'une structure à partir de sa forme; la 'méthode phylogénétique'²⁷, particulièrement importante dans la paléontologie, part d'une structure ancestrale et assume que ses dérivés avaient la même fonction. Par contre, la méthode 'systémique'²⁸ (ou 'paradigmatique'²⁹) consiste à dessiner un modèle structurel minimale pour une certaine activité biologique auquel on impose une demande fonctionnelle, de sorte que s'il y a une concordance entre le modèle et la forme, on conclut que l'activité explique la forme.

Malgré les méthodes phylogénétique et systémique octroient des poids relatifs différents à la forme et la fonction, tous les deux assument une étroite correspondance entre forme et fonction. Toutefois, la corrélation entre structure et fonction n'est pas automatique³⁰; les systèmes musculo-squelettiques de deux espèces, par exemple, peuvent être identiques du point de vue morphologique et pourtant être liés à des activités différentes lorsqu'il y a eu un changement dans le système nerveux. Bien que ce dernier puisse s'étudier avec le système musculaire-squelettique, les changements du patron d'activité musculaire peuvent dépendre de la réorganisation neuronale, quelque chose impossible de déduire du registre fossile.

À partir de la distinction entre causes prochaines et causes ultimes, la majorité des philosophes assume l'existence de deux usages du terme 'fonction' en biologie: l'usage *évolutionniste* explique la présence d'un trait en vertu de sa contribution dans le passé à la valeur adaptative des membres d'une espèce; l'usage *physiologique* rend compte des activités ou capacités présentes des organismes. Si la notion évolutionniste de la fonction comme *usage* correspond à la perspective étimologique, celle de la fonction comme *activité* équivaut à la perspective systémique proposé par Cum-

²⁶ W. J. Bock, "The Nature of Explanations in Morphology," *American Zoologist* 28, n°. 1 (1988): 205-215; Bock, "The Definition and Recognition of Biological Adaptation"; W. J. Bock, "Organisms as Functional Machines: A Connectivity Explanation," *Amer. Zool.* 29, n°. 3 (1989): 1119-1132; W. J. Bock, "Concepts and methods in ecomorphology," *Journal of Biosciences* 19, n°. 4 (1994): 403-413; Bock et von Wahlert, "Adaptation and the Form-Function Complex."

²⁷ G. V. Lauder y J. J. Thomason, "On the inference of function from structure," *Functional morphology in vertebrate paleontology* (1995): 1-18.

²⁸ G. V. Lauder, "Form and function: structural analysis in evolutionary morphology," *Paleobiology* 7, n°. 4 (1981): 430-442.

²⁹ Lauder et Thomason, "On the inference of function from structure."

³⁰ Ibid.

mins, où la fonction d'un trait s'identifie avec le rôle joué dans l'exercice d'une activité ou capacité d'un système complexe dont il fait partie³¹. Ainsi, la fonction du cœur est de pomper le sang parce que de cette façon il contribue à la circulation. Et si le cœur est organisé pour pomper le sang c'est parce que cette activité dépend de sa structure interne, sa relation avec les veines et artères adjacentes, l'ordre et le temps de la contraction de ses chambres, etc³².

En général, l'on considère que les notions d'usage et d'activité sont opératoires dans chacune des deux grandes branches de la biologie, soit la biologie évolutionnaire et la physiologie. Comme Wouters l'a remarqué, le problème de ce dualisme réside dans son incapacité de rendre compte de l'imbrication que la notion de fonction comme usage et comme activité présentent dans la pratique biologique³³. Nous défendons que cette imbrication est, de fait, relativement nouvelle, dépendant de la réconciliation entre la systématique et la physiologie réalisée depuis les années 1980 par la morphologie fonctionnelle³⁴.

2.1.2. Forme, fonction et adaptation

Dans la perspective morphologique, la faculté est l'unité évolutive, car ni la forme ni la fonction en soi mêmes peuvent ni être une adaptation ni être sujet de la sélection naturelle. Avec le but de reconstruire le fil conceptuel permettant de transiter des facultés aux adaptations, Bock et Wahlert introduisent le terme le 'rôle biologique' (*biological rôle*) pour désigner ce qu'un trait est capable de faire dans la vie d'un organisme³⁵. La locomotion, par exemple, est la fonction des membres vertébrés, mais elle peut avoir plusieurs rôles biologiques: fuir un prédateur ou se mouvoir vers une source de nourriture. À son tour, le rôle biologique peut s'exercer de façon plus ou moins efficace (*performance*)³⁶.

En établissant une relation avec l'environnement de l'organisme, le rôle biologique permet d'incorporer la notion d'*adaptation* dans un cadre conceptuel morphologiquement intelligible: l'adaptation est définie comme une faculté avec un rôle biologique qui interagit avec un facteur environnemental avec une certaine efficacité, et, donc, avec la force sélective.

En définissant l'évolution comme le changement morphologique nécessaire pour qu'un organisme dégage une activité s'ajustant à un nouveau niche écologique³⁷, la

³¹ R. Cummins, "Functional analysis," *The Journal of Philosophy* 72, n° 20 (1975): 741-765.

³² C. F. Craver, "Role Functions, Mechanisms, and Hierarchy," *Philosophy of Science* 68, n° 1 (2001): 53-74.

³³ Wouters, "The Function Debate in Philosophy."

³⁴ Lauder, "Functional morphology and systematics."

³⁵ Bock et von Wahlert, "Adaptation and the Form-Function Complex."

³⁶ S. J. Arnold, "Morphology, Performance and Fitness," *American Zoologist* 23, n° 2 (1983): 347-361.

³⁷ P. Dullemeijer, "Functional morphology and evolutionary biology," *Acta biotheoretica* 29, n° 3 (1980): 151-250; P. Dullemeijer et G. A. Zweers, "The variety of explanations of living forms and

méthode systémique s'est appliquée aussi à l'explication de l'évolution des traits. La méthodologie systémique consiste à construire un modèle d'ancêtre commun et d'imposer certaines conditions fonctionnelles à satisfaire par le modèle; une fois obtenue l'optimisation de l'activité, le patron résultant se connecte avec le contexte écologique, en introduisant la sélection et le hasard.

Pour conclure: les notions de la fonction comme usage et comme activité sont profondément imbriqués dans la morphologie fonctionnelle, où la définition de la fonction comme usage requiert la définition des activités organiques, dépendant à son tour de la caractérisation formelle des parties.

2.1.3. La génération de l'adaptation

Avec la morphologie fonctionnelle, la biologie du développement a été l'autre grande discipline morphologique qui, dans une perspective causale, a disputé la réduction de l'adaptation à la conception darwinienne de l'adaptation écologique.

D'abord, l'écologie du développement a démontré que les interactions environnementales avec les processus ontogéniques peuvent être responsables d'adaptations morphologiques fondamentales³⁸ comme les changements morphologiques permettant de fuir les prédateurs ou la détermination des castes chez les insectes. Bien que le caractère non héréditaire des adaptations directes à l'environnement les a exclues de la théorie évolutive moderne, la 'plasticité phénotypique' peut être stabilisée dans l'évolution³⁹, ce qui a mené certains auteurs à réclamer le retour d'un certain lamarckisme dans la biologie évolutionniste⁴⁰.

Deuxièmement, l'embryologie a mis en évidence la relation entre forme et activité. Wilhelm Roux⁴¹ (et plus tard d'autres biologistes du développement) a distingué deux grandes périodes dans l'ontogénie des métazoaires: une période 'automatique' d'auto-différenciation, comprenant de la fertilisation à la fin de l'organogénèse, tout au long de laquelle les parties embryonnaires montrent une indépendance fonctionnelle, et une période 'fonctionnelle' dans laquelle l'intégration fonctionnelle des organes a lieu et pendant laquelle, la différenciation et le maintien des parties est dépendante de leur activité⁴². C'est le cas de la dépendance de la structure des veines de son usage par la circulation, la corrélation entre la diète et le développement de l'intestin ou le co-développement du membre vertébré et certaines parties du système

structures," *European Journal of Morphology* 35, n° 5 (1997): 354-364.

³⁸ S. F. Gilbert, "Ecological Developmental Biology: Developmental Biology Meets the Real World 1," *Russian Journal of Developmental Biology* 35, n° 6 (2004): 346-357.

³⁹ Cf. S. F. Gilbert et D. Epel, *Ecological developmental biology: integrating epigenetics, medicine and evolution* (Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc., 2008).

⁴⁰ S. B. Gissis y E. Jablonka, *Transformations of Lamarckism: From Subtle Fluids to Molecular Biology* (MIT Press, 2011).

⁴¹ Cf. Russell, *Form and function*, 319-329.

⁴² G. F. Michel et C. L. Moore, *Developmental psychobiology. An Interdisciplinary Science* (Cambridge: MIT Press, 1995), 298-299.

nerveux. Tous ces exemples permettent d'inférer que l'optimisation de certaines structures pourrait être le résultat non d'un processus sélectif de 'perfectionnement' mais d'un processus autonome d'adaptation se reproduisant dans chaque génération.

2.2. L'organisation des totalités organiques

La limitation majeure de la conception systémique réside en son incapacité de capturer les dimensions téléologique et normative associées aux fonctions organiques. De fait, le succès philosophique des concepts sélectifs de fonction est dû en grande partie à ce qu'ils permettent de rendre compte pas seulement de ce que fait un trait mais aussi de "ce qu'il est censé faire"⁴³. Bien que la majorité des philosophes de la biologie ait parié sur le dualisme fonctionnel (la perspective mécaniste rend compte de comment un trait dégage ses fonctions et l'évolutionniste du pourquoi de sa présence) il y a une longue tradition philosophique qui a fondé les fonctions sur une téléologie immanente relative aux nécessités internes de l'organisation biologique même. En ce sens, la notion d'organisme est la grand absente dans la conception mécaniste des fonctions.

Comme le rappellent Wagner et Laubichler, le rejet des pratiques définitionnelles explique en grande partie l'abandon de la discussion autour de la définition d'organisme. Pendant la deuxième moitié du XXe siècle, les organismes ont été discutés comme composants de théories biologiques ou comme exemplaires d'autres concepts (des interacteurs, des systèmes de développement ou des individus logiques), mais ils n'ont pas été eux-mêmes sujets de définition⁴⁴. Pourtant, dans ces dernières années, la notion de fonction organique s'est redéfinie depuis une perspective internaliste qui, en tenant compte de l'organisation constitutive des systèmes biologiques, permet de naturaliser la téléologie et la normativité⁴⁵.

La perspective systémique remet en dernier ressort au système biologique dans sa totalité: les capacités d'un organisme—dit Cummins—s'expliquent en analysant l'organisme dans une série de systèmes (circulatoire, digestif, nerveux) avec des capacités spécifiques⁴⁶. En ce sens, l'approche systémique est analogue aux théories mécanistes qui, depuis la Grèce Classique, ont essayé de réduire les fonctions au 'fonctionnement' de la matière organique et particulièrement avec les hypothèses qui dans le cadre du mécanisme cartésien, contemplèrent dans l'anatomie le moyen pour accéder aux engrenages articulant les 'machines' animales. En face de la perspective analytique, consistante à décomposer l'organisme en ses parties ou systèmes

⁴³ J. Gayon, "Les biologistes ont-ils besoin du concept de fonction? Perspective philosophique," n°. 5 (2006): 479-487.

⁴⁴ Laubichler et Wagner, "Organism and Character Decomposition."

⁴⁵ M. Mossio, C. Saborido, et A. Moreno, "An organizational account of biological functions," *The British Journal for the Philosophy of Science* 60, n°. 4 (2009): 813-841.

⁴⁶ Cummins, "Functional analysis."

constitutifs, la perspective organiciste a parié par la stratégie opposée, soit individualiser les parties dans le contexte des totalités organiques.

Dans la biologie aristotélicienne, les qualités des parties homogènes et les facultés des hétérogènes sont définies en vertu de leur relation avec la totalité corporelle: les *qualités* des parties homogènes résultent du mélange des quatre éléments, mais leur composition atteint la proportion appropriée seulement dans le contexte du tout organique. D'où le fait que, séparées du tout ou désintégrées chez un animal mort, les homéomères restent réduites à un mélange d'éléments⁴⁷ et les homéomères, même si elles semblent 'ce qu'elles sont', ne le sont plus que si elles étaient sculptés dans la pierre. Dans la théorie aristotélicienne de l'organisation animale, chaque partie occupe un lieu dans la hiérarchie organique proportionnel à son importance fonctionnelle: les éléments en vue des parties homéomères, celles-ci en vue des anhoméomères et ces dernières en vue du corps entier, qui est à son tour "l'instrument immédiat de l'âme, en ce qu'il introduit la sensibilité jusqu'à la chair"⁴⁸.

Mais le point d'inflexion essentiel dans la définition d'organisme du point de vue contemporain est déterminé par la articulation kantienne de l'idée d'organisme dans la *Critique du Jugement*. Selon Kant, une totalité est téléologique lorsque ses parties ne sont seulement juxtaposées, mais leur entrelacement leur attribue une signification qui les rend inséparables de la totalité dont elles font partie. Le concept kantien de 'fin de la nature' ne désigne donc ni l'intention ni l'utilité, mais la relation entre tout et partie, parallèle à celle entre moyens et fins. En ce sens-ci, l'*adaptation relative à une fin* pour l'homme ou d'autre espèce se distingue du vrai sens de la fonction organique: l'*adaptation intérieure à une fin*, qui n'exige d'autre point de comparaison que le phénomène même et l'assemblage de ses parties et à l'égard de laquelle, l'utilité est subordonnée. Un organisme est donc une fin naturelle s'il accomplit deux conditions^{49 50}: (1) ses parties sont seulement possibles à travers leur relation fonctionnelle avec le tout; (2) c'est une totalité auto-productrice ne requérant pas d'agente externe: ses parties se produisent réciproquement, c'est-à-dire, elles sont cause et effet de leur forme. D'où le fait que séparées d'un organisme murent, car "la raison de la manière d'être de chaque partie d'un corps vivant réside dans l'ensemble, tandis que, dans les corps bruts, chaque partie l'a en soi-même"⁵¹.

Bien que Kant nie à la science la possibilité d'appréhender la dimension téléologique des organismes, dont la présupposition reste pourtant la condition de sa possibilité, sa délimitation du phénomène de l'organique aura une influence décisive sur le destin de l'organicisme. Depuis la fin du XVIIIe siècle, l'histoire naturelle se propose d'examiner les animaux et les plantes comme des 'êtres organisés' au sens kantien. Dans ce contexte, certains morphologistes comme Goethe s'opposent autant au

⁴⁷ Aristotéles, *PA*, II 2, 3.

⁴⁸ Crubellier y Pellegrin, *Aristote*, 34

⁴⁹ Kant, *KU*, paragr. 65.

⁵⁰ Ginsborg, "Kant's Aesthetics and Teleology."

⁵¹ Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée*, 5-6.

réductionnisme physique-chimique (car l'analyse mécaniste est subordonnée à la compréhension synthétique du tout) qu'au formalisme morphologique, puisqu'il faut considérer non seulement "les relations spatiales des parties, mais encore leur influence réciproque vivante, leur dépendance et leur action"⁵². Mais c'était Cuvier celui qui acheva l'adéquation définitive entre forme et fonction, en élevant l'unité fonctionnelle de l'organisme au niveau de loi des sciences de la vie:

C'est dans cette dépendance mutuelle des fonctions et dans ce secours qu'elles se prêtent réciproquement, que sont fondées les lois qui déterminent les rapports de leurs organes, et qui sont d'une nécessité égale à celle des lois métaphysiques ou mathématiques: car il est évident que l'harmonie convenable entre les organes qui agissent les uns sur les autres, est une condition nécessaire de l'existence de l'être auquel ils appartiennent⁵³.

Étant donnée la réduction kantienne de la finalité à un principe téléologique, certains philosophes de la biologie ont parié sur un retour à Aristote pour naturaliser le concept de fonction⁵⁴. Cependant, la conceptualisation kantienne de fin naturelle est la référence philosophique la plus récurrente parmi les théoriciens de la biologie contemporains qui ont essayé de naturaliser la téléologie. En s'inspirant dans les résultats de la théorie des systèmes complexes et la thermodynamique du non équilibre, la perspective organisationnelle d'auteurs comme Rosen, Maturana, Varela, Pattee ou Gánti⁵⁵, reformule les deux propriétés que Kant assignera aux systèmes téléologiques: (1) la *clôture organisationnelle*, selon laquelle l'activité du système (la maintenance d'un échange constant de matière et d'énergie avec le milieu, par exemple) est une condition nécessaire pour maintenir l'organisation du système, et (2) la *différenciation organisationnelle*, par laquelle les systèmes produisent des structures différenciées avec des contributions spécifiques aux conditions d'existence de l'organisation.

Ces deux propriétés permettent de naturaliser la téléologie (les activités des parties existent *parce qu'*elles contribuent au maintien de certaines conditions requises pour sa propre existence) et la normativité (pour exister, le système *doit* se comporter d'une certaine manière). Un trait a une fonction s'il contribue d'une façon différentielle au maintien de l'organisation du système et s'il est produit et maintenu sous certaines contraintes imposés par l'organisation. Ainsi, le cœur a la fonction de pom-

⁵² Goethe, "First Draft of a General Introduction to Comparative Anatomy", 1796, 491. Cit. dans Russell, *Form and Function*, 76.

⁵³ Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée*.

⁵⁴ J. Zammito, "Teleology then and now: The question of Kant's relevance for contemporary controversies over function in biology," *Studies in History and Philosophy of Biol & Biomed Sci* 37, n°. 4 (2006): 748-770.

⁵⁵ T. Gánti, "Organization of chemical reactions into dividing and metabolizing units: the chemotons.," *Bio Systems* 7, n°. 1 (1975): 15-21; H. R. Maturana et F. J. Varela, *Autopoiesis and cognition: The realization of the living* (Dordrecht, Holland: D. Reidel Publishing Company, 1980); R. Rosen, *Life itself: A comprehensive inquiry into the nature, origin, and fabrication of life*, vol. 1, Complexity in Ecological Systems (New York: Columbia University Press, 1991).

per la sang parce que cette activité contribue au maintien de l'organisme (en permettant le transport de nutriments, la stabilisation de la température corporelle, etc.) dont l'intégrité est à son tour requise pour l'existence du cœur.

Dans la perspective de la forme, le problème de cette approche est que le contexte scientifique dont elle s'inspire est très loin de la réalité morphologique. Vouée à délimiter la transition entre les systèmes physique-chimiques et biologiques, un problème central dans les champs de l'origine de la vie et de la vie artificielle, la redéfinition kantienne du concept d'organisme s'est concentrée sur la définition de systèmes de vie minimale, en ayant les systèmes unicellulaires ou proto-cellulaires comme modèles paradigmatiques. Quoique fondamentaux pour atteindre une définition générale des notions d'organisme et de fonction biologique, les systèmes métaboliques ont guère d'utilité pour comprendre la relation entre forme et fonction dans les organismes multicellulaires complexes. La perspective organisationnelle oublie souvent que depuis le XVIIIe siècle, l'organicisme a donné lieu à des programmes de recherche dans la tradition morphologique où la conceptualisation des parties et de leurs activités s'est posée dans le contexte théorique délimité par la notion d'organisme et où la fonction est comprise comme "une intégration entre les parties tel que le tout 'fonctionne' en ce sens de maintenir l'intégrité de l'organisme"⁵⁶. L'intérêt de tourner le regard vers la conceptualisation organisationnelle de la fonction articulée par les disciplines morphologiques réside en ce qu'elle permet non seulement de délimiter les systèmes vivants des objets inertes ou artificiels, mais encore de fonder autant le concept de plan corporel que le développement et l'évolution des formes organiques.

2.2.1. Les plans d'organisation

Dans la tradition morphologique, la subordination téléologique des parties a joué un rôle principal dans l'anatomie comparée, en permettant d'interpréter l'occupation différentielle du morpho-espace.

Depuis la biologie aristotélicienne, la *loi du balancement* a une signification profondément téléologique qui fait intelligibles les différences entre les espèces: étant donnée une quantité limitée de matière, la nature explore toutes les combinaisons possibles sous le contrôle de la finalité⁵⁷. Les fondateurs de la morphologie ont aussi interprété les corrélations morphologiques comme résultat de la subordination fonctionnelle, mais c'était Cuvier qui explora cette principe jusqu'au bout: si chaque organe pourrait exister en combinaison avec tous les autres—argumente-il, il y aurait un nombre immense de formes; si elles n'existent pas c'est précisément parce que

⁵⁶ D. Rasskin-Gutman, "Modularity: Jumping Forms within Morphospace," in *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*, ed. W. Callebaut and D. Rasskin-Gutman (Boston, MA: MIT Press, 2003), 209.

⁵⁷ Crubellier et Pellegrin, *Aristote*, 307-308.

“les organes ne sont pas simplement rapprochés, mais qu’ils agissent les uns sur les autres, et concourent tous ensemble à un bût commun”⁵⁸.

Le principe de la subordination des caractères aura une force explicative immense pour reconstruire, organiser et expliquer le morpho-espace. D’un côté, la dépendance réciproque des parties permet de reconstruire la totalité du corps à partir de l’une de ses parties, une méthode qui se démontra extraordinairement féconde en paléontologie. Ainsi, si le tube digestif d’un animal est disposé pour la diète carnivore, sa structure dentaire devra servir à la coupure de la viande, ses organes moteurs à l’appréhension de la prise, son cerveau à l’instinct de la détacher... D’un autre et surtout, la subordination des organes permet fonder la classification des animaux. La subordination hiérarchique des parties révèle que toutes elles n’ont pas la même valeur pour la classification, mais son importance dépend précisément de la fonction qu’elles jouent dans la totalité organique. Ainsi s’explique l’asymétrie dans la variation des parties, résultat de l’influence mutuelle des variations dans les divers systèmes d’organes⁵⁹: les structures auxquelles le reste est subordonné sont les plus constantes et leur transformation implique la transformation drastique des autres, comme la moelle épinière, dont la présence ou l’absence caractérise les vertébrés vs. les invertébrés. Le principe de subordination des caractères (articulé autour de la forme du système nerveux) détermine ainsi les quatre grandes plans d’organisation caractérisés par Cuvier: les mollusques, les vers, les vertébrés et les arthropodes. Par contre, la variation des parties moins importantes augmente de façon exponentielle, car “il suffit qu’elle soit possible, c’est-à-dire, qu’elle ne détruise pas l’accord de l’ensemble”⁶⁰.

La tension théorique entre structure et organisation révèle une différence philosophique essentielle. La question nucléaire qui sépare la morphologie pure de Geoffroy de l’anatomie physiologique de Cuvier réside dans les conceptions différentes de la légalité gouvernant le morpho-espace⁶¹: la morphologie pure a un aspect métaphysique fondamental, préoccupé des ‘conditions de manifestation’, c’est-à-dire des conditions purement formelles qui permettent d’imaginer l’univers du morphologiquement possible déterminé par le principe de connexions; l’anatomie téléologique, attachée à l’empirique, décrit les ‘conditions d’existence’ qui permettent aux formes organiques habiter le monde: la téléologie appartient à l’ordre du compossible (l’usage approprié du matériel disponible pour les fins de l’adaptation) qui par définition n’épuise pas le système de variations possibles.

La dialectique philosophique entre le possible et le compossible joue encore un rôle fondamentale dans l’auto-conception des morphologistes théoriques contemporains. L’occupation différentielle des morpho-espaces—dit Eble—ne dit rien sur

⁵⁸ Cuvier, *Leçons d’anatomie comparée*, t. I, 49.

⁵⁹ Ibid., t. I, art. IV.

⁶⁰ Ibid., 59.

⁶¹ B. Balan, *L’Ordre et le temps: l’anatomie comparée et l’histoire des vivants au XIXe siècle* (J. Vrin, 1979), 173-174.

l'adaptation, puisque la morphologie et l'analyse fonctionnel se rapportent à des régions ontologiques différentes: "la morphologie théorique s'en occupe de la forme et de la possibilité; l'adaptation de la fonction et de l'efficacité dans le règne de l'actuel"⁶². L'analyse fonctionnelle est, donc, un outil postérieur à la construction du morpho-espace qu'on utilise pour interpréter la distribution des formes⁶³.

Depuis les années 1970, la morphologie fonctionnelle a repris la définition organisationnelle des animaux, compris comme "des systèmes de liens fonctionnels"⁶⁴. Certains morphologistes contemporains ont même repris la définition cuverienne des plans corporels; ainsi, selon Brusca et Brusca⁶⁵, le concept de *Bauplan* ne désigne pas seulement le schéma architectonique basique d'un taxon, mais encore le fonctionnement approprié des organes et des systèmes organiques dans cette architecture. De fait, on peut voir dans la dite *explication constructionnelle* la méthode qui permet Cuvier de reconstruire la totalité du corps à partir de la connaissance de l'activité de l'une de ses parties. Dullemeijer et Zweers⁶⁶ décrivent cette méthode comme celle qui permet d'expliquer les 'constructions' (la présence, la position et les connexions des éléments structurels) en montrant les conséquences dérivées de changer les éléments d'un système.

2.2.2. L'organisation du développement et le développement de l'organisation

Classiquement, la notion de téléologie a été associée autant aux fins ou fonctions de l'organisme qu'à la fin du développement. Chez la *Génération des animaux* d'Aristote, ces deux dimensions de la finalité sont profondément imbriquées: le développement se conçoit comme un processus téléologique selon lequel un organisme en puissance devient un organisme en acte⁶⁷, de sorte que la différenciation progressive de l'ontogénèse correspond avec la différenciation morphologique et la spécialisation fonctionnelle de l'organisme adulte. Avec le déclin de la physique aristotélicienne et l'avancement du mécanisme newtonien, la notion de fin épigénétique se sacrifie par se considérer scientifiquement insoluble, et le préformationisme se présente comme la seule alternative à l'irrationalité du vitalisme: étant donné que l'organisation empêchait l'explication mécanique de la formation séquentielle des organes, il

⁶² G. J. Eble, "Theoretical morphology: state of the art. Review of Theoretical Morphology: the concept and its applications.," *Paleobiology* 26 (3) (2000).

⁶³ Cf. aussi G. R. McGhee, *Theoretical morphology: the concept and its applications* (New York: Columbia University Press, 1999).

⁶⁴ G. V. Lauder, "Historical biology and the problem of design," *J. theor. Biol.* 97, n° 1 (1982): 57-67.

⁶⁵ R. C. Brusca et G. J. Brusca, *Invertebrates* (Sinauer Associates, 1990).

⁶⁶ Dullemeijer et Zweers, "The variety of explanations of living forms and structures."

⁶⁷ Aristoteles, *GA*, 734b, 22-25.

fallait admettre que le germe contenait, en miniature, toutes les parties essentielles de l'organisme adulte⁶⁸.

Le retour de l'épigénétisme au début du XIXe siècle fut lié à la renaissance de la téléologie dans la physiologie. L'articulation la plus développée entre la téléologie physiologique et la téléologie épigénétique fut formulée par la morphologie du développement. En faisant converger l'approche dynamique de l'école de Göttingen et l'organicisme cuvierien, l'œuvre de von Baer, Heinrich Rathke et Johannes Müller accepte l'organisation originale comme un absolu épistémologique sur lequel il faut construire les explications mécaniques du développement⁶⁹; aucun stade est déterminé exclusivement par le stade précédent, mais la totalité finale guide toute l'ontogénie.

Le formalisme de la morphologie évolutionniste entraîna l'abandon de l'organicisme dans l'embryologie. Depuis le début du XXe siècle, les embryologistes expérimentales ont insisté sur la dépendance des propriétés des parties de son appartenance à la hiérarchie organique⁷⁰ et la nécessité que comprendre la génération de la modularité comme un problème dialectique, à savoir: comment les parties se différencient dans le contexte de la totalité de l'organisme⁷¹. Dans les années 1940, en remarquant que "les embryons non se développent seulement, mais qu'ils doivent aussi vivre", George Streeter argumenta que les critères morphologiques permettant de délimiter les stades ontogéniques servent à identifier les stades organisationnels ou fonctionnellement intégrés⁷².

Dans la philosophie de la biologie contemporaine, on considère souvent comme acquis que les critères exigés par la tradition organisationnelle pour définir l'organicisme peuvent s'appliquer à tous les stades de l'ontogénie des animaux. Pourtant, comme nous avons essayé de le démontrer en détail dans un article récent⁷³, la différenciation et l'intégration fonctionnelle sont des propriétés intermittentes qui n'achèvent pas un état morphologiquement et physiologiquement stable jusqu'à le stade larvaire ou fœtale: pendant la segmentation, les cellules ne sont pas spécialisées et il n'y a pas des interactions globales permettant de parler d'un organisme intégré; bien qu'au début de la gastrulation l'embryon subît une réorganisation drastique impliquant de nombreux événements inductifs, une fois établis les feuillet embryonnaires (l'ectoderme, le mésoderme et l'endoderme), les interactions se produisent entre les

⁶⁸ Bonnet, 1762, 20. Cit. en S. J. Gould, *Ontogeny and phylogeny* (Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Mass, 1977), 22.

⁶⁹ Huneman, "Naturalising purpose," 657.

⁷⁰ Woodger, *Biological principles: a critical study*, 310.

⁷¹ G. E. Allen, "A Century of Evo-Devo: The Dialectics of Analysis and Synthesis in Twentieth Century Life Science," dans *From embryology to evo-devo*, éd. J. Maienschein et M. D. Laubichler (Cambridge: MIT Press, 2006), 123-168.

⁷² Cf. Streeter, G. L. "Developmental horizons in human embryos. Description of age group XI, 13 to 20 somites, and age group XII, 21 to 29 somites." *Contrib Embryol* 30 (1942): 211-245. Cit. dans Hopwood, "A history of normal plates, tables and stages in vertebrate embryology."

⁷³ L. Nuño de la Rosa, "Becoming organisms. The development of organisation and the organisation of development," *History and philosophy of life sciences* 32 (2010): 289-316.

cellules composant chacun de ces feuillettes⁷⁴; chez les vertébrés, la néurulation implique des nouveaux événements inductives de caractère globale. Pourtant, avec l'établissement du plan corporel, l'embryon devient à nouveau un système modulaire où les interactions se produisent entre les cellules et les tissus conformant les organes embryonnaires⁷⁵. Seulement après l'intégration organique ayant lieu à la fin de la morphogénèse, une fois l'organisme est doué de contrôle nerveux et hormonale, les parties interagissent d'une manière coordonnée, et l'embryon dans sa totalité peut interagir avec un environnement qui devient de plus en plus significatif⁷⁶. Contrairement à une opinion assez généralisée selon laquelle la catégorie de stade fœtale est arbitraire, nous croyons que la distinction classique entre morphogénèse et croissance, ainsi que la distinction physiologique entre la période de croissance automatique et la période fonctionnelle, capturent une transition ontologique fondamentale qui permet de retrouver la distinction aristotélicienne entre l'organisme en puissance et l'organisme en acte.

2.2.3. L'évolution de l'organisation

Comme on le remarquait plus haut, le concept d'organisme est spécialement absent de la biologie évolutive. L'exclusion de la notion d'organisation de la théorie évolutive moderne découle, en partie, des résistances de l'anatomie physiologique face le factum de l'évolution. Ces réticences se dérivent, d'un côté, de l'absence de matériel empirique confirmant la transformation des plans d'organisation; mais la perfection de l'équilibre révélée par la subordination des caractères empêcha aussi la conception de la possibilité de l'évolution de l'organisation. Néanmoins, le pluralisme causal défendu dans l'*Origine* permit certains morphologistes évolutionnistes d'intégrer la dépendance fonctionnelle des parties dans la causalité évolutive. Avec la réduction synthétique de la fonction à l'adaptation écologique, la perspective organisationnelle disparut de la biologie évolutionniste, quoique certains biologistes évolutionnistes ont revendiqué le rôle de l'intégration dans le processus évolutif. Schmalhausen interpréta les coordinations ontogéniques et phylogénétiques en termes d'intégration, définie comme l'adaptation mutuelle de toutes les parties de l'organisme qui octroie une stabilité générale au système⁷⁷. Rupert Riedl interpréta aussi l'origine et la stabilité de la forme sous l'optique de l'intégration fonctionnelle⁷⁸ (Cf. Fig. 13). Selon le concept de fardeau (*burden*), la probabilité d'évolution d'un caractère dépend du nombre et de l'importance des fonctions et de caractères dépendant de lui. Tout au long de

⁷⁴ R. L. Gardner et C. D. Stern, "Integration in development," dans *The Logic of life: the challenge of integrative physiology*, éd. C. A. R. Boyd et D. Noble (Oxford: Oxford University Press, 1993), 63-87.

⁷⁵ Raff, *The shape of life*.

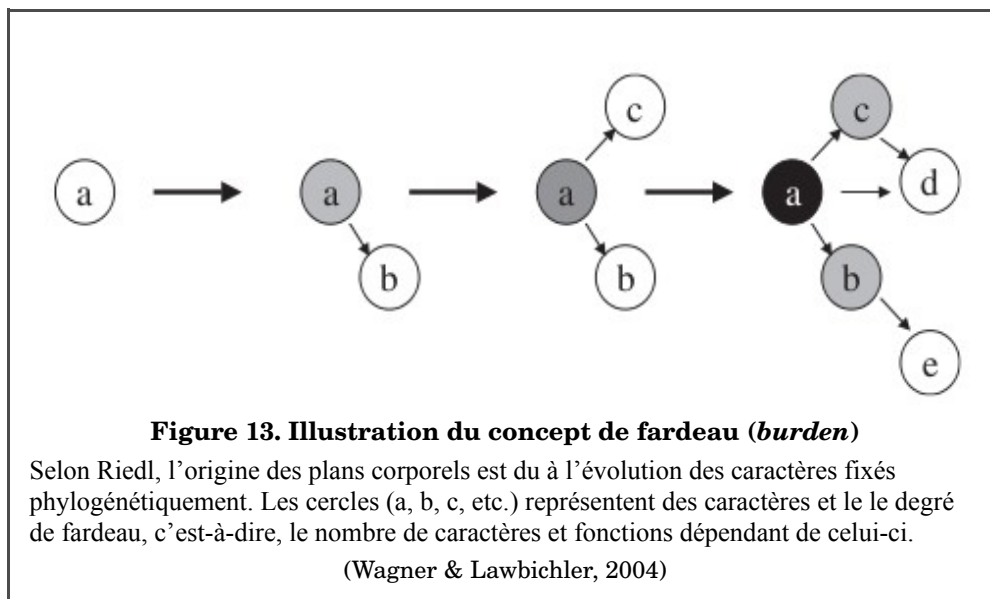
⁷⁶ Michel et Moore, *Developmental psychobiology. An Interdisciplinary Science*, 285.

⁷⁷ Cf. Levit, Hossfeld, et Olsson, "From the Modern Synthesis to cybernetics."

⁷⁸ Riedl, *Order in living organisms*.

l'évolution, le fardeau d'un caractère peut augmenter, en le rendant pratiquement invariable (comme les caractères des plans corporels) ou décroître jusqu'au point de le faire disparaître. Dans cette perspective, l'appartenance d'un caractère à un Bauplan n'est pas définie par les ressemblances et les différences entre les formes, mais c'est une propriété systémique dépendant de son intégration dans le réseau changeant d'interdépendances fonctionnelles⁷⁹.

Depuis les années 1980, la morphologie fonctionnelle évolutionniste a recommencé à essayer de comprendre l'évolution de l'organisation. En partant de la conviction de ce que "l'organisme agit toujours comme un tout et évolue comme un tout", de morphologistes comme Piet Dullemeijer, George V. Lauder, Gerhard Roth et David Wake se proposent de rechercher l'intégration des parties et ses conséquences dans la variation corrélative pendant l'évolution: "Comment les systèmes fonctionnels complexes, apparemment stabilisés par de grands degrés d'intégration, ont-ils évolué dans la diversité actuelle?"⁸⁰. La transformation évolutive de l'organisation est abordée à partir d'une prémisse similaire à celle de Riedl: quoique des petits changements dans certains nœuds peuvent avoir d'effets majeurs dans le réseau de relations, des changements plus grands dans d'autres parties ont un effet mineur.



⁷⁹ G. P. Wagner et M. D. Laubichler, "Rupert Riedl and the Re-Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology: Body Plans and Evolvability," *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 302 (2004): 92-102.

⁸⁰ S. J. Arnold et al., *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates* (Wiley Chichester, 1989).

Dans l'évo-dévo, un nombre croissant d'auteurs a tourné son regard vers l'approche cuverienne⁸¹. En s'inspirant de l'œuvre de Riedl, Schwenk et Wagner ont interprété les contraintes du point de vue fonctionnel pour rendre compte de la stabilité phénotypique⁸². L'intégration conduit à des 'conFiguretions évolutivement stables', des systèmes de caractères dont l'interaction produit la 'fonction appropriée' à la Millikan. En ce sens, la stabilité morphologique ne dépend pas ni des propriétés variationnelles du système ontogénique ni de la constance du milieu, mais de l'univers de variation phénotypique découlant du système global de relations fonctionnelles. Dans cette perspective, les conFiguretions stables tendront à résister aux perturbations environnementales si elles n'excèdent pas le rang toléré par la fonction du système; dans le cas opposé, les caractères peuvent être libérés et entrer dans des routes évolutives alternatives.

La recherche du rôle de l'intégration organisationnelle dans la stabilité de la forme entraîne deux conséquences théoriques majeures: d'un côté, les 'nécessités organisationnelles' impliquent un type de sélection fort différente de la sélection locale caractéristique de l'adaptationnisme: la *sélection stabilisatrice interne* associée à la conservation et la transformation des systèmes évolutifs exerce son influence sur un rang étendu d'environnements; d'un autre côté, le rôle de l'intégration de la forme pour comprendre le compossible vs. le possible est réapparu parmi certains évolutionnistes. En évoquant Leibniz, Gilbert⁸³ le pose explicitement en ces termes: bien que beaucoup de formes peuvent exister du point de vue de l'ontogénie, seulement celles qui sont mutuellement compatibles (c'est-à-dire ces transformations qui peuvent être intégrées dans l'organisme ou causer un changement compensatoire) existent de fait. En ce sens, on peut dire que la définition de la fonction en vertu de l'intégrité fonctionnelle rend compte de la normativité d'un point de vue internaliste fondé sur la caractérisation morphologique de l'organisation:

Pour qu'une partie organique joue un rôle à succès dans la vie d'un organisme, il faut que l'intégrité fonctionnelle se manifeste dans les quatre niveaux de l'organisation morphologique. Ses proportions, son orientation, les connexions entre ses éléments et d'autres éléments de l'organisme doivent être appropriées⁸⁴.

⁸¹ J. O. Reiss, *Not by design: retiring Darwin's watchmaker* (University of California Press, 2009), 327.

⁸² K. Schwenk et G. P. Wagner, "Function and the Evolution of Phenotypic Stability: Connecting Pattern to Process," *Amer. Zool.* 41, n° 3 (2001): 552-563; G. P. Wagner et K. Schwenk, "Evolutionarily stable conFiguretions: functional integration and the evolution of phenotypic stability," *Evolutionary biology* 31 (2000): 155-218.

⁸³ Gilbert, *Developmental biology*, chap. Developmental constraints.

⁸⁴ Rasskin-Gutman, "Morphological modularity and macroevolution," 209.

Dans cette section on a vu comment les notions de fonction associées à la tradition morphologique sont fort différentes du concept d'adaptation articulée dans la tradition darwinienne. D'où le fait que, dans notre perspective, ni le passé ni le présent de la biologie puissent s'analyser autour de la dichotomie générique entre structuralisme et fonctionnalisme. Dans une perspective historique, Amundson⁸⁵ a revendiqué que ces deux approches déterminent les débats autant de la morphologie du XIXe siècle (l'anatomie physiologique de Cuvier vs. la morphologie pure de Geoffroy) que ceux de la biologie contemporaine (adaptationnisme vs. évo-dévo). Avec un esprit similaire, Rieppel⁸⁶ interprète les programmes structuraliste et fonctionnaliste à la lumière de la théorie aristotélicienne de la causalité: la perspective structuraliste s'adresse au problème de l'unité de type (ce qui demande d'abstraire la figure et la fonction des structures) et l'explique moyennant les causes matérielles et efficientes du développement, tandis que la perspective fonctionnaliste recherche les causes formelles et finales rendant compte de la forme spécifique et la fonction des structures en raison de leurs environnements.

Notre analyse de la signification de la notion de fonction dans la morphologie met en question cette conceptualisation de la dichotomie entre structuralisme et fonctionnalisme: d'une part, ce qu'on appelle tradition structuraliste ne s'occupe seulement de la forme (comme l'on vient de le démontrer) ni ignore la variation (puisque, comme on l'a argumenté dans la première partie, la variation est inhérente au concept morphologique de type); d'autre part, la recherche de l'adaptation ne peut pas se dissocier ni de la caractérisation de la forme ni, dans certains cas, de la compréhension du développement. La relation entre forme, activité, adaptation et organisation génère des tensions conceptuelles internes à la morphologie même qui toutefois a été capable d'articuler les diverses dimensions fonctionnelles de la forme dans le cadre de la morphologie fonctionnelle.

3. CONCLUSIONS

- En raison de leur conceptualisation de la forme, les perspectives morphologique et populationnelle manient des concepts différents de la fonction biologique: la théorie de la sélection naturelle essaie de résoudre le fait de l'*adaptation écologique*, enracinée, d'une part, dans la problématique de la diversité spécifique associée à l'habitat caractéristique de la systématique et la biogéographie, et, d'autre, dans l'argument du design de la théologie naturelle britannique; par contre, la tradition morphologique est associée à la conceptualisation de la fonction comme *activité* et comme *organisation*, deux notions intrinsèquement liées avec la conception morphologique de la forme: la figure et la structure des parties, dans le premier cas, et les corrélations morphologiques dans le deuxième.

⁸⁵ Amundson, "Typology Reconsidered."

⁸⁶ Olivier Rieppel, "Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes," *Journal of the History of Biology* 23, n° 2 (Juillet 1, 1990): 291-320.

- Le concept d'*activité* est profondément lié à la caractérisation morphologique des parties, en ce sens que les parties sont composées et organisées de telle manière qu'elles sont capables de réaliser certaines fonctions. Bien que les dimensions formelle et fonctionnelle des *facultés* biologiques soient ontologiquement inséparables, la caractérisation morphologique des parties est préalable du point de vue épistémologique à la définition de l'activité des parties. À son tour, l'identification de l'*adaptation* d'un trait est subordonnée à la définition de son activité et du *rôle biologique* joué par une faculté dans l'environnement écologique.
- La biologie du développement a manié deux notions d'adaptation qui permettent de revitaliser le concept lamarckien d'adaptation écologique: l'adaptation directe à l'environnement résultant de la plasticité ontogénique et les effets formatifs de l'exercice de certaines activités biologiques dans le développement tardif.
- Dans la perspective *organisationnelle*, la fonction est comprise comme une intégration des parties tel que le tout 'fonctionne' en ce sens de maintenir l'intégrité de l'organisme. La conceptualisation organisationnelle de la fonction articulée par les disciplines morphologiques permet non seulement d'offrir une définition minimale du vivant, mais encore de fonder autant la distribution des formes dans le morpho-espace que le développement et l'évolution des morphologies: l'émergence de l'organisation pendant le développement récapitule conceptuellement les critères définitoires d'organisme; l'anatomie comparée permet d'interpréter le caractère discret du morpho-espace en vertu de la subordination fonctionnelle des parties, ainsi que la signification des corrélations morphologiques observées tout au long de l'évolution.
- Notre analyse de la signification de la notion de fonction dans la morphologie met en question la dichotomie entre structuralisme et fonctionnalisme. La relation entre forme, activité, adaptation et organisation génère des tensions conceptuelles internes à la morphologie même qui toutefois a été capable d'articuler les diverses dimensions fonctionnelles de la forme dans le cadre de la morphologie fonctionnelle.

Les causes de la morphogénèse

Le problème de la génération de la forme est l'une des énigmes le plus intrigantes de la biologie; il n'est pas étonnant que tout au long de l'histoire de la biologie des stratégies très diverses se soient essayés à nier, dans des sens fort différents, le phénomène même de la morphogénèse. Nous consacrons ce chapitre à systématiser les diverses stratégies explicatives maniées dans l'embryologie et la biologie du développement pour rendre compte de la morphogénèse, en évaluant leur forces explicatives respectives.

1. VERS UNE THÉORIE DE LA MORPHOGÉNÈSE

Même si la tradition morphologique s'était toujours intéressée aux causes directrices de la logique de la génération de la forme, avec sa conversion à l'évolutionnisme elle est devenue une discipline essentiellement descriptive, vouée à "la déduction formelle de formes plus complexes à partir de formes plus simples"¹. Néanmoins, tout au long de la deuxième moitié du XIXe siècle, des tensions internes et externes à la morphologie ont mené à remettre en question la notion de cause historique. D'un côté, l'insolubilité des polémiques entre anatomistes et embryologistes suggérait qu'il n'était pas possible de décider parmi différentes hypothèses évolutives en utilisant les méthodes traditionnelles². Parallèlement, depuis 1840 le mécanicisme, triomphante en physiologie, avait convaincu un nombre croissant d'embryologistes. Au début du nouveau siècle, l'anatomie allemande se plongea dans une polémique passionnée autour la relation entre causalité et histoire³ qui précipita la disparition de la morphologie évolutionniste et la transformation de l'embryologie en une morphologie causale.

¹ Russell, *Form and function*, 314.

² Nyhart, "Learning from history."

³ J. Maienschein, "The origins of Entwicklungsmechanik," *Developmental Biology* 7 (1991): 43-61; Nyhart, "Learning from history"; Nyhart, *Biology Takes Form*.

À la fin des années 1890, la ‘mécanique du développement’, avec Wilhelm Roux à la tête, s’imposa dans le panorama académique. Le terme *Entwicklungsmechanik* rassemblait les deux traits caractéristiques du nouveau programme de recherche: la nouvelle embryologie se proposait de rechercher la génération des formes, mais elle optait pour la méthode expérimentale et l’explication mécanique de la morphogénèse. La morphologie pouvait décrire et comparer les stades se succédant dans l’ontogénie afin d’offrir une “galerie de portraits d’ancêtres”⁴; pourtant, les vraies causes des formes organiques n’étaient pas historiques, mais proximales et efficients, les seules capables d’établir une relation entre cause et effet et fonder, ainsi, une véritable science basée sur l’expérimentation:

Je serai le dernier à écarter la loi de l’hérédité organique [...] mais le mot ‘hérédité’ ne peut pas dispenser la science du devoir de faire toute recherche possible sur le mécanisme de la croissance et la formation organique. Penser que l’hérédité construira les êtres organiques sans des moyens mécaniques est une manifestation de mysticisme ascientifique⁵.

La dialectique entre la causalité mécanique et la causalité historique qui a confronté l’embryologie expérimentale et la morphologie évolutionniste peut sembler analogue à la distinction de Mayr entre causes prochaines et ultimes. Cependant, la notion de causalité ultime que les embryologistes mécanicistes ont mis en question ne se rapporte pas à la sélection naturelle mais au problème de l’hérédité. C’est en ce sens que l’épisode historique qu’on vient d’exposer se démontre radicalement contemporain: l’hérédité historique n’explique pas la morphogénèse. Dans le dernier chapitre nous développerons cette thèse; nous nous centrons maintenant sur l’examen des diverses manières dans lesquelles s’est posé le problème de la causalité mécanique de la génération de la forme.

Depuis la fondation de l’embryologie expérimentale, on peut classer la recherche causale du développement en deux grandes écoles en vertu de leur conception de la causalité: celle qui identifie les causes du développement avec les *facteurs déterminants* d’effets morphologiques et celle qui se concentre sur la recherche des *mécanismes générateurs* des morphologies.

⁴ H. Driesch, *Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie: eine kritische Studie* (Jena: Gustav Fischer, 1891), 48. Cit. en Nyhart, “Learning from history,” 9.

⁵ W. His, “On the principles of animal morphology”, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 15 (1888). Cit. dans Gould, *Ontogeny and phylogeny*, 191.

2. DE LA DÉTERMINATION À LA CODIFICATION DE LA FORME

2.1. La détermination de la forme

While we cannot say that the embryo is predelineated, we can say that it is predetermined... every step in the process bears a definite and invariable relation to antecedent and subsequent steps...

WHITMAN, 1878

Bien que l'identification de la causalité embryonnaire avec les facteurs déterminants de la forme soit souvent attribuée à la génétique mendélienne, la réduction de la causalité aux 'facteurs' génétiques fut aussi profondément liée à la focalisation de l'embryologie expérimentale sur le développement précoce⁶. Durant les trois premières décennies du XXe siècle, la dialectique entre préformationisme et épigénétisme, reformulée à l'échelon intracellulaire, divisa un certain courant de l'embryologie concentré sur la tentative d'élucider lequel des deux compartiments du zygote (le nucléus ou le cytoplasme) contrôlait le développement et l'hérédité⁷. Néanmoins, autant les défenseurs du préformationisme nucléaire que ceux de l'épigénétisme cytoplasmique partageaient une vision essentiellement identique de la causalité: d'un côté, la complexité de la forme adulte était conçue comme une élaboration de celle caractérisant les premières stades de l'ontogénie; d'un autre, les deux approches essayaient de définir physiologiquement les causes matérielles et efficaces du développement⁸. Bien que quelques embryologistes proposèrent des hypothèses pour rendre compte de la morphogénèse, le débat se centra sur l'élucidation des composants intracellulaires qui *déterminaient* la forme finale. Cette conceptualisation de l'hérédité et du développement en termes de 'particules déterminantes' a préparé le terrain à la séparation entre génétique et embryologie que plus tard achèverait la théorie chromosomique de l'hérédité.

Dans la première décennie du XXe siècle, la controverse autour du contrôle du développement et l'hérédité se focalisa sur la compréhension de la capacité des chromosomes sexuels pour déterminer le phénotype sexuel⁹. Finalement, c'était Thomas

⁶ S. F. Gilbert, "The Embryological Origins of the Gene Theory," dans *Developmental Biology 8e Online*, 8th éd., 2006.

⁷ J. Maienschein, "The origins of Entwicklungsmechanik," dans *A Conceptual history of modern embryology*, Gilbert. (New York: Johns Hopkins University Press, 1994).

⁸ Gilbert, "The Embryological Origins of the Gene Theory."

⁹ Gilbert, Opitz, et Raff, "Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology"; Gilbert, "The Embryological Origins of the Gene Theory"; G. E. Allen, "Heredity under an embryological paradigm: The case of genetics and embryology," *Biological Bulletin* 168 (1985): 107-121; Maien-

Morgan qui démontra la localisation des facteurs génétiques dans les chromosomes¹⁰. Ancien épigénétiste, Morgan devint défenseur du préformationisme génétique et fonda la tradition historiographique qui transforma la génétique en successeur de l'embryologie.

En légitimant explicitement la conception de la causalité sous-jacente aux discussions sur le rôle du nucléus et du cytoplasme dans la détermination phénotypique, Morgan développa le 'concept différentiel du gène': bien que les caractères sont déterminés par beaucoup de facteurs, le facteur responsable du changement phénotypique est la cause du caractère. La causalité attribuée aux gènes comme des 'marqueurs de différences' entre des traits phénotypiques ignore la relation entre les causes (les gènes) et les effets (les caractères)¹¹: puisque la manipulation d'un gène a un effet phénotypique concret, les traits adultes peuvent s'expliquer sans parler des processus embryonnaires.

Avec la génétique moléculaire, le gène acquit une existence physique permettant de le définir comme un segment d'ADN qui exprime certain polypeptide moyennant la transcription et la traduction. La relation gène-protéine ne permettait pas d'établir une relation causale entre gène et phénotype, mais l'idéalisation du phénotype (fabriqué de protéine) et du génotype (conçu comme information codifiée dans la séquence de nucléotides) permet d'ignorer le développement. Le 'discours de l'action génétique' fut énormément productif, puisqu'il permit d'inaugurer un programme de recherche qui pouvait ignorer la nature de cette action; la biologie moléculaire était incapable d'expliquer l'ontogénèse, mais la métaphore de l'information génétique' devint un instrument rhétorique extrêmement puissant qui permettait de parler du développement en abstrait et des 'programmes' ou les 'instructions' génétiques nécessaires pour le guider¹².

2.2. La codification de la forme

*La construction épigénétique d'une structure n'est pas une création;
c'est une révélation*

MONOD, 1971

Face à l'*epokhé* du développement assumée par la génétique, les embryologistes demeureraient sceptiques envers, d'une part, les théories particulières de l'hérédité qui

schein, "The origins of Entwicklungsmechanik."

¹⁰ T. H. Morgan et al., "The mechanism of Mendelian heredity," *New York: Henry Holt and Company* (1915): 262.

¹¹ Amundson, *The Changing Role of the Embryo*, 150.

¹² E. F. Keller, *Making sense of life: Explaining biological development with models, metaphors, and machines* (Harvard Univ Pr, 2003).

expliquaient la différenciation mais non la génération des traits¹³ et, d'autre part, vers les théories du développement qui essayaient transformer "la complexité visible de l'organisme adulte en une complexité latente du germe"¹⁴. L'identité génétique des cellules et l'inactivité chromosomique dans le développement précoce firent que les embryologistes mirent leurs efforts dans la recherche des deux grands défis posés par l'ontogénie: la différenciation cellulaire et la morphogénèse. La recherche du développement bifurqua alors dans deux disciplines (l'embryologie et la génétique) dont la réconciliation ne commença à se poser que dans les années 1960.

La molécularisation de la différenciation cellulaire

À l'égard du problème de la différenciation cellulaire, tout au long de la première moitié du XXe siècle, l'embryologie expérimentale identifia deux grands phénomènes dont la 'génétisation' inaugura l'articulation de la génétique du développement:

– Les *gradients* sont des distributions de substances le long de certains axes de l'embryon liées à la spécialisation cellulaire. Ils sont présents pendant tout le développement, depuis les gradients animales et végétales responsables de la détermination ectodermique et endodermique dans le stade de blastula, jusqu'à ceux déterminant la polarité des champs morphogénétiques comme le membre vertébré.

–Le phénomène de l'*induction*¹⁵ s'est conceptualisé pour désigner ces processus embryonnaires où un stimulus (interne ou externe) active l'expression d'une puissance pré-existante. Les expériences de transplantation de tissus de Ross G. Harrison, Hans Spemann et Hilde Mangold démontrèrent que la détermination de certaines régions embryonnaires est contrôlée par un groupe réduit de cellules. La découverte de l'*organisateur* fut le cas le plus surprenant: l'implantation d'une petite portion de la lèvre dorsale du blastopore amphibien dans le flanc ventral de la gastrula induisait la formation d'autre embryon.

Depuis la fin des années 1930, certains embryologistes avaient essayé de concilier l'embryologie et la génétique en se concentrant sur le phénomène de l'induction. Les cas le plus remarquables sont ceux de Gluecksohn-Schoenheimer et Waddington, qui, sur le double front expérimental et théorique, ont conçu les gènes non comme marqueurs de différences mais comme déterminants des processus ontogéniques¹⁶. La célèbre métaphore du paysage épigénétique illustre la conception de ontogénie comme un "système de trajectoires bifurquées" dont les caractéristiques dépendent de la 'compétence' des cellules, laquelle, spécifiée génétiquement, se manifeste dans

¹³ Maienschein, "The origins of Entwicklungsmechanik"; Amundson, *The Changing Role of the Embryo*.

¹⁴ O. Hertwig, *Preformation or epigenesis? The basis of a theory of organic development*, trad. P. C. Mitchell (London: William Heinemann, 1896), 12.

¹⁵ Cf. S. F. Gilbert, "Induction and the origins of developmental genetics," *Developmental Biology* 7 (1991): 181-206; S. F. Gilbert, "A Selective History of Induction," dans *Developmental Biology*, 8th éd. (Sinauer Associates, Inc., 2006).

¹⁶ Gilbert, "Induction and the origins of developmental genetics."

un système instable qu'un inducteur (cellulaire ou environnemental) peut pousser d'un équilibre à d'autre au moyen de l'activation différentielle d'un ensemble de gènes.

Cependant, la manière selon laquelle les gènes agissaient dans le développement est restée une énigme jusqu'à la publication du modèle de l'opéron¹⁷. En permettant d'expliquer comment certaines variations dans le cytoplasme d'une bactérie peuvent provoquer différents états d'activation génétique, le modèle de Jacob et Monod mit en évidence un fait central pour surmonter le caractère statique du concept structural du gène: les séquences ne codifient pas seulement des séquences d'acides aminés mais fournissent encore des sites de liaison à des molécules régulant leur expression. Cela rendit possible de concevoir l'identité génétique comme une stabilité dynamique permettant aux gènes de maintenir leur identité et, en même temps, de varier leur expression en fonction du contexte.

Le cadre théorique développé par Waddington et la conceptualisation théorique et expérimentale des mécanismes de la régulation génétique articulée chez le modèle de l'opéron permit à ce dernier de devenir paradigme de la différenciation cellulaire et l'induction, en inaugurant le chemin pour l'intégration de la génétique moléculaire et l'embryologie¹⁸. Depuis la moitié des années 1970, les nouvelles techniques permettant d'identifier les produits géniques régulant la transcription espace-temporelle d'autres gènes, soit dans la cellule (facteurs de transcription) soit entre cellules (protéines de signalisation), rendent possible d'expliquer tant la différenciation que l'induction comme résultat de différences dans l'activité génétique¹⁹.

Pourtant, l'explication génétique de la différenciation cellulaire laissait sans réponse l'énigme de la morphogénèse. Le point d'inflexion qui révolutionnerait la compréhension génétique de la génération de la forme a été déterminé par la découverte des gènes Hox à la fin des années 1970. La manipulation des 'gènes structurels' chez la drosophile donna lieu à des transformations morphologiques spectaculaires²⁰, étant le cas du gène *Antennapedia* (dont la mutation change les antennes en pattes) l'exemple le plus célèbre. L'identification des facteurs de transcription associés aux gènes Hox a permis d'avancer dans la compréhension moléculaire de l' 'action génétique': les gènes Hox codifient les facteurs de transcription dont les gradients activent l'expression différentielle des gènes structurels et, avec cela, la différenciation morphologique.

¹⁷ F. Jacob et J. Monod, "On the regulation of gene activity," dans *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, vol. 26, 1961, 193-211.

¹⁸ M. Morange, "The Relations between Genetics and Epigenetics," *Annals of the New York Academy of Sciences* 981, n°. 1 (1, 2006): 50-60.

¹⁹ A. S. Wilkins, *The evolution of developmental pathways* (Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 2002); E. H. Davidson, *Genomic regulatory systems: development and evolution* (San Diego: Academic Press, 2001).

²⁰ E. B. Lewis, "A gene complex controlling segmentation in *Drosophila*," *Nature* 276, n°. 5688 (1978): 565-570.

La découverte des ‘gènes de la forme’ et la molécularisation des gradients embryonnaires permit la génétique du développement de concevoir l’ontogénie comme une cascade hiérarchique d’expression génétique, ce qui expliquerait que plus est élevé l’échelon auquel une mutation a lieu, plus profonds sont ses effets phénotypiques : les gènes s’exprimant dans un stade plus précoce ont pour rôle d’établir les grands axes corporels le long desquels se déterminent successivement les régions corporels, les segments et les identités segmentales, en spécifiant enfin les structures modulaires comme les extrémités ou les yeux. Cette vision générale du développement s’est concrétisée en deux grands modèles qui ont permis de ‘moléculariser’ deux des grandes phénomènes de la morphogénèse: la formation des axes corporels et les champs morphogénétiques.

Dans les années 1980, Nüsslein-Volhard et Wieschaus²¹ ont identifié les gènes, les protéines et les molécules requis pour la formation du plan corporel de drosophile: une fois détachée la division nucléaire, la distribution différentielle de protéines et de molécules d’ARNm structurant l’oocyte provoque une cascade de signaux cytoplasmiques et de réponses génétiques qui mène au développement des structures morphologiques de la drosophile. Dans ce modèle les termes ‘diffusion’, ‘gradient’ et ‘morphogène’ apparaissent dans le contexte de processus moléculaires qui peuvent se lier directement à la régulation génétique. Depuis lors, ce modèle est devenu un paradigme exemplaire de la conception du développement popularisée par des auteurs comme Carroll:

le commencement de l’information spatiale dans l’embryon remonte souvent aux molécules, distribuées asymétriquement, déposées dans l’oocyte pendant sa production dans l’ovaire qui initie la formation des deux axes principaux de l’embryon [...] les événements précédents établissent le déchaînement de chaque interrupteur et cette interrupteur, en activant ce gène chez un nouveau patron, établit à son tour le nouvel ensemble de patrons et des événements dans le développement²².

Néanmoins, cette vision de l’ontogénie comme une chaîne d’activations génétiques devait intégrer encore le problème de l’organogénèse. Le concept de *champ morphogénétique*, développé par les embryologistes expérimentales au début du XXe siècle pour nommer ces régions embryonnaires émergeant au début de l’organogénèse et destinées à former les parties anatomiques de l’organisme adulte, joua un rôle fondamental en ce sens-ci. Les expériences d’extirpation et transplantation des régions embryonnaires ont permis de découvrir leur surprenante autonomie: malgré le fait d’être transplantés à des régions diverses de l’embryon, de se couper et de recevoir des cellules étrangères, les champs morphogénétiques se développent normalement. Pourtant, le concept de champ morphogénétique avait disparu de la littérature

²¹ C. Nüsslein-Volhard et E. Wieschaus, “Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*,” *Nature* 287, n°. 5785 (1980): 795-801.

²² S. B. Carroll, *Endless forms most beautiful: The new science of evo devo and the making of the animal kingdom* (WW Norton & Company, 2005), 116.

embryologique depuis les années 1950. L'éclipse du concept de champ découla des raisons autant idéologiques qu'objectives: d'un côté, avec l'imposition de l'explication génétique et la réduction de l'embryogénèse à la différenciation cellulaire, les champs morphogénétiques furent associés à un holisme mystique; d'un autre, quoique la délimitation conceptuelle et expérimentale du concept fut très loin du mysticisme, l'embryologie expérimentale ne fut pas capable d'offrir une cause mécanique de la formation de patrons. Bien que nous remettrons en question cette assumption plus tard, certains biologistes du développement²³ ont défendu que cette incapacité fut due à l'absence de techniques moléculaires que, dans les années 1990, ont permis de traduire le concept de champ en langage de la génétique régulatrice. Dans cette perspective, le champ morphogénétique du membre vertébré est expliqué comme résultat des gradients de protéines Hox qui, en induisant la production de certains protéines dans des lieux spécifiques, établissent les conditions pour l'émergence d'un champ et de sa polarité²⁴. En s'inspirant sur des nouveaux résultats concernant les disques imaginaux de la drosophile, Gilbert, Opitz et Raff²⁵ ont développé le concept de champ morphogénétique en ce sens-ci, en 'molécularisant' les deux propriétés classiquement attribuées à ces unités morphogénétiques: la modularité (car ils résultent de certaines interactions entre les gènes et ses produits dans domaines spécifiques et peuvent changer leur localisation, temps d'apparition et interaction avec d'autres modules) et la robustesse (puisque leur propriétés régulatrices leur permettent de compenser l'effet de la désactivation de certains gènes).

Depuis que l'*action* génétique commença à être conçue en termes d'activation, la métaphore du programme génétique s'ancra dans la biologie du développement²⁶. La découverte de gènes régulateurs semblait confirmer le célèbre credo de Schrödinger, qui avait défini les structures chromosomiques comme "le plan de l'architecte et l'adresse du constructeur à la fois"²⁷. Le projet de l'embryologie devient alors celui de dévoiler "comment la forme est codifiée dans le génome"²⁸ ou comment l'embryon se *compute* à partir du *programme auto-exécutable* spécifié par les gènes et les protéines contenus dans le zygote²⁹ ³⁰. Ainsi, le réductionnisme s'impose dans sa double dimension spatiale et temporelle: les processus ontogéniques sont identifiés avec la micro-dynamique des réseaux génétiques régulateurs, et le développement est conçu comme un épiphénomène de l'organisation moléculaire du zygote.

²³ Gilbert, Opitz, et Raff, "Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology"; S. F. Gilbert, "The rediscovery of morphogenetic fields," dans *Developmental Biology 8e Online*, 2003.

²⁴ E. M. De Robertis, E. A. Morita, et K. W. Cho, "Gradient fields and homeobox genes," *Development* 112, n°. 3 (1991): 669-678.

²⁵ Gilbert, Opitz, et Raff, "Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology."

²⁶ Keller, *Making sense of life*, 138.

²⁷ E. Schrödinger, *What's Life* (New York: McMillan, 1946).

²⁸ Carroll, *Endless forms most beautiful*, 34.

²⁹ L. Wolpert et al., *Principles of development* (Oxford University Press Oxford, 2002), 1, 13.

³⁰ A. Rosenberg, "Reductionism redux: computing the embryo," *Biology and Philosophy* 12, n°. 4 (1997): 445-470.

Le concept de causalité assumé par la méthodologie utilisée par la génétique expérimentale du développement n'est pas très éloigné de la conception de Morgan. La méthode employée pour identifier les gènes responsables de la morphogénèse consiste à modifier la séquence d'ADN moyennant l'élimination, la désactivation ou la substitution d'un fragment et relier cette intervention aux effets observés pendant le développement et particulièrement à la morphologie finale. Dans ce mode 'perturbation-conséquence', la causalité s'identifie avec la causalité efficiente, où l'explication s'attribue au facteur qui cause un effet³¹.

Néanmoins, le programme théorique de la génétique du développement implique une conception plus complexe de la causalité: le projet inauguré par Kauffman³² consiste à capturer les propriétés organisationnelles des réseaux génétiques régulateurs. Dans cette perspective, la construction d'une "théorie de l'ordre biologique" ne consiste pas à identifier la totalité des gènes et des produits génétiques intervenant dans le développement, mais, au contraire, à "[d]écouvrir l'existence de propriétés clés des systèmes vivants complexes qui ne dépendent pas des détails"³³. Dans ce contexte, les nouvelles techniques computationnelles sont devenues un outil essentiel pour rechercher comment la microdynamique des circuits génétiques régulateurs donne lieu à des patrons stables.

Bien que les visions de la causalité sous-jacentes aux programmes théorique et expérimentale de la génétique du développement soient fort différentes, si l'on a groupé les approches 'codificationnistes' avec les conceptions organisationnelles de la causalité génétique c'est parce que les deux partagent une vision basique sur la causalité ontogénique qui attribue aux gènes le contrôle ultime du développement.

2.3. Au-delà des gènes: les deux épigénétiques

Le réductionnisme génétique a été sujet d'une discussion passionnée dans la philosophie de la biologie. La critique la plus étendue a invoqué l'irréductibilité de l'organisation cellulaire, en reprenant l'argument classique de l'organicisme: en absence d'un environnement hautement structuré, l'ADN manque de signification ontogénique. Tout au long des dernières décennies, l'importance du contexte cellulaire s'est révélée de plus en plus complexe, en remettant en question le 'dogme central' de la biologie moléculaire: d'un côté, la 'morphologie' du génome (les patrons de méthylation et la structure de la chromatine) subit de modifications profondes pendant le développement qui déterminent l'expression génétique; d'un autre, la séquence d'ADN même se transforme au cours de l'ontogénie, comme révèlent particulière-

³¹ von Dassow et Munro, "Modularity in animal development and evolution."

³² S. A Kauffman, *The origins of order: Self organization and selection in evolution* (Oxford University Press, USA, 1993).

³³ Ibid., 18.

ment les processus de ‘correction’ de l’ARNm³⁴. En ce sens, on peut dire avec Robert³⁵ que l’épigénétique n’est pas additive mais *constitutive*, car les gènes ne pré-existent pas aux processus ontogéniques; au contraire, autant leur structure que leur fonction se dérive de l’état espace-temporel de la cellule.

En tenant compte des multiples facteurs impliqués dans la génération de la forme, la ‘théorie des systèmes du développement’ (DST)³⁶ a plaidé pour une ‘démocratie causale’ selon laquelle, aucun des recours du développement peut se réclamer prioritaire à l’heure d’expliquer la génération de la forme. L’ontogénie seulement peut se comprendre comme résultat de l’interaction entre multiples ‘facteurs ontogéniques’: des structures cytoplasmiques, des séquences d’ADN, des ARNm, des protéines, des enzymes, des hormones, des effets paternes, de la température, des métabolites... Selon la dite ‘thèse de la parité’, la dichotomie internalisme/externalisme sur laquelle repose le réductionnisme génétique s’évanouit, puisque les facteurs autant environnementaux que cellulaires (génétiques et cytoplasmiques) sont nécessaires pour générer la forme. La vraie différence par rapport au rôle attribué à l’ADN dans la DST et la biologie du développement réside dans “les visions distinctes des limites du système ontogénique”: si la première insiste sur le caractère interne du développement, la DST “a poursuivi une définition du système ontogénique le plus inclusive possible”³⁷.

Comme l’ont remarqué certains philosophes de la biologie³⁸, l’insistance de la DST sur la ‘nécessité’ des facteurs non génétiques dans la génération de la forme permet d’identifier une faiblesse importante dans la structure argumentative de positions réductionnistes comme celle de Rosenberg en ce sens qu’elles favorisent, sans le justifier, certaines macromolécules (ADN, ARN, protéines) au-dessus d’autres. Pourtant, nous croyons que la faiblesse théorique essentielle de la génétique du développement ne réside pas dans le mépris des autres facteurs qui, avec les gènes, déterminent ‘démocratiquement’ la forme organique. À notre avis, la question clef par rapport à la morphogénèse dépend de la notion de causalité sous-jacente à la génétique du développement, laquelle, d’un point de vue conceptuel, est aussi implicite à la DST: ni la causalité efficiente assumé par la génétique du développement ni l’appel à la totalité des facteurs intervenant dans l’ontogénie n’articulent la carte génotype-phénotype. Les généticiens quantifient les variables, mais le développement est mieux compris comme un système d’équations différentielles qui régule l’augmentation ou la diminution de telles variables. L’énumération de la totalité des variables ou recours qui

³⁴ J. S. Robert, *Embryology, epigenesis, and evolution* (Cambridge University Press, 2004), 74.

³⁵ G. Webster et B. C. Goodwin, *Form and transformation: generative and relational principles in biology* (Cambridge: Cambridge University Press, 1996), 193.

³⁶ S. Oyama, *The ontogeny of information: Developmental systems and evolution*, 2nd éd. (Duke University Press, 2000).

³⁷ P. E. Griffiths y R. D. Gray, “Discussion: Three ways to misunderstand developmental systems theory,” *Biology and Philosophy* 20, n° 2 (2005): 417–425.

³⁸ A. C. Love, “Explaining the Ontogeny of Form: Philosophical Issues,” *A companion to the philosophy of biology* (2008): 223.

participent dans le développement d'un individu ne permet pas d'identifier les règles gouvernant leurs interactions aux diverses échelles de la hiérarchie organique. Dans cette perspective, l'internalisme n'implique pas d'ignorer les facteurs externes intervenant dans le développement, mais de comprendre leur rôle dans le système génératif. Telle est l'orientation de la perspective qu'on a appelé 'morphogénétique', adressé à comprendre les *mécanismes ontogéniques* (non les facteurs) gouvernant la génération de la forme.

Un argument pareil peut s'adresser à la notion de l'épigénétique la plus étendue dans la biologie du développement actuelle, à savoir: tous ces processus moléculaires qui affectent le contrôle de l'expression génétique. À notre avis, cette conception de l'épigénétique a mené la biologie du développement à une situation analogue à celle-là dans qui avait confronté les défenseurs du préformationisme nucléaire et l'épigénétisme cytoplasmique. Dans la perspective de la génération de la forme, le problème ne réside pas autant en ce que l'épigénétique est définie par opposition à la génétique, comme l'a remarqué Griesemer³⁹, mais en les deux grandes questions relatives à la causalité qu'ont déjà remarqué les embryologistes opposés à réduire la complexité du développement à la complexité intracellulaire: la définition de la causalité à l'échelle moléculaire, et la réduction du problème de la morphogénèse à celui de la complexité du zygote. Bien que la complexité intracellulaire soit essentielle pour la compréhension du développement, les échelles cellulaire et tissulaire sont les niveaux d'organisation fondamentaux pour expliquer la formation de patrons, la morphogénèse et la croissance relative des parties⁴⁰. En ce sens, il est vital de reprendre la signification ancienne du terme épigénétique, comprise comme ces interactions ontogéniques ayant lieu au-delà du niveau moléculaire⁴¹.

³⁹ J. R. Griesemer, "Le concept reproducteur," *M/S : médecine sciences* 21, n°. 12 (2005): 1106-1111.

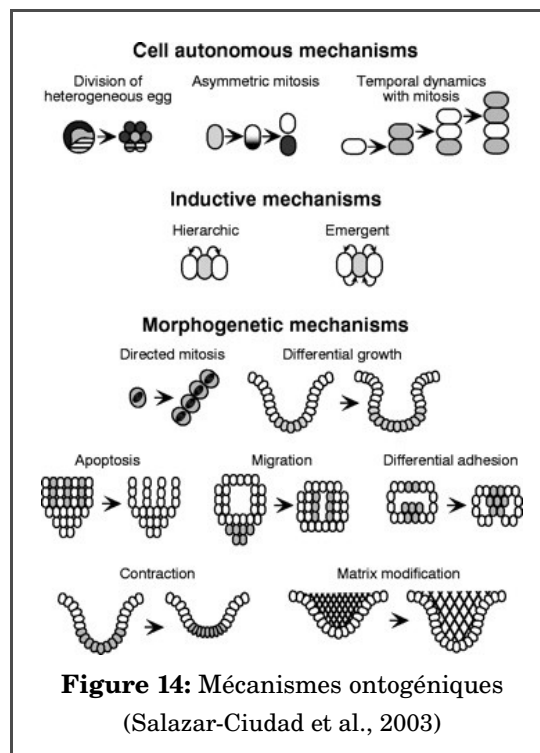
⁴⁰ P. Alberch, "From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability," *Genetica* 84, n°. 1 (1991): 5-11.

⁴¹ G. B. Müller et L. Olsson, "Epigenesis and epigenetics," *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology* (2003): 114.

3. LA CONCEPTION MORPHOGÉNÉTIQUE

Development starts with a few ordered manifoldnesses; but the manifoldnesses create, by interactions, new manifoldnesses, and these are able, by acting back on the original ones, to provoke new differences, and so on. With each new response, a new cause is immediately provided, and a new specific reactivity for further specific responses.

DRIESCH, 1894



3.1. Échelles d'organisation et causalité circulaire

Le point de départ de l'approche morphogénétique consiste à controverser la conception unidirectionnelle, efficace et hiérarchique de la causalité assumée par la génétique du développement, selon laquelle les gènes déterminent les processus ontogéniques, qui à leur tour spécifient la morphologie. Cependant, les gènes ne fabriquent pas les structures directement: ils codifient des molécules qui soit règlent l'expression d'autres gènes, soit attribuent certaines propriétés aux cellules, lesquelles s'auto-organisent selon conforme aux lois physique-chimiques⁴². C'est là que réside la tour-

⁴² Alberch, "From genes to phenotype."

nure radicale de l'approche morphogénétique de la causalité: le vrai défi posé par la morphogénèse ne consiste pas à dévoiler comment la forme est *codifiée*, mais à expliquer comment elle est *construite*; les propriétés 'génériques' des processus du développement, non les propriétés 'informationnelles' attribuées aux gènes, sont celles qui permettent de comprendre et reproduire la génération de la forme. Les caractéristiques physiques des matériaux biologiques, les capacités auto-organisatrices des cellules, la géométrie des tissus... ne sont pas codifiées dans le génome, mais elles émergent de la dynamique du système ontogénique⁴³. L'interaction dynamique entre les protéines, les cellules et les tissus oblige à définir des variables macroscopiques (la mobilité cellulaire, l'adhésion) qui, quoique contrôlées génétiquement en dernier ressort, ne sont pas réductibles au langage génétique. L'interaction de ces variables est guidée par des *règles de construction*⁴⁴ définies à divers échelles d'organisation.

En ce sens, afin de dévoiler la relation entre gènes et traits morphologiques, il faut identifier les unités morphogénétiques émergeant pendant l'ontogénie, ainsi que les mécanismes ou les régimes de causalité associés à chaque échelon organisationnel⁴⁵. Le développement peut ainsi se comprendre comme "une hiérarchie de processus émergents" organisés à divers échelles d'interaction⁴⁶: entre gènes et composantes intracellulaires, entre cellules pendant la segmentation, entre groupes cellulaires dans les lames germinales, entre celles-ci pendant la gastrulation, entre les tissus dans l'organogénèse et entre les organes pendant l'intégration organique. Donc, en raison du phénomène biologique à expliquer, il faudra prêter attention à un échelon ou un autre et, par conséquent, à un mécanisme ou un autre⁴⁷.

De fait, ce n'est pas seulement que les règles morphogénétiques ne soient pas réductibles au langage génétique; la relation entre les diverses échelles organisationnelles se déployant dans l'ontogénèse n'est pas une succession de liaisons au sein d'une chaîne de causalité unidirectionnelle. Au contraire, la formation de patrons ré-

⁴³ Alberch, "From genes to phenotype"; Oster et Alberch, "Evolution and bifurcation of developmental programs"; G. F. Oster et al., "Evolution and morphogenetic rules: the shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny," *Evolution* 42, n° 5 (1988): 862-884.

⁴⁴ Alberch, "The logic of monsters"; P. Alberch, "Developmental constraints in evolutionary processes," dans *Evolution and Development: Report of the Dahlem Workshop on Evolution and Development* (Berlin, 1982), 313.

⁴⁵ B. K. Hall, "Unlocking the Black Box between Genotype and Phenotype: Cell Condensations as Morphogenetic (modular) Units," *Biology and Philosophy* 18, n° 2 (2003): 219-247; G. B. Müller, "Developmental mechanisms at the origin of morphological novelty: a side-effect hypothesis," dans , éd. M. H. Nitecki et D. V. Nitecki (University of Chicago Press, 1990).

⁴⁶ Alberch, "Developmental constraints in evolutionary processes," 320; Hall, "Unlocking the Black Box between Genotype and Phenotype."

⁴⁷ G. P. Wagner, "What is the promise of developmental evolution? Part I: Why is developmental biology necessary to explain evolutionary innovations?," *Journal of Experimental Zoology* 288, n° 2 (2000): 95-98.

sulte d'interactions dans un complexe circulaire selon lequel la régulation affecte l'expression génétique moyennant la morphologie cellulaire et les interactions induc-tives. L'expression d'un ensemble de gènes est donc effet et cause des interactions cellulaires, la composition de la matrice extra-cellulaire et la taille et la forme du do-main embryonnaire où ces interactions ont lieu⁴⁸.

Cette conception systémique de la causalité, fondée sur la hiérarchie du dévelop-pement et la codétermination dynamique des échelles organisationnelles, permet d'interpréter certains propriétés générales des systèmes ontogéniques en un sens fort différent à celui de la génétique du développement. D'un côté, la hiérarchie du dévé-loppement n'est plus le résultat automatique de la cascade d'expression génétique: les systèmes ontogéniques étant des systèmes non linéaires et sensibles aux condi-tions initiales, des petits changements dans l'ontogénie précoce (par exemple, l'appa-ri-tion d'une zone de contact entre tissus autrement séparés) peuvent augmenter pen-dant le développement, tandis que des influences tardives auront leur effet en aspects mineurs de taille et forme⁴⁹. D'un autre côté, la conception systémique de la causalité rend compte de l'asymétrie génotype-phénotype. Étant donné que les processus onto-géniques sont conçus comme des systèmes dynamiques complexes et les effets des altérations génétiques ou environnementales dans les propriétés ontogéniques ba-siques comme perturbations paramétriques du système⁵⁰, on peut attendre que le même ensemble de gènes régulateurs donne lieu à des résultats morphologiques dif-férentes en raison du temps et du lieu où il s'exprime. Une différence génétique n'ex-plique, donc, une différence morphologique que si l'on ne comprend pas le réseau d'interactions génétiques, cellulaires et tissulaires dans lequel le gène est impliqué. Même si l'on réussit à révéler la 'syntaxe moléculaire', en localisant tous les compo-sants moléculaires et caractérisant chacune des réactions chimiques se déployant dans le temps ontogénique, l'explication du développement exigerait de recourir à la 'sémantique moléculaire', c'est-à-dire à la dépendance contextuelle des processus biologiques. Comme le démontrent de nombreux exemples, les mêmes voies biochi-miques (la voie *wingless/hedgehog*) peuvent mener à des résultats morphologiques différents (les frontières des segments chez *Drosophila*, mais encore l'axe proximo-distale des yeux, les membres et le disque imaginal)⁵¹.

⁴⁸ Oster et al., "Evolution and morphogenetic rules."

⁴⁹ Hall, "Unlocking the Black Box between Genotype and Phenotype"; Müller, "Developmental mechanisms," 120.

⁵⁰ Alberch, "Developmental constraints in evolutionary processes," 323.

⁵¹ M. D. Laubichler et G. P. Wagner, "How molecular is molecular developmental biology? A reply to Alex Rosenberg's reductionism redux: computing the embryo," *Biology and Philosophy* 16, n°. 1 (2001): 53–68.

3.2. Les mécanismes ontogéniques

Bien que la notion de causalité systémique aie été bien argumenté du point de vue théorique, c'est difficile de trouver des systématisations des causes du développement qui permettent de les contraster clairement avec l'élégante simplicité de la régulation génétique. De fait, la propre structure conceptuelle du genre de causalité ontogénique défendu par l'approche morphogénétique rend extrêmement évasive la distinction des régimes causalité qui interviennent en la génération de la forme, car—comme l'a reconnu Meinhardt—la circularité de la causalité complique l'application de la structure séquentielle d'un texte aux mécanismes du développement⁵². Il y a toutefois des rares exceptions en ce sens-ci. Dans un article récent, Salazar-Ciudad, Jernvall et Newman⁵³ ont systématisé la logique basique des règles morphogénétiques gouvernant la transformation de patrons. Les auteurs définissent les mécanismes ontogéniques comme les interactions entre les produits génétiques et les changements dans les comportements cellulaires (prolifération, apoptose, signalisation, différenciation, adhésion) qui causent la formation d'un patron, c'est-à-dire une certaine disposition spatiale d'états cellulaires, ainsi que l'interaction de ces réseaux et comportements avec l'information épigénétique, étant comprise comme la distribution spatiale de signaux et composants extra-cellulaires, ainsi que les propriétés mécaniques des cellules. De ce point de vue, les mécanismes ontogéniques peuvent se regrouper en deux grandes catégories en raison que les mécanismes affectent ou non à l'état de différenciation des cellules. Quoique nous préférons une classification des mécanismes ontogéniques qui tienne compte aussi de l'échelle tissulaire, notre taxinomie part du même esprit.

3.2.1. La morphogénèse chimique

*Le développement doit être, en dernier ressort, un processus
biochimique, reposant sur les interactions et le mouvement des
molécules*

MEINHARDT, 1982

L'explication des patrons ontogéniques à partir de l'interaction des 'particules élémentaires' conformant la matière organique est un projet très récent en embryologie. Bien qu'on puisse voir dans la conception aristotélicienne de la matière organique et surtout dans l'épigénétisme mécaniste cartésien des ancêtres intellectuels de cette ap-

⁵² H. Meinhardt, *Models of biological pattern formation* (Academic Press London, 1982), 2.

⁵³ I. Salazar-Ciudad, J. Jernvall, et S. A. Newman, "Mechanisms of pattern formation in development and evolution," *Development* 130, n°. 10 (2003): 2027-2037; G. Forgacs et S. Newmann, *Biological Physics of the Developing Embryo* (Cambridge University Press, 2005), 7.

proche⁵⁴, l'absence de techniques expérimentales pour manipuler le développement explique, en grande partie, qu'au début du XXe siècle le défi d'expliquer la morphogénèse en vertu des interactions moléculaires soit resté inexploré. Dans cette section, nous essaierons de systématiser les diverses hypothèses causales qui, tout au long du XXe siècle, se sont essayées à rendre compte de la 'morphogénèse chimique', c'est à dire de ces patrons résultant de la disposition spatiale des cellules en différents états de différenciation⁵⁵.

Les mécanismes autonomes

Les caractéristiques biochimiques des cellules peuvent générer des patrons au moyen de mécanismes indépendants de l'environnement cellulaire. Depuis la formulation de la théorie cellulaire, les approches les plus réductionnistes au problème de la génération de la forme ont essayé de dériver la totalité du développement de mécanismes autonomes. En effet, le programme de recherche de Schleiden et Schwann, formulé dans le cadre philosophique du mécanisme généalogique néo-kantien⁵⁶ promettait réduire le tout organique à la somme de ses parties cellulaires, en simplifiant énormément l'explication de la morphogénèse, réduite à la multiplication, l'addition et la différenciation fonctionnelle des cellules. Dans cet esprit fut articulée la théorie du développement en mosaïque. La théorie de Weismann⁵⁷ posa le développement comme un processus d'auto-différenciation selon lequel, les déterminants nucléaires du zygote sont asymétriquement distribués dans les diverses cellules résultant de la segmentation; la formation des tissus et de l'organogénèse est considérée comme le résultat automatique de la disposition asymétrique des types cellulaires distincts. Cinq ans plus tard, Roux proclamait avoir démontré expérimentalement cette hypothèse: dans une série d'expériences qui plus tard seraient démontrées défectueuses, Roux montrait comment si l'on détruit les cellules d'un embryon dans la segmentation, des demi-blastules étaient obtenues. Les célèbres expériences de Driesch⁵⁸ démontrèrent un peu plus tard l'inconsistance de la théorie du développement en mosaïque: chacun des blastomères d'un oursin, séparées dans la segmentation, donnait lieu à une larve complète. À partir de ces résultats, Driesch a conclu que l'embryon est un "système équipotentiel harmonique", puisque ses parties potentiellement indépendantes fonctionnent coordonnées afin de former un seul organisme.

En effet, dans la plupart des vertébrés, la spécification conditionnelle est régie par le développement régulateur, où les interactions cellulaires restreignent les destins

⁵⁴ J. Needham, *Biochemistry and morphogenesis*, 1943.

⁵⁵ Salazar-Ciudad, Jernvall, et Newman, "Mechanisms of pattern formation in development and evolution."

⁵⁶ J. L. González Recio, "Elementos dinámicos de la teoría celular," *Revista de Filosofía (Universidad Complutense)* III, n° 4 (1990): 83–109.

⁵⁷ A. Weismann, *The Germ-Plasm: A Theory of Heredity*, On-line Electronic Edition: Electronic Scholarly Publishing. (London: Charles Scribner's Sons, 1893).

⁵⁸ Driesch, *The Science and Philosophy of the Organism*, vol. 2.

cellulaires. Cependant, la spécification autonome s'est démontrée relativement ajustée pour expliquer le développement en mosaïque des protostomes (tuniqués, annélides, mollusques). Dans ce cas, on utilise un genre d'explication analogue à celle de Weismann et Roux: la détermination cellulaire est causée par la ségrégation des déterminants cytoplasmiques (protéines, ARNm) qui, distribués d'une façon asymétrique dans le cytoplasme de l'oocyte, sont partagés en cellules différentes en spécifiant leur destin.

Pourtant, la présence de mécanismes autonomes s'est démontrée fort limitée. Impliqués fondamentalement dans le développement précoce, les mécanismes indépendants des interactions cellulaires ont deux grandes limitations⁵⁹: ils requièrent un positionnement invariable des cellules et ils sont incapables de produire un grand nombre de variations de patron. La plupart de patrons résultant du changement des états cellulaires impliquent des mécanismes inductifs.

Les mécanismes inductifs

Le premier programme de recherche voué à expliquer des phénomènes morphogénétiques complexes comme résultat d'interactions moléculaires a été l'embryologie chimique des années 1920 et 1930, avec Needham, Waddington et Brachet à la tête. La dite *Gestaltungsgesetze*, articulée autour des concepts de gradient, induction et champ morphogénétique, s'est proposée découvrir les lois de la forme afin de "construire le pont séculaire entre la morphologie et la chimique"⁶⁰.

La découverte de l'organisateur mena à un grand optimisme dirigé à isoler les substances inductrices contrôlant le développement. Il était décevant de découvrir que des stimulus guère spécifiques (l'implantation d'un autre tissu ou d'hormones diverses) pouvaient induire les mêmes phénomènes. Le mystère semblait résider dans la compétence des tissus pour réagir à l'inducteur morphogénétique. C'est dans ce contexte que se développa le concept de champ morphogénétique afin de capturer les relations spatiales et informationnelles caractérisant les régions embryonnaires avec l'autonomie morphogénétique.

Comme on le remarquait plus haut, l'embryologie chimique fut incapable d'offrir un mécanisme par lequel les différences quantitatives pouvaient se traduire en patrons. Cependant, nous ne croyons pas que cette incapacité découlait de l'absence des techniques moléculaires qui plus tard ont permis de refonder la notion de champ dans la génétique du développement⁶¹. À la lumière de certains déroulements contemporains de la notion de champ morphogénétique, nous croyons qu'il faut situer dans l'absence d'outils mathématiques capables de modéliser les interactions moléculaires dans un espace morphologique les raisons internes qui ont porté ce concept à une im-

⁵⁹ Salazar-Ciudad, Jernvall, et Newman, "Mechanisms of pattern formation in development and evolution."

⁶⁰ Needham, *Biochemistry and morphogenesis*, xv.

⁶¹ De Robertis, Morita, et Cho, "Gradient fields and homeobox genes."

passé. Dans ce contexte-ci, le grand attrait des sciences des systèmes dynamiques pour la compréhension de la forme réside précisément en ce que “elles portent sa recherche catégorielle sur des systèmes découpés à la même échelle des objets perçus, c’est-à-dire les objets de taille moyenne conformant le mesocosmos, ainsi que l’utilisation d’outils mathématiques appropriés pour cela”⁶².

Le développement de la théorie des systèmes dynamiques a permis de modéliser (moyennant des systèmes d’équations différentielles couplées) les types d’interactions moléculaires menant à des patrons stables. C’était Turing qui en 1952, dans son célèbre article sur “la théorie chimique de la morphogénèse”⁶³ a démontré qu’un système de réactions biochimiques couplées peut produire des patrons spatiaux et notamment des structures périodiques comme celles qu’on observe dans l’épiderme des insectes (Cf. Fig. 15). Depuis les années 1970, Meinhardt et Gierer⁶⁴ ont pris le relais de Turing, en identifiant un nouveau mécanisme de formation de patrons: l’autocatalyse de courte portée couplée avec inhibition latérale de longue portée.

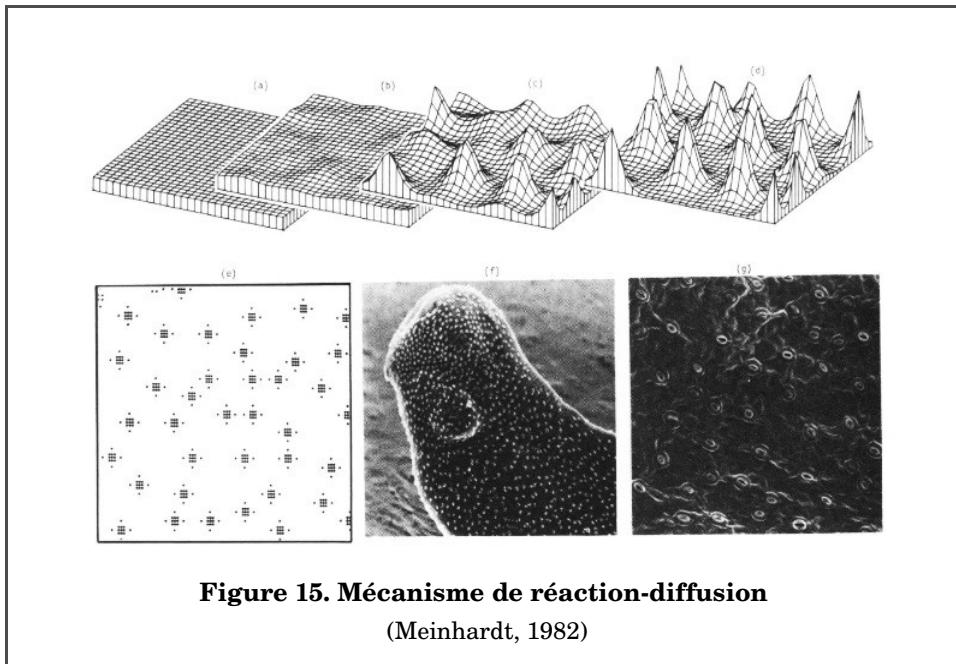


Figure 15. Mécanisme de réaction-diffusion
(Meinhardt, 1982)

⁶² Pérez Herranz, “El “giro morfológico”: la forma, condición del sentido.”

⁶³ A. M. Turing, “The chemical theory of morphogenesis,” *Phil. Trans. Roy. Soc* 237 (1952): 32.

⁶⁴ H. Meinhardt et A. Gierer, “Pattern formation by local self-activation and lateral inhibition,” *Bioessays* 22, n° 8 (2000): 753–760; A. Gierer et H. Meinhardt, “A theory of biological pattern formation,” *Biological Cybernetics* 12, n° 1 (1972): 30–39.

Avec l'application de la théorie des systèmes dynamiques à la formation de patrons, le concept d'*information positionnelle*⁶⁵, introduit par Wolpert à la fin des années 1970, a joué un rôle vital pour l'articulation d'une théorie chimique de la morphogénèse. Selon la métaphore de l'information positionnelle, les cellules interprètent leur 'valeur positionnelle' comme résultat de l'exposition à concentrations différentes d'un morphogène qui agit comme un système de coordonnées. L'information sur leur position spatiale spécifie la nature du destin des cellules, soit leur différenciation ou des changements dans leur croissance ou leur motilité.

La combinatoire des modèles chimiques de génération de patrons et la métaphore de l'information positionnelle a permis de définir un nouveau programme de recherche visant à identifier les mécanismes de signalisation (générés par certain type d'interactions biochimiques) permettant aux cellules de se différencier conformément à leur position⁶⁶.

La génétique du développement a méprisé les modèles mathématiques. Par allusion au modèle de Turing, Carroll affirme que "les mathématiciens n'ont jamais imaginé que les interrupteurs génétiques modulaires avaient la clef de la formation de patrons"⁶⁷ et Wolpert même⁶⁸, a réinterprété la théorie de l'information positionnelle sous l'angle de la codification de la forme: l'oocyte contient un programme pour le développement dont la nature logique peut se reproduire en traitant les cellules comme automates, des entités équipées avec un répertoire limité d'activités qui interagissent au moyen des signales simples. De ce point de vue, la complexité du développement réside en la spécification de l'état interne des cellules, qu'on peut décrire en termes d'un réseau d'interrupteurs génétiques avec différents états d'activation.

Pourtant, c'est précisément l'interaction des cellules ce qui permet de comprendre la formation de patrons. Dans certains cas, les interactions inductives peuvent être, en effet, simples, en consistant en une relation purement hiérarchique ou une cellule transmet un signal à une autre, ce qui déclenche une séquence causale unidirectionnelle finissant dans un certain patron d'expression génétique stable. Les modèles qu'on vient de décrire capturent toutefois une dynamique beaucoup plus complexe

⁶⁵ L. Wolpert, "Positional information revisited," *Development* 107 (1989): 3-12.

⁶⁶ Gierer et Meinhardt, "A theory of biological pattern formation"; Meinhardt et Gierer, "Pattern formation by local self-activation and lateral inhibition"; Meinhardt, *Models of biological pattern formation*.

⁶⁷ Carroll, *Endless forms most beautiful*, 123.

⁶⁸ L. Wolpert et J. H. Lewis, "Towards a theory of development," *Federation Proceedings* 34, n°. 1 (1975): 14-20.

selon laquelle les cellules agissent réciproquement les unes sur les autres. Une dynamique qu'une description des réactions biochimiques liées par l'activation et désactivation de certains gènes est incapable de capturer. Les modèles constitutifs de la théorie chimique de la morphogénèse agissent comme 'mécanismes hypothétiques' dont le comportement (c'est à dire les solutions numériques des équations différentielles) rend compte des observations biologiques et permet de prédire la formation de patrons⁶⁹. En fait, même si les mécanismes de réaction-diffusion et le système activateur-inhibiteur se sont postulés sans connaître les molécules impliquées dans la génération de patrons, la biologie moléculaire a identifié les gènes et les protéines dont l'interaction est régie par les mécanismes chimiques conjecturés par ces modèles théoriques. C'est le cas du mécanisme de signalisation activateur/inhibiteur⁷⁰ et du système Delta-Notch, impliqué dans de nombreux événements du développement⁷¹.

Or, si la génétique du développement a tendu à mépriser les modèles mathématiques modélisant les mécanismes chimiques de formation de patrons, les théoriciens enrôlés dans le projet de développer une théorie chimique de la morphogénèse ont tendu à leur tour à sous-estimer le rôle de la mécanique dans le développement. Ainsi, Meinhardt a défendu que la morphogénèse est réductible à la différenciation spatiale, en considérant que le changement de figure et de structure est un effet de la première⁷². Pourtant, Turing fut plus prudent que ses successeurs, en reconnaissant que sa théorie se limitait à ces cas où, l'aspect chimique étant le plus significatif, on pouvait ignorer le composant mécanique impliqué dans la formation de patrons⁷³.

De fait, l'explication moléculaire de la morphogénèse doit faire face à deux limitations insurpassables depuis une perspective exclusivement biochimique⁷⁴. D'abord, si l'on essaye de générer des formes sans l'usage de la mécanique, il faut inventer des algorithmes pour transformer un patron chimique dans un patron géométrique et introduire de nouvelles règles de jeu pour chaque nouvelle structure; par contre, la mécanique pourvoit des règles universelles et holistes qui permettent de générer des formes plus complexes. D'un autre côté, le patron d'expression génétique associé à un certain stade ontogénique peut être normal en dépit de perturbations dramatiques dans le stade antérieur, ce qui invite à chercher les facteurs réglant ces patrons à un

⁶⁹ Meinhardt, *Models of biological pattern formation*.

⁷⁰ S. A. Newman et R. Bhat, "Activator-inhibitor dynamics of vertebrate limb pattern formation," *Birth Defects Research. Part C, Embryo Today: Reviews* 81, n° 4 (2007): 305-19.

⁷¹ J. R. Collier et al., "Pattern formation by lateral inhibition with feedback: a mathematical model of delta-notch intercellular signalling," *Journal of Theoretical Biology* 183, n° 4 (1996): 429-446.

⁷² Meinhardt, *Models of biological pattern formation*, 2.

⁷³ Turing, "The chemical theory of morphogenesis," 38.

⁷⁴ L. V. Belousov et V. I. Grabovsky, "Morphomechanics: goals, basic experiments and models," *International Journal of Developmental Biology* 50, n° 2 (2006): 81.

échelon macro-morphologique au lieu de postuler une relation causale stricte entre les patrons. Ceci est l'objectif de l'approche morphomécanique.

3.2.2. La morphomécanique

Bien que l'approche mécanique des phénomènes biologiques ait eu un certain succès en physiologie et aujourd'hui vit une expansion extraordinaire dans la recherche des mécanismes moléculaires gouvernant les 'machines cellulaires', la matière embryologique a résisté pendant plus longtemps à se laisser appréhender par les méthodes de la physique. Cependant, la première moitié du XXe siècle est ponctuée par trois grands projets qui quoique radicalement ignorés à leur époque, ont devenu l'inspiration de la morphomécanique contemporaine. L'ancêtre le plus reconnu est, sans doute, l'œuvre de D'Arcy Thompson. Bien que *Sur la croissance et la forme* se borne à rendre compte de morphologies unicellulaires, la conception de la forme d'un objet comme "un 'diagramme de forces' ... à partir duquel nous pouvons juger ou déduire les forces qui agissent ou ont agi sur lui"⁷⁵ deviendra source d'inspiration de la morphomécanique du développement. En embryologie c'est Wilhelm His le premier à développer une théorie mécanique de la morphogénèse⁷⁶; selon His, le 'mouvement transmis' inauguré par la complexité chimique du zygote fait que la matière organique se plie en divers tubes et lames élastiques, des processus morphogénétiques qui à leur tour mènent à la croissance inégale des tissus et, avec elle, à la différenciation des parties. Finalement, Nicolas Rashevsky, fondateur de la biophysique mathématique, a publié un modèle basé sur la thermodynamique des agrégés cellulaires qui lui a permis d'offrir une classification des formes organiques basiques⁷⁷.

Bien que la morphomécanique soit toujours une approche minoritaire parmi les biologistes du développement, l'expansion de la biophysique a fini par pénétrer l'embryologie et éveille un intérêt croissant dans la philosophie de la biologie.

Salazar-Ciudad, Jernvall et Newman⁷⁸ ont défini les mécanismes morphomécaniques ('morphogénétiques' dans leur terminologie) comme ces 'règles de construction' capables de générer des nouveaux patrons sans nécessité de générer des nouveaux types cellulaires. Des modèles simples, basés sur les propriétés physiques des cellules et leur interactions peuvent expliquer plusieurs des changements morphologiques ayant lieu pendant le développement: la mitose dirigée, la croissance différentielle, l'apoptose, la migration cellulaire, l'adhésion différentielle et la modification de la matrice extra-cellulaire sont capables de produire des structures génériques (des

⁷⁵ Thompson, *On growth and form*, 16.

⁷⁶ Hopwood, "' Giving Body" to Embryos."

⁷⁷ N. Rashevsky, "The theoretical physics of the cell as a basis for a general physico-chemical theory of organic form," *Protoplasma* 20, n°. 1 (1933): 180–188.

⁷⁸ Salazar-Ciudad, Jernvall, et Newman, "Mechanisms of pattern formation in development and evolution."

segments, des tubes, des sphères ou des lames). Dans la perspective de la causalité, la question radicale consiste en ce que toutes ces formes génériques peuvent être réalisées par composants matériels différents (protéines ou cellules) (Cf. Fig. 14).

Cependant, la classification de Salazar-Ciudad et al. est construite essentiellement à partir de l'échelle des cellules. Comme Thom l'a demandé, il faut reprendre une conception continuiste de la morphogénèse⁷⁹ qui tiens compte de l'échelon tissulaire. Forgacs et Newman ont insisté sur l'importance des différentes propriétés mécaniques des tissus embryonnaires qui leur confèrent des capacités morphogénétiques spécifiques⁸⁰. La recherche du rôle des tensions mécaniques dans la morphogénèse et la différenciation cellulaire est objet d'intérêt renouvelé dans la biologie du développement⁸¹. Bellousov et Grabovsky suggèrent que les mouvements morphogénétiques et les déformations cellulaires sont indispensables pour créer des efforts internes structurés dans les tissus embryonnaires, qui à leur tour règlent les mouvements et la différenciation des cellules. En raison de leur forme et de l'orientation relative des forces auxquelles ils sont soumis, les tissus peuvent répondre de manières fort différentes. À leur tour, les tensions mécaniques peuvent affecter la machinerie moléculaire sous-jacente.

La recherche morphomécanique de l'ontogénèse a une conséquence majeure pour le statut ontologique de la forme. On a vu comment dans la perspective de la génétique du développement, comme d'ailleurs dans certaines interprétations de la morphogénèse chimique, les transformations morphologiques se succédant dans l'ontogénèse se considèrent le résultat d'une chaîne causale moléculaire, une séquence des changements dans l'expression génétique liés par des patrons de signalisation. Dans ce cadre théorique, les structures morphologiques sont des produits de l'activité génétique, non des membres actifs des chaînes causales. Pourtant, dans la perspective morphomécanique, la forme n'est seulement résultat mais cause des processus génératifs. Dans la théorie des tensions tissulaires⁸², par exemple, la morphologie cellulaire et la forme des tissus lient les chaînes causales ontogéniques affectant le fond moléculaire et, donc, les structures morphologiques émergentes. La forme organique est, en même temps, cause et effet du développement.

Au lieu de confronter ces deux manières d'expliquer l'ontogénie comme des approches épistémologiques mutuellement exclusives, on peut aussi les concevoir comme des 'modes' de développement, les deux existants dans des différents phylums et moments du développement, dépendants de la coordination temporelle des mécanismes qu'on a appelé morphochimiques et morphomécaniques⁸³: dans certains cas, les mécanismes inductifs agissent d'abord, en établissant des groupes de cellules

⁷⁹ Thom, "Comment la biologie moderne redécouvre la kinésis d'Aristote," 204.

⁸⁰ Forgacs et Newmann, *Biological Physics of the Developing Embryo*.

⁸¹ Belousov et Grabovsky, "Morphomechanics."

⁸² Ibid.

⁸³ Salazar-Ciudad, Jernvall, et Newman, "Mechanisms of pattern formation in development and evolution."

en états similaires qui ensuite utilisent des mécanismes morphogénétiques; dans d'autres, les mécanismes chimiques et morphogénétiques interagissent en modifiant réciproquement leurs dynamiques. Dans ces cas, ce n'est pas seulement l'interprétation des signaux dans l'intérieur des cellules qui est importante, mais aussi le 'phénotype intermédiaire' (les formes, les distances et les orientations relatives entre les territoires cellulaires et leur transformation dans l'espace) qui est causalement déterminant.

L'explication de la morphogénèse ne peut pas s'épuiser dans un point de vue purement génétique, chimique ou mécanique; au contraire: c'est précisément la détermination à toutes les échelles de la hiérarchie organique qui détermine que chaque force directrice est contrainte par les autres⁸⁴.

Si bien le programme morphogénétique est malheureusement minoritaire dans l'embryologie contemporaine et malgré la méfiance de la génétique du développement envers le mécanisme physico-chimique, on croit avoir démontré que l'approche morphogénétique, moyennant les divers mécanismes ontogéniques qu'on a essayé de systématiser et de leur combinatoire, est capable de rendre compte de la morphogénèse avec une profondeur impossible d'achever par la méthode génétique. Comme on l'a vu plus haut, une grande partie du scepticisme des biologistes envers les formalisations du développement essayées par l'approche morphogénétique est venue de la résistance envers l'abstraction mathématique des méthodes de la physique et la chimie théoriques. Nous croyons que la philosophie de la biologie articulée autour de l'effort de la Synthèse Moderne pour délimiter l'autonomie de la biologie a contribué en grande partie à cette situation. Pourtant, l'approche morphogénétique contemporaine combine les techniques mathématiques et expérimentales⁸⁵: d'un côté, la recherche biophysique du développement a repris les techniques classiques de l'embryologie expérimentale pour perturber la morphogénèse: la culture et la transplantation de tissus, ainsi que l'altération des conditions environnementales du développement, en produisant de morphologies alternatives avec un fond génétique constant, informent des capacités génératives d'un certain système ontogénique; d'un autre côté, l'application des méthodes mathématiques a permis non seulement de quantifier la micro-dynamique des réseaux génétiques, mais encore de formaliser la dynamique des interactions cellulaires et tissulaires afin de prédire si un patron stable se formera. On croit qu'une grande partie des échecs de l'embryologie mécaniste du début du XXe siècle peut s'attribuer à l'absence d'outils mathématiques appropriés pour modéliser les processus génératifs.

L'articulation des programmes théorique et expérimentale pratiquée par la biologie du développement contemporaine d'orientation biophysique démontre un poten-

⁸⁴ Forgacs et Newmann, *Biological Physics of the Developing Embryo*, 50.

⁸⁵ G. B. Müller, "Six Memos for Evo-Devo," dans *From embryology to evo-devo*, éd. J. Maienschein et M. D. Laubichler (Cambridge: MIT Press, 2006).

tiel explicatif fort supérieur à celui de la génétique du développement. La force explicative du programme morphogénétique réside en sa capacité de *reproduire* la génération des formes et, avec cela, de prédire la *variabilité* des mécanismes ontogéniques, c'est-à-dire le rang de morphologies qui peuvent générer si l'un de ses éléments se change⁸⁶.

⁸⁶ Salazar-Ciudad, Jernvall, et Newman, "Mechanisms of pattern formation in development and evolution"; I. Salazar-Ciudad et J. Jernvall, "How different types of pattern formation mechanisms affect the evolution of form and development," *Evolution & Development* 6, n° 1 (2004): 6-16.

4. CONCLUSIONS

- La conception atomiste de la causalité attribue la cause d'un trait morphologique aux particules ou facteurs dont l'altération provoque un effet phénotypique, en ignorant les processus génératifs. Cette conception de la causalité est sous-jacente autant aux défenseurs des facteurs génétiques qu'à ceux des facteurs cytoplasmiques et environnementaux. Bien que la conception de la causalité en termes d'activation génétique différentielle permît de construire un pont entre les facteurs génétiques et les traits morphologiques, la génétique du développement impose un double réductionnisme spatial et temporel: d'un côté, les processus ontogéniques s'identifient avec la micro-dynamique des réseaux génétiques régulateurs et le développement se conçoit comme un épiphénomène de l'organisation moléculaire du zygote.
- Le problème de la relation causale entre génotype et phénotype ne dépend pas autant du rôle relatif attribué aux gènes par rapport à d'autres 'facteurs' ontogéniques comme des différents concepts de causalité ontogénique.
- La perspective morphogénétique identifie la causalité avec les *mécanismes ontogéniques* (non les facteurs) gouvernant la génération de la forme. Les caractéristiques physiques des matériaux biologiques, les capacités auto-organisatrices des cellules, la géométrie des tissus... ne sont pas codifiées dans le génome, mais elles émergent de la dynamique du système ontogénique dans un complexe circulaire.
- Les mécanismes de formation de patron peuvent se grouper en deux grandes catégories en vertu du fait que les cellules changent ou non d'état: (1) les mécanismes chimiques peuvent être autonomes (s'ils n'impliquent pas des interactions cellulaires) ou inductifs (les mécanismes de signalisation, dépendants de divers modes d'interactions, permettent la cellule de se différencier en raison de sa position); (2) les mécanismes morphomécaniques sont capables de générer patrons sans générer des nouveaux types cellulaires à l'échelle autant cellulaire (adhésion, apoptose...) que tissulaire (tensions mécaniques).
- Dans la perspective morphogénétique, la forme n'est seulement résultat mais cause des processus génératifs: la morphologie cellulaire et la forme des tissus lient les chaînes causales ontogéniques affectant le fond moléculaire et, donc, les structures morphologiques émergentes.
- La force explicative du programme morphogénétique réside en sa capacité de prédire le rang de morphologies que les mécanismes ontogéniques peuvent générer.

La dynamique du morpho-espace

De la génétique des populations à l'évo-dévo

Comme le remarquait à juste titre Bateson, la postulation de la causalité évolutive est inextricablement liée à la recherche des patrons de variation¹. Dans la première partie, nous analysâmes les différentes conceptions de la diversité organique de la taxinomie et la biologie des populations, focalisées sur le problème des espèces, et la morphologie, centrée sur l'unité de plan. Dans cette deuxième partie nous avons exploré comment les conceptions logique et morphologique de la forme donnent lieu à des explications fort diverses de la dimension fonctionnelle de la forme et de la morphogénèse. Tout au long de ce dernier chapitre, nous verrons comment toutes ces lignes théoriques convergent dans les deux grandes approches causales de l'évolution de la forme: la génétique des populations et la biologie évolutive du développement.

1. L'ÉVOLUTION DES CLASSES: LA DYNAMIQUE POPULATIONNELLE ET LA DISPARITION DE LA MORPHOGÉNÈSE

Evolution is a process of change or movement

DOBZHANSKY, 1937

La théorie darwinienne est souvent présentée comme une révolution analogue en biologie au renversement copernicien et sa formalisation newtonienne dans les sciences physiques: depuis la Grèce Classique, les espèces étaient conçues immobiles comme

¹ Bateson, *Materials for the study of variation*, 274-275.

l'était la Terre pour la physique aristotélicienne, et Darwin aurait joué le double rôle de Galilée et Newton en imprimant du mouvement aux taxons et en découvrant dans la sélection naturelle la cause motrice de leur transformation.

L'analogie avec la révolution newtonienne n'est pas simplement rhétorique; comme Newton faisait avec le mouvement, la conception darwinienne du changement organique finira par exorciser la forme et la téléologie du domaine évolutif. Avec la lecture populationnelle de l'évolution, la conception de la transformation des êtres vivants subit un revirement inverse à celui qui a fondé la théorie aristotélicienne du changement: si celle-là conçoit la dynamique en termes biologiques, en fondant toute transformation ou mouvement dans un sujet invariant dans le changement, la théorie darwinienne permet de concevoir l'évolution pareillement de la même manière que la mécanique classique avait expliqué le mouvement.

L'inspiration du mécanicisme newtonien comme modèle pour construire une nouvelle science du vivant fut commune aux transformismes lamarckien et darwinien². Pourtant, tandis que pour Lamarck la conquête d'une théorie biologique requérait une philosophie de la nature radicalement mécaniste, l'*Origine* s'inspire de la philosophie de la science recommandée par le néo-kantisme anglo-saxon, préoccupée de la manière dans laquelle il faut étudier la nature en marge de ses essences³. En particulier, la recommandation kantienne de transformer la description de la nature dans une histoire de la nature qui fasse abstraction de l'explication de l'organisation vitale sera fondamentale pour aborder le problème de l'évolution dans la perspective de la mécanique populationnelle.

La relecture de Malthus fut vitale pour la conception du changement biologique en termes de mécanique populationnelle⁴. Dans la rétrospective darwinienne, la croissance géométrique⁵ apparaît comme une loi fondamentale de la dynamique populationnelle, en jouant un rôle similaire à celui de la première loi de Newton en physique, soit une 'loi écologique de l'hérédité' décrivant le comportement du système en absence de perturbations⁶: l'état prédéfini d'une population n'est pas le repos (une population constante), mais le mouvement (la croissance ou le déclin exponentiel), et si cela n'arrive pas, on peut inférer qu'une force environnementale modifie les taux de natalité et/ou mortalité. La loi populationnelle par excellence qui rend compte de la relation entre l'équilibre des populations et leur transformation par sélection naturelle a été formulée dans le cadre de la génétique populationnelle: selon

² Sur le "darwinisme newtonien" cf. D. J. Depew et B. H. Weber, *Darwinism evolving* (MIT Press, 1995).

³ Cf. M. Ruse, "Darwin's debt to philosophy: an examination of the influence of the philosophical ideas of John FW Herschel and William Whewell on the development of Charles Darwin's theory of evolution.," *Studies in History and Philosophy of Science* 6, n° 2 (1975): 159-81.

⁴ R. M. Young, "Malthus and the evolutionists: the common context of biological and social theory," *Past & Present* 43, n° 1 (1969): 109-145.

⁵ T. Malthus, *An essay on the principle of population* (Harmondsworth: Penguin Classics, 1798).

⁶ L. R. Ginzburg et M. Colyvan, *Ecological Orbits: How Planets Move and Populations Grow* (Oxford University Press, USA, 2004).

le principe de Hardy-Weinberg, la composition génétique d'une population demeure en équilibre pourvu qu'aucune mutation aie lieu ni la sélection naturelle ni aucun autre facteur externe agissent⁷.

La perspective populationnelle permet d'expliquer mécaniquement l'évolution des espèces moyennant l'*externalisation* de la force évolutive: ainsi que la physique moderne définit la physicalité d'un fait non par la réalité même des corps mais par leur sujétion aux lois universelles⁸, ce qui distingue les êtres vivants des inertes est leur assujettissement à une loi exclusive: comme la force gravitationnelle sur la totalité des corps, la pression sélective agit constamment sur les organismes, indépendamment de leurs essences. De même que le mouvement, l'évolution ne s'attribue plus à une forme ou force immanente pour devenir résultat d'une force externe.

Dans ce contexte, l'une des clefs du pouvoir explicatif de la théorie de la sélection naturelle (et aussi, comme on le verra plus tard, de son insuffisance) réside dans l'*élimination du problème de la génération de la forme*. La sélection naturelle se pose comme une théorie indépendante du problème de la morphogénèse et de l'hérédité: bien que Darwin croie que les variations obéissent aux causes mécaniques⁹ (incluant la loi des caractères acquis, les conditions de vie et la variation corrélative due au développement) et que la variabilité doit être liée à l'hérédité, la sélection naturelle a besoin seulement de disposer d'une variabilité abondante, indépendamment de son origine¹⁰.

Or, l'externalisation du changement requérait une ré-conceptualisation radicale de la variation: si l'on voulait préserver le caractère externe de la force transformatrice, la variation modelée par la sélection devait être *isotropique* et *graduelle*, car si les changements évolutifs pouvaient être produit de variations discontinues ou téléologiques, la créativité résiderait en la variation même¹¹.

De même que la mécanique newtonienne s'est basée sur une analyse du continu qui a permis de suivre les relations causales entre les phénomènes, les dynamiques géologiques et biologiques devaient se guider par des lois agissant dans un temps homogène¹²; si l'on admettait le gradualisme géologique de Lyell et la corrélation entre les variations individuelles et les changements environnementaux, il fallait que le changement spécifique (résultat de l'effet accumulé de variations minuscules) était aussi très lent. Indépendamment du mécanisme générateur des variations, la modification des espèces devait se baser sur une variation continue. C'est dans ce contexte qu'il faut comprendre la polémique entre gradualistes et saltationnistes qui avait maintenu en tension la biologie évolutionniste depuis la publication de l'*Origine* et

⁷ E. Sober, "Equilibrium explanation," *Philosophical Studies* 43, n° 2 (1983): 201-210.

⁸ G. R. de Echandía, "Introducción," dans *Física* (Madrid: Gredos, 1998), 22-23.

⁹ Darwin, *Origen*, 31, 263, 563.

¹⁰ Mayr, *Una larga controversia*, 95.

¹¹ Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución*, 171.

¹² J. L. González Recio, *Teorías de la vida* (Madrid: Síntesis, 2004).

qui se déchaîne à nouveau avec la redécouverte de Mendel¹³. Lorsque les généticiens ont localisé dans les mutations le mécanisme responsable de la variabilité, le pouvoir formateur de la sélection naturelle s'est disputé: selon le nouveau saltationnisme, quoique la sélection pouvait agir sur des variations petites, seulement les macromutations, hérités selon la logique mendélienne, seraient un mécanisme de spéciation suffisant.

Tout au long des années 1920 et 1930, la génétique de populations réussit à résoudre le conflit entre le gradualisme darwinien et la théorie particulier de l'hérédité, en intégrant les méthodes statistiques des biométriciens et les résultats expérimentaux mendéliens dans l'étude de la dynamique des fréquences géniques chez les populations. Comme le démontrera Fisher, l'accumulation et la ré-combinatoire de changements minuscules hérités et filtrés par la sélection naturelle suffit pour produire une variation phénotypique continue¹⁴. Ce dans ce nouveau cadre théorique que Dobzhansky put redéfinir l'évolution comme le résultat des changements dans les fréquences géniques chez les populations et la sélection naturelle comme la reproduction différentielle non aléatoire des génotypes¹⁵.

Dans notre perspective, la question centrale pour expliquer le sacrifice définitif de la forme dans le cadre de la génétique de populations ne réside pas autant en le triomphe du gradualisme qu'en l'imposition de la vision 'atomiste' de l'évolution. Comme Gayon l'a reconnu¹⁶, la reformulation 'particulière' de la sélection articulée par la théorie génétique fortifiait les tendances atomistes déjà perceptibles dans la philosophie de l'évolution de Darwin, malgré son gradualisme. L'exclusion de la morphologie viens précisément de la substitution du problème de la transformation des structures morphologiques pour celui du changement des variations. Et sur ce point se rejoignent les mutationnistes et les gradualistes, avant et après la redécouverte de Mendel, car dans les deux cas, le concept d'hérédité s'était détaché du problème du développement¹⁷. De fait, la théorie particulière de l'hérédité cadrerait parfaitement dans les théories du développement ayant conçu la causalité en termes de particules déterminantes.

Les transformations subies par le concept de l'hérédité après l'*Origine*¹⁸ ont légitimée la séparation définitive entre ontogénie et phylogénie. Avec la génétique mendélienne, la théorie chromosomique et la génétique moléculaire, l'interprétation de la transmission des caractères en termes de particules héréditaires s'est imposée. C'était

¹³ Cf. J. Gayon, *Darwinism's struggle for survival: heredity and the hypothesis of natural selection* (Cambridge University Press, 1998), liv. 2.

¹⁴ Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930)

¹⁵ Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*.

¹⁶ Gayon, *Darwinism's struggle for survival*, 308.

¹⁷ P. J. Bowler, "Variation from Darwin to the modern synthesis," dans *Variation*, éd. B. K. Hall et B. Hallgrímsson, 2005, 9-27.

¹⁸ J. Gayon, "From measurement to organization: A philosophical scheme for the history of the concept of heredity," *The concept of the gene in development and evolution: Historical and epistemological perspectives* (2000): 69-90.

l'élimination de la conception ontogénique de l'hérédité qui permet d'articuler le lien entre le darwinisme et la génétique mendélienne¹⁹. La génétique de populations conçoit l'hérédité comme une relation intergénérationnelle entre traits phénotypiques interposée par une entité hypothétique dite 'gène', un concept opérationnel requis pour le succès des prédictions: malgré l'ignorance de sa nature physico-chimique et physiologique, le gène fut interprété comme le responsable d'un trait phénotypique le long de générations d'individus dans des expériences d'élevage.

La conceptualisation du gène comme une unité 'informationnelle' et l'assimilation de la reproduction à la réplication (une relation de copie où le mécanisme qui la génère est ignoré) soustrait la matérialité biologique de la connexion intergénérationnelle. Comme l'a conclu Griesemer, le réductionnisme génétique dérive de cette stratégie d'abstraction: en généralisant la théorie évolutive par abstraction de la matière, ce qui compte dans la perspective évolutive n'est pas la composition matérielle d'une entité, mais si cette dernière peut fonctionner dans le processus évolutif²⁰.

La conception des gènes comme des 'marqueurs de différences' permet de formaliser la rupture entre la biologie évolutionniste et l'embryologie, dont la confusion—comme le soutint Morgan—est due à celle de leur problèmes d'étude: la génétique de transmission s'occupait de la transmission des gènes déterminant les traits héréditaires; la génétique du développement de son expression: "la distribution des caractères chez des générations successives peut s'expliquer [...] sans parler de la manière selon laquelle le gène affecte le processus de développement"²¹. De cette façon, la Synthèse Moderne élimina l'embryologie de la théorie évolutionniste pour cause d'inutilité²². Selon Mayr, celui qui utilisait les découvertes autour de l'ontogénie d'un individu pour l'extrapoler au 'type' évolutif démontrait une incompréhension radicale de l'évolution: la sélection naturelle est la responsable de l'assemblage des programmes génétiques; leur décodage pendant le développement est insignifiant pour le processus évolutif²³.

En établissant un lien linéaire entre gènes et effets phénotypiques, la biologie moléculaire permet de concevoir l'organisme comme un système simple et décomposable où toute responsabilité causale dans le design des parties retombe sur un agent externe: la sélection naturelle²⁴. Les organismes apparaissent, ainsi, comme des col-

¹⁹ P. J. Bowler, *The Non-Darwinian Revolution* (Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1988); Bowler, "Variation from Darwin to the modern synthesis."

²⁰ J. R. Griesemer, "The informational gene and the substantial body: On the generalization of evolutionary theory by abstraction," dans *Varieties of Idealization* (Amsterdam: Rodopi, 2005).

²¹ T. H. Morgan, *The theory of the gene*, sans date, 26.

²² V. Hamburger, "Embryology and the modern synthesis in evolutionary theory," dans *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*, éd. E. Mayr et W. B. Provine, 1980, 97-112; G. Gottlieb, *Individual development and evolution* (Lawrence Erlbaum Associates, 2001); Amundson, *The Changing Role of the Embryo*.

²³ Mayr, "Darwin and the evolutionary theory in biology," 8.

²⁴ T. García Azkonobieta, "Evolución, desarrollo y (auto) organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo" (San Sebastián, 2005).

lections de traits excellemment dessinés qui varient aléatoirement pendant le temps évolutif²⁵. Lorsque le hasard moléculaire devient source de la diversité organique, les espèces se considèrent comme “pourvues de variation héritable abondante, préparées d’avance pour subir des changements dans toutes les directions”²⁶. Étant donné qu’on croit la variabilité du système génétique illimitée, l’évolution peut s’interpréter comme une exploration de l’espace de séquences génétiques où la sélection assume le rôle de filtre fonctionnel externe. Autrement dit: toute forme est, en principe, possible, limitée seulement par des contraintes fonctionnelles, à savoir: “le milieu doit toujours offrir quelques opportunités et les organismes doivent avoir la possibilité d’en profiter”²⁷.

Comme l’a remarqué très justement Francesca Merlin²⁸, dans la Synthèse Moderne, le caractère aléatoire de la variation l’est toujours par rapport à sa valeur adaptative et se définit en termes évolutionnaires. Pourtant, c’est précisément là que réside le problème du point de vue de la morphologie: en devenant la logique adaptative le seul *explanandum* de la biologie évolutionnaire, la logique du morpho-espace s’ignore et, avec elle, comme on le verra dans la section suivante, les causes qui la génèrent.

La disparition de la forme au sein du cadre théorique darwinien peut se comprendre seulement en tenant compte des différentes conceptions de la phénoménologie organique et des causes qui la gouvernent. Avec l’explication de l’évolution en termes de dynamique populationnelle, l’externalisation du changement préparée par l’atomisation systématique des organismes en classes des caractères et la réduction de la fonction biologique à l’adaptation écologique sont consommées. Comme on le verra tout de suite, la réaction des disciplines morphologiques à cette caractérisation du processus évolutif est venue du front autant descriptif qu’explicatif. À partir de la fin des années soixante-dix, la ‘révolte morphologique’ et la ‘révolte mécaniste’ ont commencé à confluer dans l’émergence d’une nouvelle discipline qui plus tard recevra le nom de biologie évolutive du développement (évo-dévo).

²⁵ Gould et Lewontin, “The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm”; Webster et Goodwin, *Form and transformation*.

²⁶ R. A. Fisher, “Natural selection from the genetical standpoint,” *Australian Journal of Science* 22 (1959): 16–17.

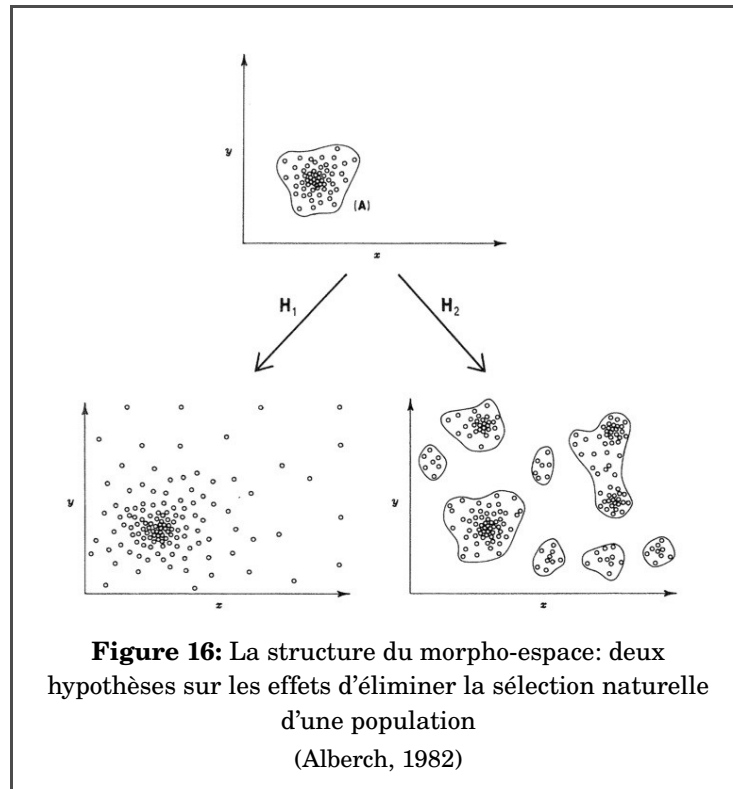
²⁷ Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, 77?

²⁸ F. Merlin, “Evolutionary Chance Mutation: A Defense of the Modern Synthesis' Consensus View,” *Info: Ann Arbor, MI: MPublishing, University of Michigan Library* 2 (2010).

2. LA LOGIQUE DU MORPHO-ESPACE ET L'INSUFFISANCE DU NÉODARWINISME

Why do animals take the forms they do, and not others? Why [...] are all land vertebrates tetrapods except for cases of secondary loss, for example snakes, while none have six, eight, or many legs? Why is the situation precisely reversed for land arthropods? In general, why are certain areas of multicellular morpho-space densely populated with many representative species, while other areas, apparently characterizing viable designs, are unoccupied by any extant or extinct animals?

ARTHUR & FARROW, 1999



L'une des clefs pour interpréter l'incompréhension synthétique de la morphologie réside en ce que l'explication de la forme ne se reconnaît pas comme objectif épistémologique. Dans la Synthèse Moderne, les patrons évolutifs s'identifient avec l'arbre phylogénétique et les processus évolutifs avec la variation génétique et la sélection naturelle. D'après ce schéma, les disciplines morphologiques (la paléontologie,

l'anatomie et l'embryologie comparées) doivent être subordonnées au registre systématique de l'histoire phylogénétique, tandis que la recherche des mécanismes évolutifs correspond à l'écologie et la génétique de populations, étrangères aux intérêts théoriques de la morphologie. Associés au fantôme du typologisme, la logique néodarwinienne a essayé de digérer les problèmes morphologiques en les changeant en phénomènes systématiques et adaptatifs. Cependant, les disciplines morphologiques ont nié que les patrons structurels fussent ceux attendus par le modèle darwinien et que, par conséquent, pourraient s'expliquer dans le langage de la génétique de populations et l'adaptationnisme.

Jusqu'aux années trente, le programme de la génétique s'est basé sur des expériences mendéliennes de croisement, car pour découvrir la base génétique d'un trait, ses porteurs devaient varier dans la possession du caractère et de pouvoir se croiser²⁹. Ces deux limitations méthodologiques empêchaient la génétique de populations d'affronter les problèmes de la morphologie: les homologies, les nouveautés et l'origine et la conservation des plans corporels.

Les identités morphologiques

La génétique de populations ne peut pas expliquer les identités entre longs segments de l'arbre taxinomique: de même que la sélection ne peut pas agir sur les traits qui ne varient pas, la génétique de populations ne peut étudier non plus ces traits qui sont fixes. Bien qu'incapable de modéliser l'homologie dans le langage de la génétique de populations, la Synthèse Moderne l'explique en termes d'hérédité génétique et sélection stabilisatrice, tandis que les homoplasies s'attribuent à la convergence adaptative. Cependant, la logique de l'hérédité et de la convergence adaptative s'est démontrée incapable d'expliquer deux grands phénomènes morphologiques:

– D'abord, la comparaison des résultats de la génétique et de la morphologie a révélé une profonde asymétrie entre génotype et phénotype³⁰, c'est-à-dire l'absence d'une corrélation stricte entre des événements moléculaires et des phénomènes morphologiques: des génotypes identiques peuvent donner lieu aux phénotypes différents, et à l'inverse.

– Deuxièmement, la recherche des patrons de variation intra-spécifique a montré des phénomènes inexplicables dans la logique darwinienne: d'une part, les convergences morphologiques identifiées dans populations de la même espèce qui, d'un côté, ne sont pas liées phylogénétiquement et, d'un autre, sont associées aux nécessités adaptatives fort diverses ne pouvaient pas s'expliquer par l'hérédité et la convergence adaptative³¹; d'autre part, la logique des monstres s'est révélée spécialement

²⁹ Amundson, *The Changing Role of the Embryo*.

³⁰ S. P. Rachootin et K. S. Thomson, "Epigenetics, paleontology, and evolution," *Evolution today* 2 (1981): 181–193; P. Alberch et E. A. Gale, "A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibians," *Evolution* 39, n° 1 (1985): 8–23; M. W. Ho et P. T. Saunders, *Beyond neo-Darwinism: An introduction to the new evolutionary paradigm* (Academic Press, 1984).

³¹ P. Alberch, "Convergence and parallelism in foot morphology in the neotropical salamander genus

attractive: l'embryologie expérimentale a démontré que le traitement avec tératogènes provoque un ensemble discret de phénotypes qui pourtant sont létales ou moins adaptées; si elles répondaient à la logique adaptative, la sélection naturelle devrait prévenir son apparition. En définitive: la recherche de la variation à l'échelon phénotypique offre un panorama très différent de celui imaginé par la conception moléculaire et adaptative de la variation: la variation morphologique n'est ni aléatoire ni continue.

L'origine de la forme

Depuis la publication de *l'Origine*, la discontinuité de la variation morphologique s'est révélée l'une des évidences les plus puissantes contre le gradualisme adaptationniste.

D'abord, l'adaptationnisme est insuffisant pour comprendre l'origine de beaucoup de traits organiques auxquels on ne peut pas attribuer aucune fitness: des contingences historiques très diverses ont pu leur conférer des fonctions variées en devenant *exaptations*³², mais les causes de leur origine résident en autre lieu. L'argument du changement de fonction laisse sans résoudre le problème de l'origine même des traits.

Même en nous bornant aux nouveautés dérivées d'un trait ancestral, la stérilité des croisements empêche la génétique des populations d'expliquer ces caractères qui varient seulement entre espèces ou entre taxons supérieurs³³. Mais la faiblesse principale de la génétique de populations pour expliquer l'origine de la forme est révélée par les *nouveautés qualitatives*³⁴: étant donné que le caractère qui donnera lieu à une nouveauté doit être sujet à la variation quantitative et la modification adaptative, il doit exister d'abord: la sélection ne peut pas agir sur les traits qui n'existent pas et elle est donc incapable de causer directement la nouveauté³⁵. Malgré l'association néo-darwinienne entre le saltationnisme et la pensée typologique³⁶, les résultats de la paléontologie ont mis en évidence des doutes sérieux sur la capacité des mécanismes micro-évolutifs (à savoir, la valeur adaptative différentielle des génotypes) pour expliquer l'origine des nouveautés morphologiques comme le poil des mammifères, les plumes des oiseaux, la segmentation d'arthropodes et de vertébrés, la transformation des arcs branchiaux ou des dents, ou les yeux composés.

Bolitoglossa. I. Function," *Evolution* (1981): 84–100; P. Alberch, "Morphological variation in the neotropical salamander genus Bolitoglossa," *Evolution* 37, n° 5 (1983): 906–919.

³² S. J. Gould et E. S. Vrba, "Exaptation—a missing term in the science of form," *Paleobiology* 8, n° 1 (1982): 4–15.

³³ Amundson, *The Changing Role of the Embryo*, 182.

³⁴ Müller, "Epigenetic Innovation."

³⁵ Mivart, *On the Genesis of Species* (London: R. Clay Sons and Taylor Printers, 1871).

³⁶ E. Mayr, "The emergence of evolutionary novelties," *Evolution after Darwin, The University of Chicago Centennial* 1 (1960): 357.

L'*explosion morphologique* du Cambrien est l'une des évidences paléontologiques les plus provocantes pour le gradualisme adaptationniste³⁷: d'un côté, malgré que la biologie moléculaire est allée jusqu'à controverser le caractère ponctué du Cambrien, les dernières techniques de datation ont confirmé la vision paléontologique; d'un autre, les explications environnementales de l'apparition des *Baüplane* laissent sans résoudre le problème de l'origine de la variation: les changements environnementaux ont offert probablement la plate-forme qui augmenta la probabilité de succès des innovations, mais ils ne peuvent pas expliquer leur origine.

En définitive: le darwinisme est incapable d'aborder le problème de l'origine de la forme: la sélection naturelle ne peut pas créer de nouvelles variantes; seulement retenir ou fixer, étendre ou éliminer celles-là qui sont déjà présentes dans la population³⁸. Depuis le début du XXe siècle, des morphologistes et des embryologistes ont insisté sur la nécessité de distinguer entre l'origine et la fixation de la *variation morphologique*, une question qui aujourd'hui est devenue récurrente parmi les biologistes évolutionnaires du développement.

Pour conclure: la génétique de populations met en dehors du domaine de l'explicable précisément ces problèmes dont la morphologie s'occupe. Depuis les années 1970, un nombre croissant de morphologistes a disputé l'extrapolation des propriétés de la variation génétique à l'échelon phénotypique³⁹ et dénoncé l'insuffisance de l'adaptationnisme pour rendre compte des résultats de la recherche morphologique, revendiquant la nécessité de postuler une causalité différente. Des anatomistes (Riedl), des paléontologues (Seilacher, Gould, Eldredge, Vrba) et des embryologistes (Waddington, Bonner) sont arrivés à la même conclusion: les propriétés du morpho-espace révèlent que les carences explicatives du néodarwinisme découlent du traitement du développement comme une 'caisse noire' et de l'absence de règles génératives connectant génotype et phénotype⁴⁰. La variation morphologique, les convergences morphologiques, les tératologies... la logique du morpho-espace, en définitive, doit procéder de l'ordre interne des programmes ontogéniques.

³⁷ D.H. Erwin, "The origin of animal body plans," dans *Evolving Form and Function. Fossils and Development: Proceedings of a symposium honoring Adolf Seilacher for his contributions to paleontology, in celebration of his 80th Birthday*, éd. E. G. Briggs (Peabody Museum of Natural History, 2005), 67-80.

³⁸ W. Arthur, "The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms," *Evolution & Development* 2, n° 1 (2000): 49-57.

³⁹ Alberch, "Morphological variation in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*."

⁴⁰ Gilbert, Opitz, et Raff, "Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology."

3. L'ÉVOLUTION DU MORPHO-ESPACE: LA BIOLOGIE ÉVOLUTIVE DU DÉVELOPPEMENT

It is by paying further attention to the nature of the evolving animal, rather than to that of the environment, that we seem likely to make the most rapid progress in our understanding of evolution

WADDINGTON, 1953

Dans la tradition morphologique pré-darwinienne, les hypothèses sur la reproduction et l'évolution de la forme ont été profondément associées aux théories ontogéniques. Selon les spéculations évolutionnistes essayées dans le cadre de la morphologie du développement, la force morphogénétique, transmise par hérédité, expliquait les similitudes entre les formes, alors que les modifications adaptatives furent attribuées à la déviation de la même force, provoquée par le changement dans les conditions environnementales⁴¹. Après la publication de l'*Origine*, la majorité des morphologistes nia que la transformation des espèces pût s'expliquer sans recourir à aucune loi immanente, et jusqu'au début du XXe siècle plusieurs théories causales de caractère internaliste (le mutationnisme, le néolamarckisme, l'ortogénèse) coexistèrent pour expliquer l'évolution.

Comme on l'a vu plus haut, l'abandon de la loi biogénique, l'excision entre embryologie et génétique, et l'imposition de la génétique de populations provoqua la disparition du développement du cadre explicatif de la Synthèse Moderne. Néanmoins, certains embryologistes et anatomistes maintinrent le lien entre ontogénie et phylogénie pendant tout le XXe siècle. La rébellion de l'embryologie expérimentale contre l'explication historique de l'ontogénèse ne prétendait pas de substituer la morphologie évolutionniste, mais plutôt d'abandonner l'évolution pour revenir à elle avec la nouvelle connaissance sur les mécanismes régissant la morphogénèse⁴². De fait, autant les morphologistes évolutionnistes que les embryologistes expérimentales admirent que leurs explications n'épuisaient pas le contenu de la causalité⁴³. Dans la pratique, la rupture entre la morphologie évolutionniste et causale fut relative (la régénération et l'homéose s'interpréteront en termes d'atavisme et d'homologie⁴⁴) et certain embryologistes comme Herman Braus essayèrent des voies de conciliation entre les visions historique et causale du développement. Aussi dans l'ère de la Synthèse Moderne, des biologistes autant orthodoxes (Wright et Stebbins) qu'hétérodoxes (Goldschmidt, Waddington, Schmalhausen, Bonner) tentèrent d'intégrer l'embryologie, la génétique et la biologie évolutive.

⁴¹ Lenoir, *The strategy of life: teleology and mechanics in the nineteenth-century German biology*, chap. 2.

⁴² Gilbert, *Developmental biology*, chap. 22.

⁴³ Cfr. Gould, *Ontogeny and phylogeny*, chap. 6

⁴⁴ Schmitt, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties*, 415-437?

3.1. La mécanique générative du morpho-espace: de la variation à la variabilité

evolution is not only a statistical genetical problem but also one of the developmental potentialities of the organism

GOLDSCHMIDT, HANNAH & PITERNICK, 1951

Comme on l'a vu dans le chapitre 2, après la longue séparation entre évolution et développement, la réconciliation entre ontogénie et phylogénie au cadre de l'hétérochronie dans les années 1970 s'est posée en termes très similaires à ceux de la morphologie évolutionniste: la stratégie explorée chez les modèles d'hétérochronie a consisté (et consiste toujours) à comparer les stades ontogéniques afin d'inférer les altérations temporelles dans la séquence du développement menant à des transformations évolutives. De fait, comme le regrette Arthur⁴⁵, de nombreux auteurs voient toujours dans l'évo-devo une discipline essentiellement descriptive vouée à l'établissement de patrons phylogénétiques.

Dans ce contexte-là, certains biologistes évolutionnaires ont retrouvé la différence entre la description historique et la causalité mécanique établie par l'embryologie expérimentale. Ainsi, Pere Alberch⁴⁶, l'un des artisans du premier modèle formel de l'hétérochronie, a reconnu les limitations de l'approche 'cinématique' de l'évolution du développement, où les ontogénies sont conçues comme des séquences de stades morphologiques qu'on compare afin de caractériser leur conservation et leur modification par hétérochronie. Selon Alberch, il faut compléter cette première approximation à la relation entre ontogénie et phylogénie avec une nouvelle 'dynamique' de la forme basée sur la recherche des mécanismes morphogénétiques et la comparaison des processus ontogéniques, en examinant les changements dans les conditions initiales du développement ou dans les règles morphogénétiques.

Dans ce contexte-ci, la notion de *contrainte du développement*, définie comme "une tendance dans la production de variantes phénotypiques ou une limitation dans la variation phénotypique causée par la structure, le caractère, la composition ou la dynamique du système ontogénique"⁴⁷, est devenue depuis les années 1980 un concept maître chez l'évo-devo. En agissant comme le plan d'intersection entre la mécanique du développement et la mécanique évolutive⁴⁸, le concept de contrainte

⁴⁵ Arthur, "The concept of developmental reprogramming."

⁴⁶ Oster et al., "Evolution and morphogenetic rules"; Alberch, "Problems with the interpretation of developmental sequences."

⁴⁷ J. Maynard-Smith et al., "Developmental constraints and evolution: a perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution," *The Quarterly Review of Biology* 60, n°. 3 (1985): 265.

⁴⁸ von Dassow et Munro, "Modularity in animal development and evolution."

met en évidence les limites autant de la conception moléculaire de la variation que du programme adaptationniste:

– D’un côté, les contraintes soulignent l’importance du possible du point de vue du développement par rapport à la *variation moléculaire*. Comme le remarquait Waddington, étant donné que la variation génétique a des effets dans l’évolution morphologique si elle comporte des changements dans les processus épigénétiques générant les formes, les changements d’un phénotype sont limités aux altérations possibles du système ontogénique⁴⁹. Ne pouvant se réduire à un problème de changements des fréquences génétiques, il faut étudier l’évolution sous l’angle du développement⁵⁰. Des diverses conceptions de la relation entre variation et variabilité découle la distance irréconcilable entre les prédictions sur la structure de la variation intrapopulationnelle en absence de sélection⁵¹: du point de vue de la génétique moléculaire, la variation s’étendrait par la population, en occupant une région très étendue du morphe-espace, tandis que selon la morphologie, les organismes seraient groupés dans certaines régions (Cf. Fig. 16).

– D’un autre côté, les contraintes mettent en évidence l’impuissance de l’*adaptationnisme* pour rendre compte de la structure du morphe-espace. Les programmes de recherche du néodarwinisme et de l’évo-dévo se dirigent vers des *explananda* distincts et, donc, ils offrent des *explanantia* différents: l’objectif du néodarwinisme est d’expliquer la fitness, pour lequel le développement semble insignifiant; par contre, l’évo-dévo s’occupe de l’évolution morphologique⁵², ce qui exige de rechercher la causalité responsable de la génération de la variation phénotypique, non de sa destination ou fixation⁵³. Comme l’a signalé Wagner⁵⁴, il y a des phénomènes populationnels comme la raison de sexe par rapport auxquels la génétique de populations a une ‘force explicative’ supérieure, en ce sens qu’il faudra seulement recourir aux mécanismes de transmission génétique classique pour les expliquer; pourtant, pour comprendre des phénomènes comme l’origine des ocelles des papillons et, en générale, pour expliquer l’évolution morphologique, il faut identifier les mécanismes ontogéniques responsables de leur génération.

⁴⁹ C. H. Waddington, “Genetic assimilation of an acquired character,” *Evolution* 7, n° 2 (1953): 191.

⁵⁰ P. Alberch, “Ontogenesis and Morphological Diversification,” *Integrative and Comparative Biology* 20, n° 4 (1980): 653-667.

⁵¹ Ibid.

⁵² B. K. Hall, “Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms,” *International Journal of Developmental Biology* 47, n° 7 (2003): 491-496; Müller, “Evolutionary developmental biology.”

⁵³ A. C. Love, “Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology,” *Biology and Philosophy* 18 (2003): 309-345; G. P. Wagner, C. Chiu, et M. Laubichler, “Developmental Evolution as a Mechanistic Science: The Inference from Developmental Mechanisms to Evolutionary Processes” 40 (2000): 819-831; G. B. Müller et S. A. Newman, “The Innovation Triad: An EvoDevo Agenda,” *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 304 (2005): 487-503; G. P. Wagner et L. Altenberg, “Perspective: Complex Adaptations and the Evolution of Evolvability,” *Evolution* 50, n° 3 (1996): 967-976.

⁵⁴ Wagner, “What is the promise of developmental evolution? I,” ?

Dans cette perspective—comme l’a vu très justement Amundson⁵⁵, les concepts de contrainte de la biologie synthétique et de l’évo-dévo sont radicalement différents, précisément parce qu’ils se rapportent à des *explananda* irréductibles: l’adaptationnisme les interprète comme des contraintes sur l’*adaptation*, tandis que dans l’évo-dévo ils font référence aux processus par lesquels certaines *formes* sont générées plus probablement que d’autres, en limitant de façon non aléatoire la production de variantes phénotypiques, indépendamment de leur fitness⁵⁶. La construction de morpho-espaces génératifs dans la morphologie théorique illustre exemplairement cette question, étant donné qu’elle est absolument indifférente envers la fonction des formes⁵⁷: seulement les valeurs, non les paramètres mêmes gouvernant les équations génératives, peuvent être adaptatifs. Néanmoins, une explication complète de n’importe quel phénomène morphologique ne sera pas complète si l’on n’intègre pas les trois dimensions de la forme (fonctionnel, architectonique ou ontogénique. et historique) distinguées par la morphologie constructionnelle⁵⁸.

Du point de vue de l’évo-dévo, les perspectives populationnelle et ontogénique sont donc compatibles et, de fait, peuvent être intégrés parce qu’elles agissent en stades différents du processus évolutif⁵⁹: d’abord, les analyses morphologiques et phylogénétiques nous informent sur les caractères relevant et les transitions entre des états de caractère; ensuite, la biologie du développement recherche la génération de variation phénotypique héritable ainsi que l’intégration fonctionnelle de la variation; en fin, la biologie populationnelle rend compte de la sélection de variation et, par conséquent, de l’adaptation. Néanmoins, cette structuration des stades épistémologiques des explications évolutionnistes n’est pas si cristalline.

Comme on le verra plus tard, la dimension créative des contraintes du développement change la relation entre la dynamique ontogénique et la dynamique adaptative en une interaction réciproque. Toutefois, comme première approximation ce schéma nous permet de comprendre le rôle clef joué par les disciplines morphologiques dans l’articulation de la synthèse et la biologie du développement et la biologie évolutive. Les patrons de variation servent de guide de l’existence de contraintes et va-

⁵⁵ R. Amundson, “Two concepts of constraint: Adaptationism and the challenge from developmental biology,” *Philosophy of Science* (1994): 556–578.

⁵⁶ Alberch, “The logic of monsters”; K. Schwenk, “A utilitarian approach to evolutionary constraint,” *Zoology* 98 (1995): 251–251; G. P. Wagner et B. Y. Misof, “How can a character be developmentally constrained despite variation in developmental pathways?,” *Journal of Evolutionary Biology* 6, n° 3 (1993): 449–455.

⁵⁷ G. J. Eble, “Theoretical morphology: state of the art. Review of Theoretical Morphology: the concept and its applications.,” *Paleobiology* 26 (3) (2000).

⁵⁸ A. Seilacher, “Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie,” *Lethaia* 3, n° 4 (1970): 393–396. Sur l’œuvre de Seilacher, Cf. D. E. G. Briggs, *Evolving form and function: fossils and development : proceedings of a symposium honoring Adolf Seilacher for his contributions to paleontology, in celebration of his 80th birthday* (New Haven, Connecticut: Peabody Museum of Natural History, Yale University, 2005).

⁵⁹ P. Alberch, “The generative and regulatory roles of development in evolution,” *Environmental adaptation and evolution* (1982): 19–36.

riabilité⁶⁰: on identifie une contrainte à partir de la fréquence relative d'une transformation morphologique observée dans les expériences de tératologie ou dans sa distribution phylogénétique⁶¹. Or, la probabilité d'une transformation est toujours relative à celle-là d'autres et, donc, le degré dans lequel est contrainte dépend du contexte phylogénétique⁶². Ainsi, tandis que chez les mammifères le nombre de vertèbres semble très contraint (car les espèces avec un cou très long maintiennent le nombre de vertèbres), chez d'autres groupes tétrapodes l'allongement du cou dérive de l'augmentation des vertèbres cervicales.

La relation entre ontogénie et phylogénie articulée par le concept de contrainte ontogénique délimite l'approche générale de la biologie évolutionniste du développement au problème de l'évolution morphologique. Or, il y a des manières fort diverses de concevoir les contraintes, autant que des manières de comprendre le développement.

Bien que certains théoriciens de la biologie ont exploré l'hétérogénéité intrinsèque à l'évo-dévo⁶³, la discussion philosophique autour de cette nouvelle synthèse a tendu à se centrer sur la dialectique entre la vision ontogénique et populationnelle de l'évolution. Sans oublier les défis qu'implique l'introduction du développement dans la théorie évolutive pour la vision synthétique, nous nous proposons d'explorer la complexité interne à l'évo-dévo.

3.2. Le programme génétique et le programme morphogénétique

Ainsi qu'en générale l'embryologie causale s'identifie avec la génétique du développement, l'évo-dévo se fait synonyme de la génétique évolutive du développement; de même que l'ontogénie est perçue comme résultat de la régulation génétique, l'évolution se définit comme le produit de changements dans les gènes régulateurs⁶⁴:

Le développement de la forme dépend de l'allumage et l'éteint des gènes dans des temps et lieux différents au cours du développement. Les différences morphologiques apparaissent à partir de changements évolutifs dans le où et le

⁶⁰ Shubin et Alberch, "A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb"; Wagner et Altenberg, "Perspective."

⁶¹ Kauffman, *The origins of order*.

⁶² M. K. Richardson et A. D. Chipman, "Developmental constraints in a comparative framework: a test case using variations in phalanx number during amniote evolution," *Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.)* 296, n°. 1 (2003): 8-22.

⁶³ G. B. Müller, "Evo-devo as a discipline," *Evolving pathways: Key themes in evolutionary developmental biology* (2008): 5-30.

⁶⁴ W. Arthur, *The origin of animal body plans: A study in evolutionary developmental biology* (Cambridge University Press, 1997); W. Arthur, "The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology," *Nature* (2002): 757-764; Carroll, *Endless forms most beautiful*; S. B. Carroll, J. K. Grenier, et S. D. Weatherbee, *From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design* (Madison, Wisconsin: Blackwell Publishing, 2001); Davidson, *Genomic regulatory systems*; Wilkins, *The evolution of developmental pathways*.

quand les gènes sont utilisés, spécialement ceux affectant le nombre, la forme ou la taille d'une structure⁶⁵.

La lecture évolutionniste des résultats de la génétique du développement remonte à l'œuvre des mêmes auteurs qui ont essayé les premières tentatives de synthèse entre génétique et embryologie. Goldschmidt et Waddington ont avancé l'hypothèse selon laquelle, les nouveautés évolutives auraient résulté de changements dans les gènes régulateurs⁶⁶. Cependant, la génétique évolutive du développement ne se consolida pas comme discipline jusqu'aux années 1990, lorsque les nouvelles techniques moléculaires (notamment la 'transplantation' de gènes entre espèces distinctes) ont permis d'étendre la méthodologie comparée aux analyses moléculaires et expérimentales du développement, en révélant un résultat imprévisible pour la conception néo-darwinienne de la variation: la spécialisation phénotypique n'était pas corrélée avec le nombre d'unités génératrices, comme supposait la génétique mendélienne; par contre, l'appareil génétique régulateur commun à des taxons phylogénétiquement si distantes comme les arthropodes et les vertébrés semblait indiquer que les transformations évolutives majeures avaient été causées par des altérations dans l'organisation des réseaux génétiques, composés par un matériel basique (la 'boîte à outils génétique') partagé par un grand nombre d'espèces⁶⁷.

En retrouvant la dialectique morphologique classique entre unité de type et conditions d'existence, la génétique évolutive du développement retrouve ainsi postule que les gènes Hox régulent l'unité de type, tandis que les adaptations aux conditions d'existence sont assimilées par les réseaux génétiques et filtrées par la sélection naturelle⁶⁸. Dans ce contexte-ci, les contraintes ontogéniques s'identifient au système régulateur contraignant l'expression génétique que la sélection est 'obligée' à utiliser⁶⁹. Dans cette perspective, la compréhension de comment la boîte à outils génétique a été construite et comment les réseaux génétiques qui ont généré la diversité animale se sont modifiés est le grand objectif épistémologique de l'évo-dévo.

Cependant, on peut distinguer deux approches dans le programme génétique de l'évo-dévo. L'école la plus étendue croit que la recherche du développement informe des causes proximales de l'évolution, mais l'évo-dévo n'est pas considérée comme une vraie alternative au paradigme darwinien, étant donné que l'explication de l'évolution est toujours basée sur la mutation et la sélection⁷⁰: si l'ontogénèse est conçue comme une séquence d'expression génétique, l'évolution peut encore se formaliser

⁶⁵ Carroll, *Endless forms most beautiful*, 11.

⁶⁶ Cf. Gilbert, "The morphogenesis of evolutionary developmental biology."

⁶⁷ Carroll, *Endless forms most beautiful*, 106.

⁶⁸ Gilbert, Opitz, et Raff, "Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology"; Carroll, *Endless forms most beautiful*, 585.

⁶⁹ E. M. De Robertis, "Evo-Devo: Variations on Ancestral Themes," *Cell* 132, n° 2 (2008): 185-195.

⁷⁰ Arthur, *The origin of animal body plans*; Carroll, *Endless forms most beautiful*, 69-70; H. E. Hoekstra et J. A. Coyne, "The Locus of Evolution: Evo Devo and the Genetics of Adaptation," *Evolution* 61, n° 5 (2007): 995-1016.

comme un changement dans les fréquences génétiques des populations. Dans cette perspective, la sélection naturelle joue un rôle central; selon Rosenberg⁷¹, la capacité de produire une variété indéfinie de formes à partir d'un répertoire limité d'unités (les gènes) seulement peut s'expliquer si ceux-ci peuvent se combiner conforme à une syntaxe, soit: les règles d'allumage et d'éteint dessinées par la sélection. Par contre, ces auteurs qui ont recherché les propriétés auto-organisatrices des réseaux génétiques considèrent que l'évo-dévo implique un défi important pour le paradigme synthétique. C'est le cas autant des théoriciens qui ont analysé formellement la dynamique des circuits génétiques⁷² que de ces biologistes évolutionnaires qui ont conceptualisé le rôle de l'organisation des réseaux moléculaires dans l'évolution⁷³. Dans les deux cas, on considère que l'expression génétique produit un niveau autonome d'organisation dont la préservation ne dépend seulement de la sélection externe, mais encore des demandes intégrateurs du réseau auquel les gènes appartiennent.

Néanmoins, en marge des différentes conceptions de la 'boîte à outils génétique' et du poids relatif attribué à la sélection naturelle, tous les approches qu'on a groupé sous la catégorie du programme génétique conçoivent l'évolution comme résultat de la transformation des réseaux génétiques. De même que dans le terrain du développement, cette nouvelle réduction génétique de l'évolution a été l'objet d'intenses discussions en biologie théorique et philosophie de la biologie.

Le questionnement de la vision génétique de l'évolution du développement s'est centré particulièrement sur la notion d'hérédité. Comme l'a remarqué Griesemer, la recherche moléculaire des mécanismes de 'codification' de l'information a contesté la légitimité de l'abstraction de la matière pratiquée par la théorie évolutive moderne⁷⁴. Cette 'matérialité de l'hérédité' peut se résumer en deux grandes questions: d'un côté, comme le démontreront les célèbres expériences de Spiegelman⁷⁵, l'unité reproductrice n'est le génome mais le système cellulaire dans sa totalité; étant donné qu'aucun processus de reproduction ne peut résulter d'un simple flux de gènes, d'autres éléments non génétiques doivent être transmis pour fabriquer une nouvelle entité capable de se développer⁷⁶; d'un autre côté, comme l'on argumenté en détail Jablonka et Lamb⁷⁷, les systèmes d'hérédité épigénétiques démontrent que l'origine de la variation ne découle toujours des changements dans les séquences génétiques:

⁷¹ Rosenberg, "Reductionism redux."

⁷² Kauffman, *The origins of order*, 408.

⁷³ Gilbert, Opitz, et Raff, "Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology."

⁷⁴ J. R. Griesemer, "Reproduction and the reduction of genetics," dans , éd. P. J. Beurton, R. Falk, et H. Rheinberger (Cambridge University Press, 2000), 240-333.

⁷⁵ Spiegelman a montré que l'isolement de l'ADN du contexte cellulaire conduit à son évolution vers la simplicité. Cf. D. R. Mills, R. L. Peterson, et S. Spiegelman, "An extracellular Darwinian experiment with a self-duplicating nucleic acid molecule," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 58, n° 1 (1967): 217-224.

⁷⁶ Griesemer, "Le concept reproducteur."

⁷⁷ E. Jablonka et M. J. Lamb, *Epigenetic inheritance and evolution* (Oxford University Press, 1995).

les ‘traits phénotypiques’ des gènes (les patrons de méthylation, la structure de la chromatine, l’empreinte génétique) sont héréditaires. L’importance des propriétés matérielles de l’hérédité met en échec l’abstraction de la matière pratiquée par la théorie ‘informationnelle’ de l’évolution, et oblige d’abandonner la centralité de la réplication pour mettre l’accent sur la reproduction, une notion concrète de la similitude due à la descendance avec du recouplement matériel.

Or, il y a des fortes différences par rapport à la conceptualisation de ce qui est transmis au-delà des gènes. En dépit de certaines tentatives conciliatoires⁷⁸, la DST et l’évo-dévo se sont confrontées avec une particulière rudesse dans ce terrain. En générale, la différence entre ces deux défis à la ‘version héritée’ de l’évolution se pose dans les termes suivants: tandis que l’évo-dévo conçoit l’hérédité en termes exclusivement génétiques, en distinguant les *unités héréditaires* (les gènes) des *unités de transmission d’information* (les gènes et les composants cellulaires qui se transmettent d’une génération à d’autre)⁷⁹, la DST défend une notion d’hérédité étendue selon laquelle le sujet de l’évolution est un ‘système ontogénique’ incluant l’organisme dans un contexte environnemental⁸⁰.

En réalité, la vision de l’évolution qu’auteurs comme Griffiths attribuent à l’évo-dévo seulement peut s’adjuger à la génétique évolutive du développement. La grande impuissance de la DST procède, comme l’a argumenté dans le chapitre antérieur, de sa conception du ‘système ontogénique’ comme un ensemble de ‘facteurs’, soient génétiques, cytoplasmiques ou environnementaux. En ce sens-ci, on peut dire à nouveau que la vision de l’évolution de la DST n’est pas si différente de celle-là de la génétique évolutive du développement. Comme l’a remarqué van der Weele, en traitant les recours du développement de manière atomistique, elle peut conserver la sélection comme l’explication primaire de la forme biologique⁸¹. Ce n’est pas sans raison que la DST est explicitement adaptationniste. Afin de rendre compte de la reproduction de la forme et, avec cela, de l’évolution morphologique, il faut rechercher, non les facteurs *déterminants*, mais les mécanismes *générateurs* de la forme.

La question de l’hérédité est, sans doute, nucléaire dans l’évolution, étant donné que “c’est le potentiel épigénétique, non les processus épigénétiques, qui est héréditaire”⁸². Or, en réinterprétant Haeckel dans la perspective mécaniste, on peut dire que le problème de comment les mécanismes ontogéniques ont évolué est fort différent de la question de comment la complexité de l’oocyte a évolué⁸³. En ce sens-ci, dans

⁷⁸ Robert, *Embryology, epigenesis, and evolution*.

⁷⁹ J. S. Robert, B. K. Hall, et W. M. Olson, “Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology,” *BioEssays* 23, n°. 10 (2001): 954-962.

⁸⁰ Griffiths et Gray, “Discussion.”

⁸¹ C. van der Weele, *Images of development*, SUNY series in philosophy and biology (New York: State University of New York Press, 1999).

⁸² Robert, Hall, et Olson, “Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology.”

⁸³ Comme Gould l’a rappelé, Haeckel ne pouvait pas ignorer que l’oocyte devait contenir une sorte de ‘mémoire chimique’ de toutes les transformations expérimentées, mais le problème de comment

le but d'expliquer l'ordre morphologique, l'*approche morphogénétique* se propose de développer une "théorie de l'organisation morphologique"⁸⁴ basée sur les propriétés globales du système d'interactions caractérisant le développement à toutes les échelles d'organisation, car les changements dans les mécanismes gouvernant chaque stade du déploiement de l'ordre hiérarchique représentent une opportunité pour le changement évolutif⁸⁵. Cette perspective a des conséquences épistémologiques essentielles pour la fondation d'une nouvelle synthèse disciplinaire: l'évo-dévo se présente comme un programme intégrateur d'approches très diverses (la morphologie comparée, la biologie théorique, la biologie évolutive, la génétique du développement, l'embryologie), "en reflétant l'organisation hiérarchique des organismes et les multiples niveaux auxquels le changement évolutif peut arriver"⁸⁶.

Gerd Müller⁸⁷ a défendu une vision conciliatrice des programmes génétique et morphogénétique de l'évo-dévo, en les présentant comme des stratégies explicatives dirigées à des échelles d'organisation différentes. Cette perspective reflète hélas plus un désir qu'une réalité. Dans la pratique, les programmes génétique et morphogénétique sont des approches causales radicalement divergentes de l'évolution ontogénique. Comme on l'a argumenté en détail dans le chapitre antérieur et on viens de le remarquer ici par rapport à l'évolution, la 'supériorité épistémologique' du programme morphogénétique réside en sa capacité d'intégrer le programme génétique⁸⁸. Néanmoins, la meilleur manière de tester leurs pouvoirs explicatifs respectifs consiste à contraster les différents explications de l'hétérogène problématique de l'évolution morphologique.

3.3. L'explication du morpho-espace

Le débat récent autour des concepts de modularité, homologie, nouveauté et plan corporel illustre comment les traditions de la morphologie pure et la morphologie causale convergent dans l'évo-dévo, en résumant les objectifs épistémologiques caractéristiques de la nouvelle synthèse, à savoir: la recherche des similitudes morpho-

évolua la complexité morphologique qui se déploie dans l'ontogénie était différent de celui de la complexité de l'oocyte (Cf. *Ontogeny and Phylogeny*)

⁸⁴ G. B. Müller et S. A. Newman, *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology* (Bradford Books, 2003), 51.

⁸⁵ G. B Müller, dans *Evolutionary Innovations* (University Of Chicago Press, 1990), 99-130.

⁸⁶ Hall, "Evo-Devo."

⁸⁷ Müller, "Evo-devo as a discipline."

⁸⁸ A. C. Love et R. A Raff, "Knowing your ancestors: themes in the history of evo-devo," *Evolution and Development* 5, n°. 4 (2003): 327-330. Les différentes conceptions de l'évo-dévo ont des conséquences historiographiques majeures: dans l'approche génétique, l'évo-dévo se pose comme le résultat de la convergence entre la Synthèse Moderne et la génétique du développement, fruit à son tour de la synthèse entre embryologie et génétique; dans l'approche morphogénétique, les origines de l'évo-dévo sont plus anciens et hétérogènes: la morphologie et l'embryologie expérimentale font partie de la tradition historique qui donnera lieu à l'évo-dévo.

logiques vs. les différences entre traits et la compréhension causale de l'origine de la forme.

Dans cette section nous contrasterons les différentes explications de la phénoménologie morphologique articulées par la génétique évolutive du développement et le programme morphogénétique, en analysant, au même temps, les implications philosophiques de la réinterprétation ontogénique du morpho-espace. Comme on l'essayera de le démontrer, la typologie et la téléologie, les deux grands anathèmes desquels la Synthèse Moderne a essayé de libérer à la biologie évolutionnaire, peuvent être reprises dans le cadre de l'évo-dévo dans une perspective causale.

3.3.1. L'identité et la stabilité de la forme: vers une typologie mécaniste

Le langage typologique peuple d'une façon plus ou moins implicite le discours de l'évo-dévo: autant l'approche génétique que le morphogénétique assument les plans corporels et les homologues comme des 'entités ontologiques' requérant une explication ontogénique⁸⁹. En ce sens-ci, les relations topologiques caractérisant les types ne sont simplement perçues comme des propriétés abstraites, mais comme des structures causalement enracinées dans le développement, indépendamment de comment le développement même soit compris⁹⁰.

En philosophie de la biologie, l'interprétation mécaniste des concepts morphologiques a mené à redéfinir les homologues et les plans corporels comme des 'classes homéostatiques de propriétés'. Selon Boyd, l'essence définissant une classe naturelle ne s'identifie plus avec ses propriétés, mais avec les processus causaux qui expliquent la co-instantiation des propriétés chez un patron changeant caractérisé comme une ressemblance familiale⁹¹. Wagner, Rieppel et Griffiths, parmi d'autres, ont appliqué cette perspective aux classes biologiques: la 'naturalité' des types dépend de l'implication de leurs membres (les parties homologues ou les plans corporels conformant un Bauplan) dans des processus ontogéniques communs⁹².

Avant de continuer à nous interroger sur la plausibilité des approches mécanistes du concept de type, il faut noter que dans la discussion sur les classes homéostatiques de propriétés, les concepts de type et de classe apparaissent absolument mêlés, en s'utilisant comme des synonymes. Bien qu'en partie, nous partirons de cette littérature pour défendre la possibilité d'une typologie mécaniste, on va parler de types et non de classes par des raisons qu'on a argumenté en détail dans la première partie et

⁸⁹ Rieppel, "Modules, kinds, and homology."

⁹⁰ Rieppel, "'Type' in morphology and phylogeny."

⁹¹ R. Boyd, "Kinds, complexity and multiple realization," *Philosophical Studies* 95, n°. 1 (1999): 67–98.

⁹² Griffiths, "Squaring the circle"; G. P. Wagner et G. P. Wagner, "Characters, units and natural kinds: an introduction," dans *The Character Concept in Evolutionary Biology*, 2001, 1-10; Wagner, "Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity."

par de raisons spécifiques relatives à la question de la causalité qu'on présentera plus tard.

On disait que dans la perspective causale, la naturalité des types se fait dépendre des 'processus ontogéniques communs'. Or, qu'est-ce qu'on veut dire avec cela? Parle-t-on de patrons d'expression génétique ou de processus morphogénétiques partagés? En tout cas, est-ce-que-c'est possible de fonder l'identité structurale sur la communauté de développement?

L'explication de la reproduction des structures dans et entre les organismes à partir des similitudes et les différences dans les processus génératifs, ainsi que comment ces modules acquièrent leur 'individualité morphologique' pour agir comme des unités évolutives est l'un des grands objectifs de l'évo-dévo⁹³. Pourtant, aucune de ces interrogations a une réponse simple à la lumière des résultats de l'évo-dévo contemporaine; du point de vue causal, l'homologie est toujours "un problème sans résoudre"⁹⁴.

Comme nous disions plus haut, la découverte des homologies moléculaires entre les plans corporels arthropode et vertébré a amené à reprendre les anciennes hypothèses de la morphologie sous l'angle de la génétique du développement. À partir des homologies des gènes Hox, la définition d'*animalité* de Geoffroy a été explicitement reprise du point de vu génétique. Slack, Holland et Graham définissent l'animal comme "un organisme qui montre un patron spatial d'expression génétique particulière" (le *zootype*) s'exprimant dans sa pureté maximale dans le stade phylotypique⁹⁵. Plus tard, la découverte du contrôle génétique de la polarité *dorso-ventrale*⁹⁶, déterminée par les mêmes gènes en orientation inverse, a permis de ressusciter la conception geoffroienne des deutérostomes comme des protostomes inversés. L'interprétation génétique de l'unité de plan permet tant d'inférer la nature de l'ancêtre commun à tous les animaux que d'expliquer l'unité reliant les phylums actuels: d'une part, la conservation de l'appareil régulateur suggère que l'Urbilateria, l'ancêtre commun des clades protostome et deutérostome, fut un organisme relativement complexe⁹⁷; d'autre part, le concept de stade phylotypique a inspiré le 'modèle de l'horloge de sable', selon lequel il y a une contrainte ontogénique liée au patron d'expression des gènes Hox qui explique les similitudes entre les phylums actuels⁹⁸.

Dans les années 1990, le dévoilement d'identités génétiques qui semblaient connecter la totalité du monde animale a plongé la génétique évolutive du développement dans un état d'enthousiasme que l'a mené à proclamer d'avoir résolu l'ancien

⁹³ Brigandt, "Typology now"; von Dassow et Munro, "Modularity in animal development and evolution."

⁹⁴ de Beer, *Homology, an Unsolved Problem*.

⁹⁵ J. M. W Slack, P. W. H. Holland, et C. F. Graham, "The zootype and the phylotypic stage," *Nature* 361, n°. 6412 (1993): 490–492.

⁹⁶ De Robertis et Sasai, "A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria."

⁹⁷ Cf. Erwin, "The origin of animal body plans," 72-73.

⁹⁸ Duboule, "Temporal colinearity and the phylotypic progression."

problème de l'homologie⁹⁹. De fait, l'étendue des homologies moléculaires semblait d'éliminer la distinction classique entre homologie et analogie: la découverte d'ingrédients génétiques communs aux structures qu'on avait cru analogues (les yeux, les cœurs et les extrémités d'arthropodes et vertébrés) la 'merveilleuse diversité' des espèces si admirée par Darwin semblait devenir un sujet mineur du point de vue du développement.

Pourtant, la biologie comparée a démontrée l'absence d'une correspondance directe entre les homologies génétiques et morphologiques¹⁰⁰: d'une part, la même structure peut être régulée par des gènes différentes (le gène *bicoid*, essentiel dans le développement de l'axis antéropostérieur de drosophile, n'existe pas chez diptères similaires mais phylogénétiquement distantes, où d'autres gènes jouent le même rôle); d'autre part, des gènes homologues sont impliqués dans le développement de structures très différentes: le gène *Ubx*, par exemple, peut réprimer la formation des ailes dans le troisième segment thoracique de la drosophile et activer la formation de patrons de colleur dans les ailes des papillons.

L'asymétrie entre les homologies génétiques et structurelles a mené beaucoup de biologistes évolutionnaires du développement à insister sur l'importance vitale des critères de la morphologie (topologie, connectivité) et la phylogénétique (congruence) pour identifier les unités à expliquer¹⁰¹. Or, "quel peut être le mécanisme qui en résulte dans la production d'organes homologues [...] bien qu'ils ne soient pas contrôlés par les mêmes gènes?"¹⁰².

La *dérive phénotypique*, c'est-à-dire la corrélation des mêmes phénotypes avec des gènes divers¹⁰³, répond partiellement à la logique sélective: étant donné qu'au processus évolutif lui importe seulement le résultat final (non le processus de construction) un mécanisme complexe peut se décomposer en plusieurs mécanismes modulaires qui peuvent être successivement remplacés tout au long de l'évolution. Mais comment expliquer les convergences morphologiques, c'est-à-dire la récurrence des mêmes formes chez des organismes non reliés phylogénétiquement? Depuis la publication de l'*Origine*, les embryologistes ont reconnu que les ressemblances entre les formes du développement précoce ne étaient pas dues à l'ascendance commune mais

⁹⁹ G. P. Wagner, "The Current State and the Future of Developmental Evolution," dans *From embryology to evo-devo*, éd. J. Maienschein et M. D. Laubichler (Cambridge: MIT Press, 2006), 425-445.

¹⁰⁰ Laubichler et Wagner, "How molecular is molecular developmental biology?."

¹⁰¹ G. P. Wagner, "A research programme for testing the biological homology concept," *Novartis Foundation Symposium* 222 (1999): 125-34; Roth, "Homology and hierarchies"; Rieppel, "Modules, kinds, and homology"; Rieppel, "The language of systematics, and the philosophy of 'total evidence'"; Bolker et Raff, "Developmental genetics and traditional homology."

¹⁰² de Beer, *Homology, an Unsolved Problem*, 16.

¹⁰³ K. M. Weiss et S. M. Fullerton, "Phenogenetic Drift and the Evolution of Genotype-Phenotype Relationships," *Theoretical Population Biology* 57, n° 3 (2000): 187-195.

à la ressemblance des lois ontogéniques. Ainsi, Needham dénonça l'hypothèse haeckelienne de la *Gastraea*, en argumentant que la division cellulaire seulement peut générer une boule sphérique de cellules¹⁰⁴. Avec le temps, la morphologie comparée a accumulé des exemples sur des convergences morphologiques entre formes plus complexes, et la biologie évolutionnaire du développement a entériné un nouveau terme (le *parallélisme*) pour désigner un canal génératif homologue qui guide deux séquences sélectives indépendantes¹⁰⁵.

Dans les années 1980, l'explication des convergences morphologiques en raison de la communauté de lois du développement semblait un argument très puissant pour reprendre le concept embryologique d'homologie phylogénétique dans une perspective mécaniste. Le structuralisme des processus représente la position la plus optimiste en ce sens-ci. En revivant le projet de la morphologie rationnelle, ce programme de recherche, avec Brian Goodwin à la tête, aspire à une classification des formes organiques qui ne soit basée ni sur leur généalogie ni sur des accidents historiques, mais sur les principes génératifs régissant leur construction¹⁰⁶. Dans cette perspective, les organismes appartiennent au même taxon et les organes sont homologues parce que le même ensemble de lois ontogéniques gouverne leur développement, tandis que leur variation découle des changements dans les paramètres et les conditions initiales de telles lois. Les biologistes avec une orientation plus expérimentale ont retrouvé le critère embryonnaire de l'identité en termes plus proches à la morphologie du développement von baerienne qu'à la morphologie transcendantale. De ce point de vue, la stratégie épistémologique consiste à comparer les événements caractérisant les processus qui génèrent les parties ou les stades ontogéniques morphologiquement identiques¹⁰⁷. Cette approche permet aussi d'expliquer autant l'identité que la variabilité des homologues. Ainsi, dans le cas du membre vertébré, le processus de segmentation et de bifurcation des condensations des cellules mésenchymales explique, d'une part, l'identité du patron ostéologique, et, d'autre part, la variabilité dans le nombre de doigts. Comme l'ont démontré Alberch et Gale¹⁰⁸ pour le patron de réduction de doigts de diverses espèces amphibiens, la perte d'un doigt résulte de l'absence d'une bifurcation, dérivée à son tour de la réduction de la taille du bourgeon cellulaire qui donne lieu au membre. Étant donné que beaucoup d'événements moléculaires ont le même effet (soit réduire la taille des condensations cellulaires), il faut situer l'explication à l'échelon supra-cellulaire: c'est la capacité des cellules mé-

¹⁰⁴ J. Needham, *Chemical embryology* (Cambridge: The University Press, 1931), 1639.

¹⁰⁵ Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución*, 1164.

¹⁰⁶ Ho et Saunders, *Beyond neo-Darwinism*; B. C. Goodwin, "Changing from an evolutionary to a generative paradigm in biology," *Evolutionary theory: Paths into the future* (1984): 99–120; Webster et Goodwin, *Form and transformation*.

¹⁰⁷ Oster et al., "Evolution and morphogenetic rules," 877.

¹⁰⁸ Alberch et Gale, "A developmental analysis of an evolutionary trend"; P. Alberch et E. A. Gale, "Size dependence during the development of the amphibian foot. Colchicine-induced digital loss and reduction," *Development* 76, n° 1 (1983): 177.

senchymales pour former des condensations, invariante dans toutes les membres embryonnaires, ce qui permet de comprendre la formation des patrons ostéologiques.

La distinction entre patrons et processus permet de retrouver la typologie dans une perspective mécaniste: les concepts morphologiques se conçoivent comme abstractions ou idéalizations scientifiques définies par les relations entre les composants ou les processus relevant. Le type s'interprète comme une organisation structurelle maintenue et préservée due à la façon dans laquelle l'ontogénie est organisée¹⁰⁹:

ce point de vue typologique et statique ne s'oppose pas à l'évolution [...] la recherche d'un ensemble général de principes de la forme est légitime si nous changeons le concept métaphysique de Bauplan pour un concept mécaniste basé sur des principes de morphogénèse et d'intégration interne¹¹⁰.

Or, quoique il y a des cas comme le membre vertébré illustrant exemplairement le concept de type comme un ensemble de relations internes stables conservées par des contraintes ontogéniques¹¹¹, l'approche morphogénétique a aussi péché d'enthousiasme. La reprise de la perspective von baerienne dans les premiers stades de l'évo-dévo oublia les limitations qui, tout au long du XIXe siècle, avaient démontré les programmes de recherche de l'embryologie comparée et plus tard de l'embryologie évolutionniste. Dans le deuxième chapitre, on a déjà remarqué comment de nombreux morphologistes reconnurent les bornes de la méthode embryologique, en constatant une réalité qui devra être redécouverte: l'homologie dénote une *constance d'organisation morphologique en dépit des changements dans les mécanismes génératifs sous-jacents*. Depuis les années 1990, les biologistes évolutionnaires du développement ont recommencé à constater l'asymétrie entre les homologies structurelles et les processus ontogéniques: les structures homologues peuvent être générées à partir de différences importantes non seulement dans les patrons d'expression génétique mais encore dans le matériel cellulaire (la vulve des nématodes), la séquence embryologique (le développement directe et indirecte des oursins) et les mécanismes inductifs (les lentilles de l'œil vertébré)¹¹².

Cette asymétrie entre structures et processus génératifs a été fondamentalement ignorée dans le débat philosophique autour des notions mécanistes de type et classe naturelle. En biologie théorique, cette désaccord ontologique a donné lieu à deux solutions avec d'importantes conséquences philosophiques¹¹³.

¹⁰⁹ Hall, "Bauplan, phylotypic stages, and constraint."

¹¹⁰ Shubin et Alberch, "A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb," 377.

¹¹¹ Rieppel, "'Type' in morphology and phylogeny."

¹¹² Scholtz, "Homology and ontogeny."

¹¹³ L. Nuño de la Rosa et A. Etxeberria, "Pattern and Process in Evo-Devo: Descriptions and Explanations," dans *EPSA09:2nd Conference of the European Philosophy of Science Association*.

Certains auteurs ont pari pour enrichir l'*explananda* de l'évo-dévo. Inspirés dans la philosophie processualiste qu'on analysait dans le chapitre 2, Gilbert et Bolker¹¹⁴ distinguent deux types d'homologie: l'*homologie structurelle* (l'identité morphologique classique) et l'*homologie de processus*. De même que la forme, les processus ontogéniques, impliqués dans la génération de structures différentes, peuvent se définir à toutes les échelles de la hiérarchie organique: depuis les patrons d'expression génétique homologues jusqu'aux patrons morphogénétiques comme la séquence de divisions cellulaires de la segmentation. Scholtz¹¹⁵ a entériné le terme 'pas ontogénique' (*developmental step*) afin de comprendre autant les patrons structurelles que les patrons temporels.

Néanmoins, la majorité des théoriciens de l'évo-dévo a essayé de reformuler le concept mécaniste de l'homologie structurelle. La première tentative en ce sens-ci avait été déjà essayé par Spemann dans le contexte de la recherche expérimentale des champs morphogénétiques. À partir de l'expérience démontrant que les cristallins de l'œil vertébré pouvaient se développer à partir des tissus différents pourvu qu'il y eût de contact avec l'ectoderme, Spemann définit l'homologie dans une perspective mécaniste qui permettait d'incorporer la variation des processus génératifs: les structures identiques procèdent des ébauches dotées de potentialités identiques "soumises à la même influence"¹¹⁶.

Dans l'esprit de Spemann, Wagner et Misof ont introduit une distinction entre les processus qui expliquent l'origination des parties et ceux rendant compte de leur conservation. Selon eux¹¹⁷, l'identité des modules se maintient par des contraintes *morphostatiques* partiellement désaccouplées des contraintes *généralives*, c'est-à-dire des processus qui les génèrent. Ces mécanismes permettent aux parties non seulement d'être autonomes en face de stimulus épigénétiques et environnementaux; ils contraignent encore les effets phénotypiques de la variation génétique. Une structure morphologique peut être contrainte et, donc, être évolutivement stable indépendamment des processus et des entités à d'autres échelles d'organisation comme les gènes et les processus ontogéniques. Étant donné que les mécanismes morphostatiques permettent d'expliquer autant la stabilité évolutive des homologues que la variabilité des processus génératifs, on peut retrouver le concept ontogénique d'homologie: sont homologues ces traits qui partagent les mêmes contraintes (morphostatiques) du développement¹¹⁸. Newman et Müller proposent un scénario similaire pour expliquer l'origine et le maintien de l'organisation morphologique: dans une première phase, les processus génératifs (de nature mécanique et physique) ont mené à

¹¹⁴ Gilbert et Bolker, "Homologies of process and modular elements of embryonic construction."

¹¹⁵ Scholtz, "Homology and ontogeny"; Scholtz, "Baupläne versus ground patterns."

¹¹⁶ H. Spemann, "Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie," *Allgemeine Biologie* (1915). Cit. dans M. D. Laubichler, "Homology in development and the development of the homology concept," *Integrative and Comparative Biology* 40, n°. 5 (2000): 777.

¹¹⁷ Wagner et Misof, "How can a character be developmentally constrained despite variation in developmental pathways?."

¹¹⁸ Wagner, "The biological homology concept."

l'origine de certaines structures; dans un deuxième stade évolutif, les processus d'intégration (notamment la régulation génétique) ont augmenté l'autonomie des structures à l'égard des processus génératifs. Cependant, au lieu de définir l'homologie en fonction des mécanismes conservateurs, Newman et Müller optent pour reformuler la conception classique de l'identité, en définissant l'homologie comme "une organisation structurelle qui maintient des blocs de construction identiques en dépit de la variation dans sa composition moléculaire, ontogénique et génétique"¹¹⁹. Dans une perspective formelle, Striedter a défendu une position analogue, en reprenant la métaphore du paysage épigénétique du point de vue comparé: les homologues sont "des fonds de vallée (des attracteurs) équivalents dans les paysages épigénétiques"¹²⁰.

La discussion contemporaine sur l'explication ontogénique de l'homologie dérivée de l'asymétrie entre l'identité morphologique et les processus génératifs a d'importantes conséquences épistémologiques et ontologiques. D'un côté, la notion d'homologie des processus met en échec la signification ontologique classiquement attribuée aux patrons et les processus, étant donné qu'ils ne sont plus conçus comme des causes mais comme des phénomènes requérant explication. L'*explanandum* de l'évo-dévo s'enrichit et la division classique entre description et explication attribuée aux patrons et les processus se dissout. D'autre côté, la stabilité des morphologies devient un phénomène beaucoup plus complexe, insoluble sous l'angle de la seule hérédité génétique mais non plus dans une perspective simple de la communauté du développement. La question de la stabilité de la forme devient ainsi un problème chaque fois plus semblable au problème du repliement de protéine. De même qu'une protéine peut atteindre sa forme tridimensionnelle finale à travers de diverses voies de repliement¹²¹, les parties peuvent se générer à l'intérieur d'un même organisme ou dans des organismes distincts moyennant de trajectoires ontogéniques différentes. Pourtant, tandis que la stabilité de la structure tridimensionnelle d'une protéine native dans son milieu physiologique est d'une nature bien comprise (elle représente l'énergie libre minimale parmi tous les états possibles) la stabilité structurelle de la forme anatomique est encore mystérieuse.

Les plans corporels

Dans la première partie, on a vu comment l'embryologie comparée contemporaine a récupérée l'idée de l'archétype embryonnaire. L'explication de la stabilité des plans d'organisation animaux est partagée entre des points de vue fort divers: comme on l'a vu plus haut, la génétique du développement attribue le stade phylotypique à l'expression génétique; l'approche morphogénétique a appelé au caractère globale des inductions ayant lieu dans la néurulation¹²², et d'un point de vue strictement théo-

¹¹⁹ Müller, "Homology," 58-59.

¹²⁰ G. F. Striedter, "Stepping into the same river twice: homologues as recurring attractors in epigenetic landscapes," *Brain, Behavior and Evolution* 52, n° 4 (2000): 218-231.

¹²¹ I. A. Kaltashov et S. J. Eyles, "General Overview of Basic Concepts in Molecular Biophysics" (sans date).

¹²² Raff, *The shape of life*.

rique, on a aussi défendu le même argument en ayant recours aux propriétés systémiques d'un système génératif¹²³. Dans tous les cas, la contrainte des traits les plus précoces s'associe au fait que leur altération aurait des effets cruciaux dans le développement postérieur. Du point de vue évolutif, le rôle constricteur de la variation joué par le stade phylotypique expliquerait sa conservation. Du point de vue morphogénétique on a aussi tenté une explication plus détaillée des 'types ontogéniques', selon laquelle la combinatoire des divers mécanismes ontogéniques permet d'expliquer les différents modèles de l'horloge postulés pour chaque phylum¹²⁴.

3.3.2. L'origine de la forme: le retour des puissances

Avec la typologie, la téléologie a été l'autre grand anathème que la théorie synthétique a essayé de conjurer de la biologie moderne. En 1978 Mayr affirmait que les disciplines biologiques convergentes dans la théorie moderne de l'évolution avaient réfuté le finalisme dans une perspective autant phénoménologique (la paléontologie aurait montré l'absence de tendances évolutives) que causale (la biologie moléculaire aurait démontré le caractère aléatoire du changement génétique)¹²⁵. Néanmoins, de même que beaucoup des malentendus en ce qui concerne la conception morphologique de l'identité dépendent de la définition du type assumée par la Synthèse Moderne, de nombreuses réticences envers la téléologie se diluent si l'on cesse d'associer cette notion avec une "tendance vers la perfection"¹²⁶. C'est vrai que—comme l'ont condamné certains auteurs¹²⁷—l'orientation platonicienne de l'évolution rationnelle défendue par le structuralisme de processus a contribué à cette vision de la téléologie, en liant la logique du morpho-espace avec une conscience guidant le design des processus naturels. Pourtant, pour l'approche morphogénétique la téléologie implique qu'une transformation démontre une logique vers le changement dans une certaine direction, non vers la perfection. C'est en ce sens-ci que, depuis la fin des années 1970, les disciplines morphologiques convergeant dans l'évo-dévo contemporaine ont mis en échec le caractère aléatoire du changement dans sa double dimension phénoménologique et causale.

Dans le deuxième chapitre on a exploré la problématique téléologique d'un point de vue phénoménologique, en examinant la logique du morpho-espace et particulièrement le phénomène des tendances évolutives. Dans la perspective causale, l'évo-dévo est remplie de termes téléologiques (des 'possibilités', des 'potentialités', des 'dispositions'...) par rapport au changement évolutive qui, face à la contingence dar-

¹²³ W. Wimsatt, "Echoes of Haeckel? Reentrenching Development in Evolution," dans *From embryology to evo-devo*, éd. J. Maienschein et M. Laubichler (Cambridge: MIT Press, 2007).

¹²⁴ Salazar-Ciudad, "Morphological evolution and embryonic developmental diversity in metazoa."

¹²⁵ E. Mayr, "La evolución," *Investigación y ciencia* 26 (1978): 6.

¹²⁶ *Ibid.*

¹²⁷ Rieppel, "Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes."

winienne, soulignent *l'inhérence*¹²⁸, c'est-à-dire la tendance vers l'organisation et le changement évolutif dans certaines routes. L'évo-dévo retrouve ainsi, dans le terrain évolutif, la dialectique aristotélicienne entre puissance et acte pour expliquer le changement organique, conçu comme un déploiement de potentialités.

L'explosion cambrienne et les nouveautés évolutives

La génétique évolutionnaire du développement considère les nouveautés évolutives comme le résultat des altérations dans la boîte à outils génétique rendant compte de l'unité de l'organisation animale, de sorte que la diversification des Baüplane se pose comme une spécialisation des potentiels présentes chez l'Urbilateria¹²⁹. On peut classer les changements qui, dans cette perspective, ont fourni la variation sur laquelle a agi la sélection en quatre catégories¹³⁰: les changements cis-régulateurs, les changements structurels, les duplications génétiques et l'élimination de gènes. En ce qui concerne l'explosion des plans corporels animaux dans le Cambrien, certains auteurs ont argumenté que les changements environnementaux ont augmenté la taux de mutation ou déchaîné une 'variation cachée'. De même que dans le cas des homologies, le problème de l'explication des innovations évolutives articulé par la génétique évolutionnaire du développement réside en la conception de causalité implicite, à savoir: l'assomption d'une correspondance directe entre les changements génétiques et les transformations morphologiques.

En ce qui concerne l'explication génétique de l'origine des *Baüplane* animales, la corrélation entre l'augmentation du taux de mutation et la diversification morphologique du Cambrien ne nous informe pas sur les vrais processus sous-jacents¹³¹. De fait, même d'auteurs appartenant à l'école de la génétique évolutive du développement ont dénoncé l'affirmation selon laquelle les gènes régulateurs contrôlant la formation des structures de protostomes et deutérostomes ont gouverné la formation de structures similaires chez les ancêtres communs des deux clades. Erwin¹³² a suggéré un scénario alternatif pour l'explosion cambrienne selon lequel, beaucoup des molécules régulatrices conservées dans les Bilateria actuels ne furent pas impliquées dans la morphogénèse de formes complexes mais dans la spécification de types cellulaires: des muscles contractiles au lieu de cœurs ou des cellules photo-réceptives au lieu d'yeux. Dans cette perspective, l'Urbilateria fut un organisme beaucoup plus simple; beaucoup d'éléments régulateurs auraient évolué pour contrôler des routes

¹²⁸ S. Newmann et G. B. Müller, "Genes and Form. Inherency in the Evolution of Developmental Mechanisms," dans *Genes in development: re-reading the molecular paradigm*, éd. E. M. Neumann-Held et C. Rehmann-Sutter (Duke University Press, 2006), 38-73.

¹²⁹ Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución*, 1172.

¹³⁰ Hoekstra et Coyne, "The Locus of Evolution"; De Robertis, "Evo-Devo."

¹³¹ Erwin, "The origin of animal body plans."

¹³² Ibid.

morphogénétiques plus sophistiqués, mais ils l'auraient fait de façon indépendante dans des clades différents.

La position d'Erwin et Davidson est en fait compatible avec l'explication morphogénétique du Cambrien dont on fait l'hypothèse Newman et Müller, en un sens analogue à celui qu'on a déjà exploré par rapport aux homologies. D'après la perspective morphogénétique, la 'boîte à outils ontogénique' est capable d'expliquer l'origine des plans corporels sans recourir à des réseaux régulateurs complexes¹³³: de même qu'on peut comprendre le développement précoce en termes génériques, on peut interpréter le Cambrien comme une période d'expérimentation dans les règles d'interaction cellulaire. Ce monde 'pré-mendélien' serait caractérisé par une plasticité ontogénique où l'hérédité génétique et la réalisation phénotypique seraient liées d'une façon plus flexible que dans l'actualité, de sorte que beaucoup de phénotypes seraient associés à un nombre réduit de génotypes. Dans ce scénario, l'origine des plans corporels n'aurait pas dépendu autant de programmes d'expression génétique que des propriétés physique-chimiques des ensembles cellulaires et tissulaires; les propensions des agrégats viscoélastiques pour former des structures percées, tubulaires, multilaminaires et segmentées auraient été capables de générer un éventail de formes génériques; plus tard, ces structures auraient été élaborées par la sélection naturelle, qui en stabilisant les processus génératifs, aurait donné lieu à une carte génotype-phénotype plus étroite qui restreignit le potentiel évolutif. On peut dire que cette vision du Cambrien représente un nouveau 'recapitulationnisme mécaniste' où le parallélisme entre les premières formes animales et les stades précoces du développement se fait dépendant, non de l'hérédité, mais des capacités génériques des règles morphogénétiques.

Autant l'approche génétique que morphogénétique reconnaissent que, lorsqu'il s'agit d'expliquer les *nouveautés évolutives*, les réseaux génétiques régulateurs deviennent fondamentaux. Pourtant, dans la perspective morphogénétique, un gène impliqué dans une innovation est pertinent seulement dans le contexte des interactions moléculaires, cellulaires et tissulaires générant le caractère¹³⁴. En ce sens, pour comprendre l'origine de nouvelles structures il faut distinguer les conditions initiatrices des conditions réalisatrices¹³⁵. Les *conditions initiatrices*, c'est-à-dire les causes déchaînant la variation, peuvent être très diverses: des changements de fonction, de la pression mutationnelle, de l'intégration épigénétique des changements environnementaux, de la sélection indirecte... Or, la clef pour expliquer les nouveautés réside

¹³³ S. A. Newman et G. B. Müller, "Epigenetic mechanisms of character origination," *Journal of Experimental Zoology* 288, n° 4 (2000): 304-317; S. A. Newman et W. D. Comper, "Generic' physical mechanisms of morphogenesis and pattern formation," *Development* 110, n° 1 (1990): 1-18; S. A. Newman, "The developmental-genetic toolkit and the molecular homology-analogy paradox," *Biological Theory* 1, n° 1 (2006): 12-16.

¹³⁴ Müller et Wagner, "Novelty in evolution"; Müller et Newman, "The Innovation Triad"; S. A. Newman et G. B. Müller, "Origination and innovation in the vertebrate limb skeleton: an epigenetic perspective," *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 304, n° 6 (2005): 593-609; Müller.

¹³⁵ Müller, "Epigenetic Innovation."

en l'explication des *conditions réalisatrices* des changements déchainés par les conditions initiatrices, c'est-à-dire en les propriétés des systèmes ontogéniques: la combinatoire entre les équilibres temporellement stables et les phénomènes de seuil explique comment la variation continue de paramètres ontogéniques peut donner lieu à des phénomènes discontinus; ainsi, un changement de contexte (initié par hétérochronie ou hétérotopie) peut conduire à la formation de structures nouvelles à partir de capacités interactives pré-existantes. Vues sous cet angle, les nouveautés émergent comme des effets secondaires de modifications évolutives des systèmes ontogéniques.

La distinction entre conditions initiatrices et réalisatrices (ou autrement, entre causes structurelles et causes déclenchantes) permet d'éclaircir certains malentendus qu'on remarquait plus haut par rapport à la conception de l'évolution de la DST, comme d'ailleurs de certaines interprétations de l'écologie évolutionnaire du développement. Dans la perspective morphogénétique, les facteurs environnementaux en eux-mêmes ne peuvent se considérer comme les causes d'une nouveauté, mais comme des valeurs d'un paramètre dont le changement provoque la génération d'un nouveau range de morphologies. Si, par exemple, un changement environnemental altère le contenu en sodium de l'environnement embryologique, les propriétés adhésives des cellules changeront aussi, en donnant lieu à des transformations morphologiques dramatiques. Dans la perspective morphogénétique, la cause du changement n'est pas le changement du sodium, mais de la valeur de la variable d'adhésion des cellules. Du point de vue des règles de construction (dans ce cas, l'adhésion différentielle) il est indifférent que le changement de la valeur de la variable adhésion soit dépendant de la composition de l'environnement cellulaire ou qu'il soit codifié génétiquement. On retrouve ainsi, dans la perspective évolutionniste, la dialectique aristotélicienne entre causalité efficiente (les conditions initiatrices) et causalité formelle-finale (les conditions réalisatrices).

Des contraintes à l'évolvabilité: le retour des puissances

L'exploration du caractère créatif du développement ne se borne pas à la question de l'origine évolutive de la forme, mais elle a changé encore la compréhension causale de la stabilité des morphologies. Tandis que dans les années 1980 le règne de l'adaptationnisme et la biologie moléculaire a concentré le débat sur la relation entre évolution et développement autour de la notion négative de contrainte, en soulignant les limitations que les systèmes ontogéniques imposent à la variation moléculaire et la sélection naturelle, dans ces dernières années l'évo-dévo a insisté sur le potentiel génératif des contraintes: les systèmes ontogéniques ne restreignent seulement l'ensemble de formes possibles, mais fournissent encore de nouvelles opportunités pour le changement évolutif¹³⁶. Autrement dit: le rôle joué par le développement dans l'évolution

¹³⁶ Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución*; Alberch, "The generative and regulatory roles of development in evolution"; Alberch, "The logic of monsters."

ne consiste pas à contraindre mais à *générer* la variation morphologique, en déterminant ce qui est possible et, au sein de ceci, ce qui est le plus probable¹³⁷. Dans le but de capturer le caractère créateur du développement, l'évo-dévo contemporaine a entériné de nouveaux termes comme la *variabilité* ou l'*évolvabilité* qui incorporent à la théorie évolutive des principes génératifs absents dans le cadre classique.

La recherche de la *variabilité* des mécanismes ontogéniques permet de faire des prédictions inconcevables dans le paradigme darwinien¹³⁸. Tandis que dans le cadre synthétique l'évolution peut seulement s'expliquer au moyen de l'inférence a posteriori des faits historiques, l'évo-dévo suppose que, une fois données les propriétés génératives des systèmes ontogéniques, on peut obtenir seulement un nombre limité de solutions phénotypiques, ce qui permet de déterminer les relations entre différents phénotypes et de comparer le rang de patrons possibles avec les formes naturelles. Ce "structuralisme génératif" rend compte non seulement de l'invariance mais aussi de la génération et la transformation des morphologies; "[I]es règles génératives guident l'actualisation de la forme biologique dans le 'royaume du possible'", pour reprendre l'expression de Rieppel¹³⁹.

Or, la manière dans laquelle les différents programmes de l'évo-dévo sont capables de prédire le rang de morphologies que les mécanismes ontogéniques peuvent générer est fort différente. La génétique évolutionnaire du développement peut prédire mais non *reproduire* la variation possible associée à un certain système morphologique. Par contre, l'approche morphogénétique peut en principe simuler les routes évolutives ouvertes à chaque type ontogénique. Ainsi, Salazar-Ciudad et Jernvall ont recherché les conséquences évolutives des différentes propriétés variationnelles des mécanismes ontogéniques, en vérifiant des conclusions fondamentales par rapport aux nouveautés¹⁴⁰: étant donné la complexité de la relation génotype-phénotype dans les mécanismes morphodynamiques, ils seront probablement impliqués dans la génération de nouveautés évolutives et on peut attendre que, tout au long de l'évolution, ils seront remplacés par les mécanismes morphostatiques, en évitant la génération de formes aberrantes. Dans des régimes environnementaux très permissifs, les phénotypes complexes donneront lieu à une explosion de la disparité morphologique, tandis que les phénotypes simples peuvent évoluer d'une façon plus graduelle, en s'adaptant aux pressions sélectives.

¹³⁷ Alberch, "The generative and regulatory roles of development in evolution"; G. B. Müller et S. A. Newman, "Origination of Organismal Form: The Forgotten Cause in Evolutionary Theory," dans *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology* (Bradford Books, 2003), 3-10; I. Salazar-Ciudad, "Developmental constraints vs. variational properties: how pattern formation can help to understand evolution and development," *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 306B, n° 2 (2006): 107-125.

¹³⁸ Müller, "Six Memos for Evo-Devo."

¹³⁹ Rieppel, "Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes," 299.

¹⁴⁰ Salazar-Ciudad et Jernvall, "How different types of pattern formation mechanisms affect the evolution of form and development."

Néanmoins, le potentiel prédictif de l'approche ontogénique à l'évolution n'est pas dépourvu de problèmes. De nombreux auteurs ont blâmé le 'platonisme' de certains biologistes évolutionnaires du développement, particulièrement des structuralistes de processus, en les accusant d'ignorer l'historicité et la mutabilité des lois ontogéniques¹⁴¹. D'autres auteurs ont réagi avec des positions plus conciliatoires. Ainsi, Richardson considère que la génétique des populations et l'évo-dévo ne sont pas incompatibles mais ont des domaines explicatifs différents: les programmes de recherche comme celui représenté par la mécanique statistique de Kauffman ne s'occupent pas de l'évolution des structures organiques particulières, mais des patrons généraux qu'on peut attendre de trouver dans l'évolution des systèmes génétiques régulateurs¹⁴².

Pourtant, bien que cette division d'objectifs épistémologiques puisse en effet s'appliquer à certains projets théoriques appartenant à l'évo-dévo, la perspective morphogénétique a démontré une compréhension beaucoup plus complexe de la relation entre histoire et développement. D'un côté, la recherche morphogénétique des propriétés variationnelles reconnaît, comme on l'a vu plus haut, que l'espace du possible évolue dans l'histoire des clades, de sorte que les morphologies possibles ne sont pas également probables dans tous les stades de l'évolution d'un taxon¹⁴³. D'un autre côté—comme Alberch l'a remarqué, l'ordre évolutif résulte de la combinatoire d'agents déterministes à deux échelles (la dynamique du développement et la sélection naturelle)¹⁴⁴, mais il s'agit d'un déterminisme relatif. L'échelon épigénétique émerge, de ce point de vue, comme un règne de déterminisme entre deux sources d'incertitude¹⁴⁵: dans la perspective du développement, bien que l'embryogénèse puisse sembler déterministe à l'échelon macroscopique, où "le comportement exhibe une coordination globale", l'échelon cellulaire se comporte plutôt de façon stochastique¹⁴⁶; du point de vue populationnel, la contingence historique résultant de l'interaction entre les contraintes et la dynamique adaptative explique que les formes les plus probables en tenant compte des propriétés dynamiques d'un système ontogénique ne soient toujours sélectionnés. Les mécanismes ontogéniques et la sélection naturelle ne sont pas alors des 'filtres' indépendants, puisque le processus évolutif est profondément interactif: lorsqu'un phénotype est sélectionné, un système ontogénique l'est aussi, lequel, assujéti à la contingence historique, ouvrira un nouvel éventail de potentialités.

¹⁴¹ P. E. Griffiths, "Darwinism, process structuralism, and natural kinds," *Philosophy of Science* 63, n° 5 (1996): 1–9.

¹⁴² R. C. Richardson, "Complexity, self-organization and selection," *Biology and Philosophy* 16, n° 5 (2001): 653–682.

¹⁴³ D. M. Raup et S. J. Gould, "Stochastic Simulation and Evolution of Morphology—Towards a Nomenclature of Paleontology," *Systematic Zoology* 23, n° 3 (1974): 305–322.

¹⁴⁴ Alberch, "The logic of monsters," 46.

¹⁴⁵ Alberch, "Convergence and parallelism in foot morphology in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. I. Function."

¹⁴⁶ Oster et Alberch, "Evolution and bifurcation of developmental programs," 444.

De fait, l'évo-dévo a reconnu que la sélection devrait favoriser ces systèmes génératives qui augmentent le potentiel évolutif de leurs porteurs¹⁴⁷. Le genre de sélection impliqué par la notion d'évolvabilité est fort différent de la sélection locale de l'adaptationnisme, comme on a déjà vu par rapport à la sélection stabilisatrice: la sélection ne se conçoit pas seulement comme un mécanisme générateur d'adaptations, mais encore comme un processus qui, promouvant l'*évolvabilité*, c'est-à-dire la capacité d'évoluer, sélectionne ces mécanismes générateurs d'adaptabilité (variation non létale) qui rendent possible l'évolution même.

La conception d'évolvabilité avait été implicitement maniée corrélativement aux premières formulations du concept de contrainte. Ainsi, Riedl¹⁴⁸ a conçu les contraintes comme une condition nécessaire de l'évolvabilité, qui serait gênée si elle soit confrontée à un nombre trop haut de grades de liberté. Néanmoins, le terme 'évolvabilité' (*evolvability*) fut paradoxalement entériné par Dawkins, précisément lorsque dans le processus de construction d'un programme d'évolution artificielle, il s'est vu obligé d'introduire l'embryologie pour connecter génotype et phénotype¹⁴⁹: pour qu'un système ontogénique soit évolvable, il faut que les mutations affectent son organisation de manière qu'elles mènent à des résultats viables avec une probabilité suffisamment haute. Dans cet esprit, Gerhart et Kirschner¹⁵⁰ ont exploré en détail comment certaines propriétés des processus ontogéniques (la modularité, la robustesse, la connexion régulatrice faible et le comportement exploratoire) pourraient faciliter la génération de variation par changement aléatoire. Dans la perspective morphogénétique, l'évolvabilité a été recherchée du point de vue des propriétés dynamiques des systèmes génératifs; selon Alberch¹⁵¹, la stabilité et la variabilité, basée sur les seuils ontogéniques, définissent l'évolvabilité des systèmes ontogéniques: la capacité d'évoluer requiert que le système soit stable face aux perturbations mais pas tellement qu'il soit immune à absorber le changement.

Le développement des concepts de variabilité et évolvabilité met en évidence comment les mécanismes ontogéniques agissent en même temps comme des unités explicatives et comme des unités de changement évolutif¹⁵². En ce sens, l'évo-dévo se rebelle contre la dichotomie entre causes prochaines et ultimes, en recherchant

¹⁴⁷ Depew et Weber, *Darwinism evolving*.

¹⁴⁸ Riedl, *Order in living organisms*.

¹⁴⁹ R. Dawkins, "The evolution of evolvability," *Artificial life* 6 (1989): 201–220.

¹⁵⁰ J. Gerhart et M. Kirschner, *Cells, embryos, and evolution: Toward a cellular and developmental understanding of phenotypic variation and evolutionary adaptability* (Malden, Mass.: Blackwell Science, 1997); M. Kirschner et J. Gerhart, "Evolvability," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95, n° 15 (1998): 8420.

¹⁵¹ Alberch, "From genes to phenotype."

¹⁵² Wagner, Chiu, et Laubichler, "Developmental Evolution as a Mechanistic Science"; Arthur, "The concept of developmental reprogramming"; von Dassow et Munro, "Modularity in animal development and evolution."

“comment le développement (causalité prochaine) affecte à l'évolution (causalité ultime) et comment le développement même a évolué”¹⁵³.

Le nouvel accent sur la mutabilité des systèmes de développement a entraîné une transformation radicale de la signification des concepts morphologiques. Dans la section précédente, on a exploré les diverses manières dans lesquelles la modularité, l'homologie, les nouveautés et les plans corporels sont expliqués du point de vue du développement. On examine maintenant comment tous ces concepts agissent aussi, dans la perspective de l'évo-dévo, comme des unités explicatives de l'évolution morphologique.

Étant donné que l'évolution morphologique dépend en grande partie de la réplication et la modification des champs morphogénétiques comme les mandibules des insectes ou le caparaçon des tortues¹⁵⁴, la *modularité* des animaux se conceptualise comme l'un des facteurs principaux permettant l'évolution. La ‘presque indépendance’ des caractères¹⁵⁵ permet à certaines trajectoires ontogéniques de changer sans affecter d'autres, ce qui à son tour fait possible que les homologues fonctionnent comme des “blocs de construction d'adaptation phénotypique”¹⁵⁶, car la sélection peut agir de manière indépendante sur certains modules, en augmentant la probabilité d'adaptation.

En ce qui concerne la transformation évolutive des parties, toutes les conceptualisations ontogéniques de l'*homologie* permettent d'expliquer le changement des homologues. Donc, du point de vue de l'évolvabilité, les homologues peuvent se redéfinir comme des unités d'évolution phénotypique ontogéniquement individualisées qui partagent certaines propriétés variationnelles et déterminent ainsi les dimensions dans lesquelles la variation phénotypique peut arriver¹⁵⁷.

Finalement, le concept de *plan corporel* a été aussi interprété comme un concept variationnel; selon Gerhart et Kirschner¹⁵⁸, le stade phylotypique a une fonction essentielle dans l'activation et l'orientation des processus de développement ultérieurs, de sorte que la stabilisation évolutive du plan corporel peut être positive pour la diversification morphologique.

L'interprétation de la modularité, l'homologie et le plan corporel comme des concepts variationnels permet de surmonter les objections classiquement adressées aux idéations mécanistes de la notion de type, à savoir: l'historicité et la variabilité intrinsèques aux entités biologiques. D'abord, les classes homéostatiques de propriétés sont définies comme classes historiques, puisque “le regroupement de propriétés

¹⁵³ B. K. Hall, *Evolutionary developmental biology* (Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999), 4.

¹⁵⁴ Gilbert, Opitz, et Raff, “Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology.”

¹⁵⁵ R. C. Lewontin, *The genetic basis of evolutionary change*, Columbia biological series 25 (New York: Columbia University Press, 1974).

¹⁵⁶ G. P. Wagner, “The biological homology concept,” *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, n° 1 (1989): 51–69.

¹⁵⁷ Wagner, “Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity”; Brigandt, “Typology now.”

¹⁵⁸ Gerhart et Kirschner, *Cells, embryos, and evolution*.

est maintenu dans le temps moyennant des mécanismes de réplication ou transmission de l'information entre les membres d'une classe"¹⁵⁹. À son tour, l'‘imperfection’ dans la transmission d'information permet d'expliquer la variabilité des mécanismes ontogéniques. Comme l'on remarqué Rieppel y Wagner¹⁶⁰, tandis que les atomes admettent de généralisations très étendues, les types biologiques sont soumis à des lois limitées à des domaines spatio-temporels dont la portée peut varier extraordinairement. S'il faut pas que tous les éléments d'un caractère soient homologues est précisément parce que quelques structures partagent certains mécanismes ontogéniques mais différent dans d'autres. Ainsi, les mêmes modules ontogéniques peuvent fonctionner dans les stades précoces de l'ontogénie des appendices d'insectes et vertébrés, ce qui permet de généraliser l'explication des premiers stades du développement des membres¹⁶¹. C'est parce que la plasticité des mécanismes homéostatiques empêche qu'ils soient universels que les modules ontogéniques peuvent évoluer¹⁶².

La question de l'évolvabilité révèle l'incommensurabilité entre les approches populationnelle et typologique. Comme on l'a vu dans la première section, la théorie synthétique limite l'intervention de la biologie du développement à dévoiler la manière dans laquelle les changements évolutifs auraient été réalisés dans chacun des individus composant une population. Étant donné que pour l'adaptationnisme les populations (non les individus) sont le sujet de l'évolution, l'une des critiques les plus habituelles à la conception ontogénique de l'évolution est qu'elle seulement peut être appliquée si l'on conçoit la phylogénie comme une espèce d'embryologie individuelle. Comme l'a remarqué Amundson¹⁶³, pour le structuralisme ne sont pas les individus, mais les systèmes ontogéniques, qui évoluent. Cette idée implique un défi sérieux à la théorie néo-darwinienne, puisque les organismes ne sont pas conçus comme le substrat passif de l'évolution, mais ils se révèlent (de même que dans la biologie aristotélicienne et la morphologie du développement) le moteur de leur propre transformation¹⁶⁴. Or, les systèmes ontogéniques ne sont pas conçus dans l'évo-dévo comme des systèmes individuels mais abstraits, de sorte qu'il faut mieux parler de ‘types génératifs’. Le tour ontologique et épistémologiste impliqué par le “structuralisme génératif”¹⁶⁵ agit autant dans les explications ontogéniques de la conservation des formes que dans celles rendant compte de leur génération. Néanmoins, bien que la régulation ontogénique de l'unité de plan remît en cause l'omni-

¹⁵⁹ Boyd, “Kinds, complexity and multiple realization.”

¹⁶⁰ Rieppel, “Modules, kinds, and homology”; Rieppel, “‘Type’ in morphology and phylogeny”; Wagner et Wagner, “Characters, units and natural kinds: an introduction”; Wagner, “Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity.”

¹⁶¹ Griffiths, “Squaring the circle,” 217.

¹⁶² Wagner, “Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity.”

¹⁶³ Amundson, *The Changing Role of the Embryo*, 226.

¹⁶⁴ Keller, *Making sense of life*, 40?

¹⁶⁵ Rieppel, “Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes.”

potence de la sélection naturelle, elle permet de considérer encore le développement comme la cause proximale de l'évolution: même si limitée par les contraintes du développement, il est possible d'argumenter que la sélection pourvoie, en définitive, le pourquoi des transformations spécifiques. C'est en rendant compte, non de l'invariance, mais de la génération et la transformation des morphologies, que l'évo-dévo met en évidence le vrai défi philosophique impliqué par la compréhension de la forme à la lumière du développement; lorsque, en partant de l'interrogation sur le possible, on prédit les formes générables par un système ontogénique, l'identification du développement avec les causes proximales n'a plus du sens. La capacité évolutive de l'architecture ontogénique se manifeste à niveau populationnel comme un "rang de variation phénotypique". Dans ce contexte, le terme 'évolution' reprends sa signification originnaire, se rapportant au processus ontogénique de 'déploiement'¹⁶⁶. En ce sens-ci, les propriétés des systèmes ontogéniques se révèlent des phénomènes inexplicables dans le paradigme darwinien. La modularité, par exemple, n'est pas une propriété individuelle qui contribue au succès reproductif d'un organisme en particulière, mais une propriété variationnelle qui seulement peut se prédiquer d'un système, de sorte qu'il faut que les mécanismes par lesquels elle évolue soient différents de ceux régissant l'adaptation¹⁶⁷. L'évo-dévo et particulièrement le programme morphogénétique, n'implique pas simplement l'intégration de la biologie du développement dans la Synthèse Moderne, mais elle suppose une altération dramatique de la structure de la théorie évolutive, une révolution morphologique (non logique) qui redonne à la forme le rôle principal perdu dans le darwinisme.

4. CONCLUSIONS

- La structure explicative de la génétique des populations implique deux stades où le hasard moléculaire et la nécessité adaptative se rassemblent pour rendre compte de la dynamique évolutive. Avec l'explication de l'évolution en termes de dynamique populationnelle, l'externalisation du changement organique préparée par l'atomisation systématique des organismes en classes des caractères et la réduction de la fonction biologique à l'adaptation écologique se consomme. La séparation entre évolution et développement initiée par Darwin et complétée par la génétique des populations et la théorie chromosomique de l'hérédité retire à la forme tout rôle possible dans l'explication de l'évolution.
- La réaction à cette caractérisation du processus évolutif vint du front tant descriptive qu'explicatif: les disciplines morphologiques ont nié que les propriétés du morpho-espace soient celles attendues par le modèle darwinien et, en consé-

¹⁶⁶ Ibid., 305.

¹⁶⁷ Wagner et Altenberg, "Perspective"; Wagner, "Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity"; Raff, *The shape of life*.

quence, qu'elles soient explicables par la combinatoire de la variation moléculaire et la sélection naturelle.

- La 'révolte morphologique' et la 'révolte mécaniste' confluent dans l'évo-dévo: la structure du morphe-espace signale la logique gouvernant la construction des formes possibles disponibles pour la sélection.
- En raison du concept de causalité ontogénique, on peut distinguer deux programmes de recherche dans l'évo-dévo: la *génétique évolutive du développement* définit l'évolution comme le produit de changements dans les gènes régulateurs; l'*approche morphogénétique* recherche les changements dans les mécanismes à toutes les échelles organisationnelles liées avec les changements évolutifs. Comme nous avons essayé de démontrer, la 'supériorité épistémologique' du programme morphogénétique réside en sa capacité d'intégrer le programme génétique.
- Dans ses deux versants, l'évo-dévo retrouve les problèmes classiques de la morphologie dans une perspective mécaniste. Les contraintes du développement expliquent les identités morphologiques, tandis que les propriétés variationnelles des systèmes ontogéniques rendent compte autant de la variation des homologues que de l'origine de nouvelles structures. L'explication ontogénique des homologues, les convergences morphologiques, les plans corporels, l'origine des Baupläne animaux et les nouveautés évolutives permettent de reformuler la typologie et la téléologie à la lumière de la causalité du développement: les capacités variationnelles des mécanismes ontogéniques permettent d'inférer les directions possibles du changement évolutif, ainsi que d'intégrer l'historicité et la variabilité des types.

Conclusions

Tout au long de ce travail on a vérifié comment les deux ontologies de la biologie associées aux objectifs épistémologiques de la taxinomie et la morphologie déterminent l'organisation de la diversité organique en classes et types, ce que, à son tour, conditionne les théories explicatives de la forme qui se sont maniées dans la biologie fonctionnelle, la biologie du développement et la biologie évolutive. Si pour argumenter notre thèse on a opté pour une systématisation thématique des domaines biologiques où le problème de la forme apparaît, afin de systématiser nos conclusions, nous résumons ces deux grandes interprétations de la forme organique dans toutes leurs dimensions (Cf. Table 1).

		La forme comme classe	La forme comme type
Caractérisation	<i>La caractérisation de la forme</i>	Classes (taxons)/propriétés	Tout et partie Baupläne et homologies
	<i>Forme et temps</i>	Taxinomie phylogénétique • Lignages de caractères (apomorphies et synapomorphies)	Morphologie dynamique (morphologie du développement et morphologie évolutionniste) • Stabilité morphologique (homologie structurelle et nouveautés évolutives)
Explication	<i>Forme et fonction</i>	Adaptation	Activité et organisation
	<i>La génération de la forme</i>	Facteurs déterminants des traits morphologiques	Mécanismes génératifs
	<i>La dynamique du morpho-espace</i>	Dynamique populationnelle: hasard moléculaire et logique adaptative	Structuralisme génératif: les propriétés variationnelles des systèmes ontogéniques

Table 1. *La forme comme classe et la forme comme type*

La forme comme classe

Les objectifs épistémologiques de la taxinomie (la classification des espèces et, dans le cas de la systématique évolutionniste, l'explication de la spéciation) déterminent l'articulation de la diversité organique autour du concept de *classe*: soit comme des classes logiques, des regroupement statistiques ou des classes naturelles, les espèces sont conçues comme des ensembles d'individus, compris comme des

groupements de caractères; à son tour, la centralité de l'espèce oblige la taxinomie à se centrer sur les *différences* qui permettent de diviser les groupes taxinomiques.

Le fait que le transformisme darwinien remonte à la problématique de la taxinomie et la systématique conditionne la conceptualisation de la phénoménologie organique caractéristique du darwinisme: d'un côté, la perspective populationnelle doit être interprétée comme encore un pas dans la reconnaissance progressive de l'hétérogénéité des classes initiée par la taxinomie; d'un autre, la révolution darwinienne seulement peut se comprendre comme une révolution logique selon laquelle les relations taxinomiques, basées sur la similitude, sont réinterprétées comme des relations généalogiques. La systématique évolutionniste et la cladistique portent la réinterprétation phylogénétique des relations taxinomiques jusqu'à ses dernières conséquences; définie la similitude en vertu de l'ascendance commune, les critères morphologiques n'appartiennent plus à la définition de l'homologie et les plans corporels pour devenir critères simplement méthodologiques de reconnaissance de relations phylogénétiques.

À son tour, l'atomisation des organismes en classes de caractères prépare le terrain à l'explication externaliste du changement organique, facilitée par trois grands tours théoriques: (1) la réduction de la fonction biologique au problème de l'*adaptation écologique*, enracinée, d'une part, dans la problématique de la diversité spécifique associée à l'habitat caractéristique de la systématique et la biogéographie, et, d'un autre, dans l'argument du design de la théologie naturelle britannique; (2) la *conception atomiste de la causalité*, qui identifie les causes du développement et l'hérédité avec les facteurs déterminants des traits phénotypiques; (3) l'application de la *perspective populationnelle* au problème de l'adaptation écologique, qui permet de consommer une théorie particulière de la sélection naturelle.

La dissolution du concept de forme organique dans la théorie évolutive moderne n'est pas responsabilité de l'évolutionnisme ni du fonctionnalisme compris en absent, mais des formes particulières (dépendants de l'organisation logique de la diversité) que tous les deux prennent dans le darwinisme. Le double abandon phénoménologique et causal du problème de la forme dans la Synthèse Moderne explique qu'autant les disciplines morphologiques descriptives que la morphologie causale (la morphologie fonctionnelle et l'embryologie) cesseront d'être pertinentes dans l'élucidation de la causalité évolutive.

La forme comme type

Le but de la morphologie n'est pas classer les espèces mais définir et comparer la forme organique afin d'appréhender la logique gouvernant le morpho-espace. Des objectifs épistémologiques de la morphologie découle une conception de l'organisme et des formes d'organisation supérieures fort diverse à celle de l'organisation de la diversité en classes: (1) la définition de la forme ne se pose pas en termes de classes et propriétés, mais en vertu de la relation tout/partie; (2) l'organisation de la diversité autour le concept morphologique de type s'oppose autant à la recherche taxinomique des différences qu'à la description des formes; (3) le concept morphologique de type

s'applique autant aux plans d'organisation qu'aux parties animales, et les relations entre les parties s'établissent autant à l'intérieur des organismes comme entre organismes, espèces et taxons distincts; (4) la recherche de la variation morphologique révèle qu'elle succède dans certaines directions: les phénotypes sont discrets, c'est-à-dire ils tendent à être groupés dans de grands thèmes ou types morphologiques dont la variation est limitée; lorsque des nouveaux thèmes apparaissent, les transitions entre ceux-ci ne sont pas aléatoires.

La relation de la forme avec la temporalité biologique a des conséquences fort diverses dans la morphologie. Autant la morphologie du développement que la morphologie évolutionniste ont abordé le problème de la transformation diachronique de la forme dans deux perspectives: (a) la *transformiste*, où le temps est l'axe temporel où se succèdent les transformations, soit dans l'ontogénie ou dans la phylogénie; (b) la *dynamique*, qui essaye de capturer la temporalité de la forme, en comprenant le temps comme un paramètre interne au système morphologique. Dans cette perspective, le problème de l'identité structurelle devient celui de la stabilité morphologique et les transitions entre les régions peuplées du morpho-espace deviennent des sauts relatifs dans le temps ontogénique et évolutif.

La conceptualisation typologique du problème du morpho-espace explique que la tradition morphologique aie été associée à des stratégies explicatives radicalement différentes de celles de la tradition logique: (1) la morphologie fonctionnelle a conçu la fonction biologique comme activité et comme organisation, deux notions intrinsèquement dépendantes de la caractérisation formelle des structures biologiques; (2) la perspective morphogénétique identifie la causalité avec les mécanismes génératifs gouvernant la construction ontogénique de la forme; (3) l'évo-dévo explique les problèmes classiques de la morphologie, ce qui permet de retrouver la typologie et la téléologie dans une perspective causale: les contraintes du développement expliquent les identités morphologiques, tandis que les propriétés variationnelles des systèmes ontogéniques rendent compte autant de la variation des homologues que de l'origine de nouvelles structures.

Comme nous nous proposons dans l'introduction, l'exploration historique du problème de la forme organique nous a permis de clarifier le débat contemporain dans un double sens. D'un côté, notre reconstruction de la phylogénie conceptuelle du problème de la forme nous a permis d'identifier l'origine des grands problèmes fondateurs de la biologie contemporaine par rapport au problème de la forme: l'interprétation taxinomique de la diversité, qui remonte à la réinterprétation scolastique d'Aristote, la légitimation épistémologique kantienne de la méthode généalogique, la réinterprétation de la fonction organique facilitée par la théologie anglo-saxonne et la systématique, la conception atomiste de la causalité maniée par les premiers généticiens et certains embryologistes expérimentaux... D'un autre côté, nos régressions historiques nous ont permis d'aborder beaucoup de problèmes contemporains, en localisant les 'homoplasies conceptuelles' qui ont réapparu tout au long de l'histoire de la biologie par rapport au problème de la forme: la crise de l'essentialisme dans la taxonomie du XVIIIe siècle et dans la taxonomie numérique contemporaine, la distinc-

tion entre la méthode généalogique et la méthode morphologique, ainsi que entre la description historique et la mécanique générative du morpho-espace, ou les limites du critère embryologique d'homologie.

Redéfinie la dialectique entre la pensée populationnelle et typologique, se pose le problème de son articulation: s'agit-il des perspectives exclusives, réductibles, complémentaires, ou peut-on aspirer à articuler ces deux stratégies descriptives et explicatives? Comme on l'a vérifié tout au long de notre thèse, les concepts biologiques jouent divers rôles théoriques en fonction des fins épistémologiques des programmes de recherche. Dans cette perspective, beaucoup d'auteurs ont parié par la complémentarité des perspectives populationnelle et structuraliste. Rieppel et Amundson, par exemple, les ont considérées comme des programmes de recherche dirigés à des explananda distincts. Bien que, en partie, nous ayons défendu cette première approche à la problématique biologique, notre analyse du problème de la forme biologique démontre que le perspectivisme ne résout pas les tensions et les imbrications entre les divers disciplines biologiques. Au contraire: bien qu'une explication exhaustive de la forme requière d'intégrer l'analyse morphologique, fonctionnelle et causale¹, nous avons défendu la priorité épistémologique de l'analyse morphologique. La question de l'homologie illustre exemplairement ce point. Bien qu'on puisse distinguer différents concepts d'homologie en fonction des objectifs épistémologiques de la discipline qui le manie (phylogénétique, ontogénique et moléculaire)², les méthodes morphologiques permettant de déterminer l'identité entre les parties sont un pas épistémologique préalable indispensable pour établir les relations phylogénétiques, comprendre les variations associées aux fonctions adaptatives et identifier les mécanismes ontogéniques qui expliquent sa stabilité évolutive.

Notre recherche du problème de la forme a été possible grâce à la contextualisation historique, qui—comme on proposait dans l'introduction—nous a permis de clarifier le débat contemporain dans un double sens.

D'un côté, notre reconstruction de la phylogénie conceptuelle de la problématique morphologique nous a permis d'identifier l'origine des grands problèmes fondateurs de la biologie contemporaine, en identifiant les points d'inflexion dans lesquels certaines conceptualisations philosophiques du problème de la forme ont mené au présent scientifique: l'interprétation scolastique d'Aristote et la conceptualisation taxinomique de la diversité, la légitimation kantienne de la méthode généalogique et de la redéfinition phylogénétique de l'identité, la réinterprétation de la fonction organique de la théologie anglo-saxonne et la systématique et l'adaptationnisme, la conception atomiste de la causalité de certains embryologistes expérimentaux du début du XXe siècle et l'identification actuelle des causes du développement avec les facteurs déterminants des traits morphologiques...

D'un autre côté, nos régressions historiques nous ont permis d'aborder certains problèmes contemporains en localisant les 'homoplasies conceptuelles' qui ont réap-

¹ Dullemeijer et Zweers, "The variety of explanations of living forms and structures."

² Brigandt, "A Theory of Conceptual Advance."

paru tout au long de l'histoire de la biologie: la crise de l'essentialisme, la distinction entre la méthode généalogique et la méthode morphologique, ou entre la description historique et la mécanique générative du morpho-espace, les limites du critère embryologique d'homologie... Bien que ces débats soient conceptuellement parallèles, certaines questions apparaissent dans le passé avec une plus grande clarté pour être dissociées d'autres débats. La mise en question de l'essentialisme dans le taxinomie pré-darwinienne, par exemple, se pose dans le contexte du fixisme, ce qui nous a permis de comprendre les défis épistémologiques et ontologiques impliqués par la méthode des exemplaires en marge de la question de l'évolution, qui a tellement conditionné le débat contemporain.

Si dans l'introduction on constatait l'absence de concepts morphologiques dans la biologie post-synthétique, tout au long de notre thèse nous avons démontré comment la biologie contemporaine a été repeuplée des notions morphologiques. La forme reparaît comme objet de recherche, comme instrument méthodologique et comme cause.

Références

- Abouheif, E., M. Akam, W. J. Dickinson, P. W.H Holland, A. Meyer, N. H. Patel, R. A. Raff, V. L. Roth, et G. A. Wray. "Homology and developmental genes." *Trends in Genetics* 13, n° 11 (1997): 432-433.
- Alberch, P. "Convergence and parallelism in foot morphology in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. I. Function." *Evolution* (1981): 84-100.
- . "Developmental constraints in evolutionary processes." Dans *Evolution and Development: Report of the Dahlem Workshop on Evolution and Development*, 313. Berlin, 1982.
- . "From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability." *Genetica* 84, n° 1 (1991): 5-11.
- . "Morphological variation in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*." *Evolution* 37, n° 5 (1983): 906-919.
- . "Ontogenesis and Morphological Diversification." *Integrative and Comparative Biology* 20, n° 4 (1980): 653-667.
- . "Problems with the interpretation of developmental sequences." *Systematic Zoology* 34, n° 1 (1985): 46-58.
- . "The generative and regulatory roles of development in evolution." *Environmental adaptation and evolution* (1982): 19-36.
- . "The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution." *Geobios* 12 (1989): 21-57.
- Alberch, P., et E. A. Gale. "A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibians." *Evolution* 39, n° 1 (1985): 8-23.
- . "Size dependence during the development of the amphibian foot. Colchicine-induced digital loss and reduction." *Development* 76, n° 1 (1983): 177.
- Alberch, P., S. J. Gould, G. F. Oster, et D. B. Wake. "Size and shape in ontogeny and phylogeny." *Paleobiology* 5, n° 3 (1979): 296-317.
- Allen, G. E. "A Century of Evo-Devo: The Dialectics of Analysis and Synthesis in Twentieth Century Life Science." Dans *From embryology to evo-devo*, édité par J. Maienschein et M. D. Laubichler, 123-168. Cambridge: MIT Press, 2006.
- . "Heredity under an embryological paradigm: The case of genetics and embryology." *Biological Bulletin* 168 (1985): 107-121.
- Alvargonzález, D. "El darwinismo visto desde el materialismo filosófico." *El Basilisco* 20 (1996): 3-46.
- . *El sistema de clasificación de Linneo*. Pentalfa Ediciones, 1992.
- Amundson, R. *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*. Cambridge University Press, 2005.
- . "Two concepts of constraint: Adaptationism and the challenge from developmental biology." *Philosophy of Science* (1994): 556-578.
- . "Typology Reconsidered: Two Doctrines on the History of Evolutionary Biology." *Biology and Philosophy* 13, n° 2 (1998): 153-177.
- Amundson, R., et G. V. Lauder. "Function without purpose." *Biology and Philosophy* 9, n° 4

- (1994): 443–469.
- Appel, T. A. *The Cuvier-Geoffroy Debate: French Biology in the Decades Before Darwin*. USA: Oxford University Press, 1987.
- Arber, A. B. *The natural philosophy of plant form*. University Press, 1950.
- Aristóteles. *Acerca del Alma*. Traduit par T. Calvo Martínez. Madrid: Gredos, 1978.
- . *Investigación sobre los animales*. Editorial Gredos, 1992.
- . *Las partes de los animales*. Traduit par E. Jiménez Sánchez-Escariche. Gredos. Madrid, 2000.
- . *Metafísica*. Traduit par Calvo Martínez, T. Introducción, traducción y notas de Tomás Calvo Martínez. Madrid: Gredos, 1994.
- . *Reproducción de los animales*. Traduit par Sánchez, E. Madrid: Gredos, 1994.
- Arnold, S. J. “Morphology, Performance and Fitness.” *American Zoologist* 23, n° 2 (1983): 347–361.
- Arnold, S. J., P. Alberch, V. Csányi, R. C. Dawkins, S. B. Emerson, B. Fritzsche, T. J. Horder, J. Maynard Smith, M. J. Starck, et E. S. Vrba. *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates*. Wiley Chichester, 1989.
- Arthur, W. “The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms.” *Evolution & Development* 2, n° 1 (2000): 49–57.
- . “The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology.” *Nature* (2002): 757–764.
- . *The origin of animal body plans: A study in evolutionary developmental biology*. Cambridge University Press, 1997.
- Assis, L. C. S. “Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics.” *Cladistics* 25, n° 5 (2009): 528–544.
- Balan, B. *L'Ordre et le temps: l'anatomie comparée et l'histoire des vivants au XIXe siècle*. J. Vrin, 1979.
- Balme, D. M. “Aristotle’s Biology was not essentialist.” Dans *Philosophical Issues in Aristotle’s Biology*, 291–312, 1987.
- . “Aristotle’s use of division and differentiae.” Dans *Philosophical Issues in Aristotle’s Biology*, édité par J. G. Lennox et A. Gotthelf, 69–89. Cambridge: Cambridge University Press, 1987.
- Bateson, W. *Materials for the study of variation: treated with especial regard to discontinuity in the origin of species*. London: Macmillan and co., 1894.
- de Beer, G. *Embryos and Ancestors*. Oxford, The Clarendon Press, New York, Oxford University Press., 1958.
- . *Homology, an Unsolved Problem*. Oxford University Press, 1971.
- Beloussov, L. V, et V. I Grabovsky. “Morphomechanics: goals, basic experiments and models.” *International Journal of Developmental Biology* 50, n° 2 (2006): 81.
- Beloussov, L. V. “Form, rather than Features of Form Features. A Review of the Book by V. G. Cherdantsev *Morfogenez i evolyutsiya (Morphogenesis and Evolution)*, Moscow: KMK, 2003.” *Russian Journal of Developmental Biology* 35, n° 5 (9, 2004): 326–328.
- Benson, R. H. “Deformation, Da Vinci’s concept of form, and the analysis of events in evolutionary history.” *Palaeontology, Essential of Historical Geology* (1982): 241–77.
- Bertalanffy, L. von. *Modern theories of development*. Traduit par J. H. Woodger. Oxford university press, H. Milford, 1933.
- Bock, W. J. “Concepts and methods in ecomorphology.” *Journal of Biosciences* 19, n° 4 (1994): 403–413.
- . “Organisms as Functional Machines: A Connectivity Explanation.” *Amer. Zool.* 29,

- n° 3 (1989): 1119-1132.
- . “The Definition and Recognition of Biological Adaptation.” *American Zoologist* 20, n° 1 (1980): 217-227.
- . “The Nature of Explanations in Morphology.” *American Zoologist* 28, n° 1 (1988): 205-215.
- Bock, W. J., et G. von Wahlert. “Adaptation and the Form-Function Complex.” *Evolution* 19, n° 3 (1965): 269-299.
- Bolker, J. A. “Modularity in Development and Why It Matters to Evo-Devo.” *Amer. Zool.* 40, n° 5 (2000): 770-776.
- Bolker, J. A., et R. A Raff. “Developmental genetics and traditional homology.” *BioEssays* 18, n° 6 (1996): 489-494.
- Bookstein, F. L. “Foundations of Morphometrics.” *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, n° 1 (1982): 451-470.
- . “The study of shape transformation after D'Arcy Thompson.” *Math. Biosci* 34 (1977): 177-219.
- Bowler, P. J. *Life's splendid drama: evolutionary biology and the reconstruction of life's ancestry, 1860-1940*. University of Chicago Press, 1996.
- . *The Non-Darwinian Revolution*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1988.
- . “Variation from Darwin to the modern synthesis.” Dans *Variation*, édité par B. K. Hall et B. Hallgrímsson, 9-27, 2005.
- Boyd, R. “Kinds, complexity and multiple realization.” *Philosophical Studies* 95, n° 1 (1999): 67-98.
- Brigandt, I. “A Theory of Conceptual Advance: Explaining Conceptual Change in Evolutionary, Molecular, and Evolutionary Developmental Biology,” 2006.
- . “Homology in comparative, molecular, and evolutionary developmental biology: the radiation of a concept.” *Journal of Experimental Zoology* 299, n° 1 (2003): 9-17.
- . “Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability.” *Biology and Philosophy* 22, n° 5 (2007): 709-725.
- Briggs, D. E. G. *Evolving form and function: fossils and development : proceedings of a symposium honoring Adolf Seilacher for his contributions to paleontology, in celebration of his 80th birthday*. New Haven, Connecticut: Peabody Museum of Natural History, Yale University, 2005.
- Brusca, R. C., et G. J. Brusca. *Invertebrates*. Sinauer Associates, 1990.
- Budd, G. E., et S. Jensen. “A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla.” *Biological Reviews* 75, n° 2 (2000): 253-295.
- Bueno, G. “Confrontación de doce tesis características del sistema del Idealismo trascendental con las correspondientes tesis del Materialismo filosófico.” *El Basilisco* 35. Segunda Época (2004): 3-40.
- . “Los límites de la evolución en el ámbito de la Scala Naturae.” Dans *Conferencia Internacional sobre Evolucionismo y Racionalismo*, 49-87, 1998.
- Buffon, G. L. L., et L. J. M. Daubenton. *Histoire naturelle générale et particulière : avec la description du Cabinet du Roy*, 1749.
- Cain, A. J. “Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy.” *Proceedings of the Linnean Society of London* 169, n° 1 (1958): 144-163.
- Camardi, G. “Richard Owen, Morphology and Evolution.” *Journal of the History of Biology* 34, n° 3 (2001): 481-515.
- Carroll, S. B. *Endless forms most beautiful: The new science of evo devo and the making of the animal kingdom*. WW Norton & Company, 2005.
- Carroll, S. B., J. K. Grenier, et S. D. Weatherbee. *From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design*. Madison, Wisconsin: Blackwell Publishing, 2001.

- Cassirer, E. *Kant, vida y doctrina*. 2nd éd. México D.F.: Fondo de Cultura Económica, 1974.
- Classen-Bockhoff, R. "Plant Morphology: The Historic Concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber." *Ann Bot* 88, n° 6 (2001): 1153-1172.
- Coleman, W. "Morphology in the evolutionary synthesis." Dans *The Evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*, édité par E. Mayr et W. B. Provine, 174-180. Harvard University Press, 1998.
- Collier, J. R., N. A.M Monk, P. K Maini, et J. H Lewis. "Pattern formation by lateral inhibition with feedback: a mathematical model of delta-notch intercellular signalling." *Journal of Theoretical Biology* 183, n° 4 (1996): 429-446.
- Craver, C. F. "Role Functions, Mechanisms, and Hierarchy." *Philosophy of Science* 68, n° 1 (2001): 53-74.
- Crubellier, M., et P. Pellegrin. *Aristote: le philosophe et les savoirs*. Seuil. Paris, 2002.
- Cummins, R. "Functional analysis." *The Journal of Philosophy* 72, n° 20 (1975): 741-765.
- Cuvier, G. *Leçons d'anatomie comparée*. 5 vol. Crochard et cie, 1800.
- Darwin, C. *El origen de las especies*. 6th éd., 1859.
- . *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle, ou La lutte pour l'existence dans la nature*. Traduit par J. J. Moulinié. Paris: C. Reinwald et Cie., 1873.
- von Dassow, G., et E. Munro. "Modularity in animal development and evolution: elements of a conceptual framework for EvoDevo." *J. Exp. Zool.(Mol. Dev. Evol.)* 285 (1999): 307-325.
- Davidson, E. H. *Genomic regulatory systems: development and evolution*. San Diego: Academic Press, 2001.
- Dawkins, R. "The evolution of evolvability." *Artificial life* 6 (1989): 201-220.
- . *The selfish gene*, 1976.
- Denton, M., et C. Marshall. "Laws of form revisited." *Nature* 410, n° 6827 (2001): 417-417.
- Denton, M. J, C. J Marshall, et M. Legge. "The protein folds as platonic forms: new support for the pre-Darwinian conception of evolution by natural law." *Journal of theoretical biology* 219, n° 3 (2002): 325-342.
- Depew, D. J., et B. H. Weber. *Darwinism evolving*. MIT Press, 1995.
- De Robertis, E. M. "Evo-Devo: Variations on Ancestral Themes." *Cell* 132, n° 2 (2008): 185-195.
- De Robertis, E. M., E. A. Morita, et K. W. Cho. "Gradient fields and homeobox genes." *Development* 112, n° 3 (1991): 669-678.
- De Robertis, E. M., et Y. Sasai. "A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria." *Nature* 380, n° 6569 (1996): 37-40.
- Di Gregorio, M. A. "A wolf in sheep's clothing: Carl Gegenbaur, Ernst Haeckel, the vertebral theory of the skull, and the survival of Richard Owen." *Journal of the History of Biology* 28, n° 2 (1995): 247-280.
- Dobzhansky, T. G. *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press, 1937.
- Driesch, H. *Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie: eine kritische Studie*. Jena: Gustav Fischer, 1891.
- . *The Science and Philosophy of the Organism*. Vol. 2. London: Adam and Charles Black, 1908.
- Duboule, D. "Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate Bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony." *Development. Supplement* (1994): 135.
- Dullemeijer, P. "Functional morphology and evolutionary biology." *Acta biotheoretica* 29, n° 3 (1980): 151-250.
- Dullemeijer, P., et G. A. Zweers. "The variety of explanations of living forms and structures."

- European Journal of Morphology* 35, n° 5 (1997): 354-364.
- Ebach, M. C. "Die Anschauung and the archetype: the role of Goethe's delicate empiricism in comparative biology." *Janus Head* 8 (2005): 254-270.
- Eble, G. J. "Morphological modularity and macroevolution: conceptual and empirical aspects." Dans *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*, édité par W. Callebaut et D. Rasskin-Gutman, 221-238. Boston, MA: MIT Press, 2003.
- . "Theoretical morphology: state of the art. Review of Theoretical Morphology: the concept and its applications.." *Paleobiology* 26 (3) (2000).
- de Echandía, G. R. "Introducción." Dans *Física*. Madrid: Gredos, 1998.
- de Echandía, G. R. "notas." Dans *Física*. Madrid: Gredos, 1998.
- Eldredge, N., et S. J Gould. "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism." *Models in paleobiology* 82 (1972): 115.
- Ereshefsky, M. *The poverty of the Linnaean hierarchy: a philosophical study of biological taxonomy*. Cambridge University Press, 2001.
- Erwin, D.H. "The origin of animal body plans." Dans *Evolving Form and Function. Fossils and Development: Proceedings of a symposium honoring Adolf Seilacher for his contributions to paleontology, in celebration of his 80th Birthday*, édité par E. G. Briggs, 67-80. Peabody Museum of Natural History, 2005.
- Etxeberria, A., et L. Nuño de la Rosa. "Partes y funciones en el desarrollo y la evolución. Hacia un darwinismo sistémico." Édité par H. Dopazo et A. Navarro, *SESBE*, n° 150 (2009): 465-474.
- Etxeberria, A., et J. Umerez. "Organismo y organización en la biología teórica. Vuelta al organicismo 50 años después." Dans *Medio siglo de doble hélice*, 3-38. Palma de Mallorca: Edicions Universitat de les Illes Balears, 2006.
- Farber, P. L. "The type-concept in zoology during the first half of the nineteenth century." *Journal of the History of Biology* 9, n° 1 (1976): 93-119.
- Fisher, R. A. "Natural selection from the genetical standpoint." *Australian Journal of Science* 22 (1959): 16-17.
- Forgacs, G., et S. Newmann. *Biological Physics of the Developing Embryo*. Cambridge University Press, 2005.
- Foucault, M. *Les mots et les choses*. Paris: Éditions Gallimard, 1966.
- Furth, M. "Aristotle's biological universe: an overview." Dans *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, édité par A. Gotthelf et J. G. Lennox, 9-20. Cambridge University Press, 1987.
- Gánti, T. "Organization of chemical reactions into dividing and metabolizing units: the chemotons.." *Bio Systems* 7, n° 1 (1975): 15-21.
- García Azkonobieta, T. "Evolución, desarrollo y (auto) organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo." San Sebastián, 2005.
- Gardner, R. L., et C. D. Stern. "Integration in development." Dans *The Logic of life: the challenge of integrative physiology*, édité par C. A. R. Boyd et D. Noble, 63-87. Oxford: Oxford University Press, 1993.
- Garstang, W. "The origin and evolution of larval forms." *Nature* 122 (1928): 366.
- Gayon, J. *Darwinism's struggle for survival: heredity and the hypothesis of natural selection*. Cambridge University Press, 1998.
- . "From measurement to organization: A philosophical scheme for the history of the concept of heredity." *The concept of the gene in development and evolution: Historical and epistemological perspectives* (2000): 69-90.
- . "La marginalisation de la forme dans la biologie de l'évolution." *Bulletin de la Société d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie*, 1998.
- . "Les biologistes ont-ils besoin du concept de fonction? Perspective philosophique,"

- n° 5 (2006): 479-487.
- . “Pourquoi définir? La question de l’essentialisme” (sans date).
- . “The individuality of the species: A Darwinian theory?—from Buffon to Ghiselin, and back to Darwin.” *Biology and Philosophy* 11, n° 2 (1996): 215–244.
- Geoffroy Saint-Hilaire, E. *Philosophie Anatomique*. 2 vol. Paris: J. B. Baillière, 1818.
- Gerhart, J., et M. Kirschner. *Cells, embryos, and evolution: Toward a cellular and developmental understanding of phenotypic variation and evolutionary adaptability*. Malden, Mass.: Blackwell Science, 1997.
- Ghiselin, M. T. “An application of the theory of definitions to systematic principles.” *Systematic Biology* 15, n° 2 (1966): 127.
- . “A radical solution to the species problem.” *Systematic Zoology* 23, n° 4 (1974): 536–544.
- . *El triunfo de Darwin*. Colección Teorema. Serie Mayor. Madrid: Cátedra, 1983.
- Gierer, A., et H. Meinhardt. “A theory of biological pattern formation.” *Biological Cybernetics* 12, n° 1 (1972): 30–39.
- Giere, R. N. *Explaining science: A cognitive approach*. University of Chicago Press, 1990.
- Gilbert, S. F. “A Selective History of Induction.” Dans *Developmental Biology*. 8th éd. Sinauer Associates, Inc., 2006.
- . *Developmental biology*. 6th éd. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., 2000.
- . “Diachronic Biology Meets Evo-Devo: C. H. Waddington’s Approach to Evolutionary Developmental Biology.” *Amer. Zool.* 40 (2000): 729–737.
- . “Ecological Developmental Biology: Developmental Biology Meets the Real World 1.” *Russian Journal of Developmental Biology* 35, n° 6 (2004): 346–357.
- . “Induction and the origins of developmental genetics.” *Developmental Biology* 7 (1991): 181-206.
- . “The Embryological Origins of the Gene Theory.” Dans *Developmental Biology 8e Online*. 8th éd., 2006.
- . “The morphogenesis of evolutionary developmental biology.” *International Journal of Developmental Biology* 47, n° 7 (2003): 467-478.
- . “The rediscovery of morphogenetic fields.” Dans *Developmental Biology 8e Online*, 2003.
- Gilbert, S. F., et J. A. Bolker. “Homologies of process and modular elements of embryonic construction.” *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)* 291 (2001): 1-12.
- Gilbert, S. F., et D. Epel. *Ecological developmental biology: integrating epigenetics, medicine and evolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc., 2008.
- Gilbert, S. F., J. M. Opitz, et R. A. Raff. “Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology.” *Developmental Biology* 173, n° 2 (1996): 357-372.
- Gilbert, S. F., et S. Sarkar. “Embracing complexity: organicism for the 21st century.” *Developmental Dynamics* 219, n° 1 (2000): 1-9.
- Ginsborg, H. “Kant’s Aesthetics and Teleology.” Dans *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, édité par E. N. Zalta, 2008.
- Ginzburg, L. R., et M. Colyvan. *Ecological Orbits: How Planets Move and Populations Grow*. Oxford University Press, USA, 2004.
- Gissis, S., et E. Jablonka. *Transformations of Lamarckism: From Subtle Fluids to Molecular Biology*. MIT Press, 2011.
- von Goethe, J. W. *Goethe y la ciencia*. Édité par J. Naydler. Siruela, 2002.
- Goethe, J. W. *La metamorfosis de las plantas*. Asociación Valle Inclán Elkartea, 1994.
- von Goethe, J. W. *Scientific Studies*. Édité par D. Miller. Vol. 12. The Collected Works. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1995.
- González Recio, J. L. “Elementos dinámicos de la teoría celular.” *Revista de Filosofía*

- (*Universidad Complutense*) III, n° 4 (1990): 83–109.
- . *Teorías de la vida*. Madrid: Síntesis, 2004.
- Goodrich, E. S. *Studies on the structure and development of Vertebrates*. London: MacMillan and Co., 1930.
- Goodwin, B. C. “Changing from an evolutionary to a generative paradigm in biology.” *Evolutionary theory: Paths into the future* (1984): 99–120.
- Gottlieb, G. *Individual development and evolution*. Lawrence Erlbaum Associates, 2001.
- Gould, S. J, et E. S Vrba. “Exaptation—a missing term in the science of form.” *Paleobiology* 8, n° 1 (1982): 4–15.
- Gould, S. J. *La Estructura de la Teoría de la Evolución*. Metatemas, 2004.
- . *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press, 1977.
- . “Tempo and Mode in the Macroevolutionary Reconstruction of Darwinism.” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91, n° 15 (1994): 6764–6771.
- Gould, S. J., et R. C. Lewontin. “The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme.” *Proceedings of the Royal Society of London* 205, n° 1161. Biological Sciences (1979): 581–598.
- Grene, M. “Aristotle and modern biology.” *Journal of the History of Ideas* (1972): 395–424.
- . “Two evolutionary theories.” *The British Journal for the Philosophy of Science* 9, n° 34 (1958): 110–127.
- Griesemer, J. R. “Three-dimensional models in philosophical perspective.” *Models: the third dimension of science* (2004): 433–42.
- Griesemer, J. R. “Le concept reproducteur.” *M/S : médecine sciences* 21, n° 12 (2005): 1106–1111.
- . “Reproduction and the reduction of genetics.” Dans , édité par P. J. Beurton, R. Falk, et H. Rheinberger, 240–333. Cambridge University Press, 2000.
- . “The informational gene and the substantial body: On the generalization of evolutionary theory by abstraction.” Dans *Varieties of Idealization*. Amsterdam: Rodopi, 2005.
- Griffiths, P. E. “Darwinism, process structuralism, and natural kinds.” *Philosophy of Science* 63, n° 5 (1996): 1–9.
- . “Squaring the circle: natural kinds with historical essences.” *Species: New interdisciplinary essays* (1999): 208–228.
- Griffiths, P. E, et R. D Gray. “Discussion: Three ways to misunderstand developmental systems theory.” *Biology and Philosophy* 20, n° 2 (2005): 417–425.
- Hacking, I. *Representing and intervening: introductory topics in the philosophy of natural science*. Cambridge University Press, 1983.
- Hall, B. K. “Baupläne, phylotypic stages, and constraint: Why there are so few types of animals.” *Evolutionary biology* 29 (1996): 215–261.
- . *Evolutionary developmental biology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999.
- Hall, B. K. “Balfour, Garstang and de Beer: The First Century of Evolutionary Embryology.” *American Zoologist* 40, n° 5 (2000): 718–728.
- . “Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms.” *International Journal of Developmental Biology* 47, n° 7 (2003): 491–496.
- . “Unlocking the Black Box between Genotype and Phenotype: Cell Condensations as Morphogenetic (modular) Units.” *Biology and Philosophy* 18, n° 2 (2003): 219–247.
- Hamburger, V. “Embryology and the modern synthesis in evolutionary theory.” Dans *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*, édité par E. Mayr et W. B. Provine, 97–112, 1980.
- Hammen, L. van der. “Type-concept, higher classification and evolution.” *Acta Biotheoretica*

- 30, n° 1 (1981): 3-48.
- Hennig, W. *Phylogenetic Systematics*. Traduit par D. Davis et R. Zangerl. University of Illinois Press, 1966.
- Hertwig, O. *Preformation or epigenesis? The basis of a theory of organic development*. Traduit par P. C. Mitchell. London: William Heinemann, 1896.
- Hoekstra, H. E., et J. A. Coyne. "The Locus of Evolution: Evo Devo and the Genetics of Adaptation." *Evolution* 61, n° 5 (2007): 995-1016.
- Ho, M. W., et P. T. Saunders. *Beyond neo-Darwinism: An introduction to the new evolutionary paradigm*. Academic Press, 1984.
- Hopwood, N. "A history of normal plates, tables and stages in vertebrate embryology." *The International journal of developmental biology* 51, n° 1 (2007): 1-26.
- . "'Giving Body" to Embryos: Modeling, Mechanism, and the Microtome in Late Nineteenth-Century Anatomy." *Isis* 90, n° 3 (1999): 462-496.
- . "Visual standards and disciplinary change: Normal plates, tables and stages in embryology." *History of science* 43 (2005): 239-303.
- Hull, D. L. "The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I)." *The British Journal for the Philosophy of Science* 15, n° 60 (1965): 314-326.
- Hull, D. L. "A Matter of Individuality." *Philosophy of Science* 45, n° 3 (1978): 335-360.
- Huneman, P. "Naturalising purpose: From comparative anatomy to the 'adventure of reason'." *Studies in History and Philosophy of Biol & Biomed Sci* 37, n° 4 (2006): 649-674.
- Huxley, J. S. *The new systematics*. Oxford: Clarendon Press, 1940.
- Huxley, T. "On the Theory of the Vertebrate Skull." Dans *Proceedings of the Royal Society of London*, 381-457. London: Royal Society of London, 1857.
- Jablonka, E., et M. J. Lamb. *Epigenetic inheritance and evolution*. Oxford University Press, 1995.
- Jacob, F., et J. Monod. "On the regulation of gene activity." Dans *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 26:193-211, 1961.
- Kaltashov, I. A., et S. J. Eyles. "General Overview of Basic Concepts in Molecular Biophysics" (sans date).
- Kant, I. *Crítica del juicio*. Traduit par M. G. García Morente, M. Méjico D.F.: Porrúa, 1973.
- . "Sobre el uso de los principios teleológicos en la filosofía." Traduit par N. Sánchez Madrid. *Logos. Anales del Seminario de Metafísica* (2004): 7-47.
- Kauffman, S. A. *The origins of order: Self organization and selection in evolution*. Oxford University Press, USA, 1993.
- Keller, E. F. *Making sense of life: Explaining biological development with models, metaphors, and machines*. Harvard Univ Pr, 2003.
- Kirschner, M., et J. Gerhart. "Evolvability." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95, n° 15 (1998): 8420.
- Klingenberg, C. P. "Novelty and "Homology-free" Morphometrics: What's in a Name?." *Evolutionary Biology* 35, n° 3 (2008): 186-190.
- Kluge, A. G., et R. E. Strauss. "Ontogeny and systematics." *Annual Review of Ecology and Systematics* 16, n° 1 (1985): 247-268.
- Lamarck, J. B. M. *Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux*. F. Savy, 1873.
- Lankester, R. "On the use of the term homology." *The Annals and Magazine of Natural History* 6 (1870): 34-43.
- Laubichler, M. D. "Homology in development and the development of the homology concept." *Integrative and Comparative Biology* 40, n° 5 (2000): 777.
- Laubichler, M. D., et J. Maienschein. "Ontogeny, anatomy, and the problem of homology: Carl Gegenbaur and the American tradition of cell lineage studies." *Theory in*

- Biosciences* 122, n° 2 (2003): 194-203.
- Laubichler, M. D., et G. P. Wagner. "How molecular is molecular developmental biology? A reply to Alex Rosenberg's reductionism redux: computing the embryo." *Biology and Philosophy* 16, n° 1 (2001): 53-68.
- . "Organism and Character Decomposition: Steps towards an Integrative Theory of Biology." *Philosophy of Science* 67, n° 1. Proceedings of the 1998 Biennial Meetings of the Philosophy of Science Association. Part II: Symposia Papers (2000): S289-S300.
- Lauder, G. V. "Functional morphology and systematics: studying functional patterns in an historical context." *Annual Review of Ecology and Systematics* 21 (1990): 317-340.
- . "Historical biology and the problem of design." *J. theor. Biol* 97, n° 1 (1982): 57-67.
- Lauder, G. V. "Form and function: structural analysis in evolutionary morphology." *Paleobiology* 7, n° 4 (1981): 430-442.
- . "Preface." Dans *Form and Function*. Chicago: Chicago University Press, 1982.
- Lauder, G. V., et J. J. Thomason. "On the inference of function from structure." *Functional morphology in vertebrate paleontology* (1995): 1-18.
- Le Guyader, H. "Le concept de plan d'organisation: Quelques aspects de son histoire." *Revue d'histoire des sciences* 53, n° 3 (2000): 339-379.
- Lennox, J. "Kinds, forms of kinds, and the more and the less in Aristotle's biology." Dans *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, édité par J. Lennox et A. Gotthelf, 339-359, 1987.
- Lennox, J. G. "History and Philosophy of Science: a Phylogenetic approach." *História, Ciências, Saúde-Manguinhos* 8 (2001).
- Lennox, J. G., et A. Gotthelf, éd. *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*. Cambridge University Press, 1987.
- Lenoir, T. *The strategy of life: teleology and mechanics in the nineteenth-century German biology*. 1989th éd. USA: The University of Chicago Press, 1982.
- Levit, G. S., U. Hossfeld, et L. Olsson. "From the Modern Synthesis to cybernetics: Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884-1963) and his research program for a synthesis of evolutionary and developmental biology." *Journal of Experimental Zoology* 306B, n° 2. Molecular and Developmental Evolution (2006): 89-106.
- Lewis, E. B. "A gene complex controlling segmentation in *Drosophila*." *Nature* 276, n° 5688 (1978): 565-570.
- Lewontin, R. C. *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia biological series 25. New York: Columbia University Press, 1974.
- Lindenmayer, A. "Theories and observations of developmental biology." Dans *Foundational problems in special sciences*, édité par R. E. Butts et J. Hintikka, 103-118, 1977.
- Linné, C., et L. Salvii. *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Holmiae: Impensis Direct. Laurentii Salvii., 1758.
- Linné, C. *Philosophie botanique: dans laquelle sont expliqués les fondements de la botanique ; avec les définitions de ses parties, les exemples des termes, des observations sur les plus rares, enrichie de figures*, 1788.
- Love, A. C. "Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology." *Biology and Philosophy* 18 (2003): 309-345.
- . "Explaining the Ontogeny of Form: Philosophical Issues." *A companion to the philosophy of biology* (2008): 223.
- . "Functional homology and homology of function: Biological concepts and philosophical consequences." *Biology and Philosophy* 22, n° 5 (2007): 691-708.
- . "Typology reconfigured: from the metaphysics of essentialism to the epistemology

- of representation.” *Acta Biotheoretica* 57, n° 1 (2009): 51–75.
- Love, A. C., et R. A Raff. “Knowing your ancestors: themes in the history of evo-devo.” *Evolution and Development* 5, n° 4 (2003): 327–330.
- Maienschein, J. “Epistemic Styles in German and American Embryology.” *Science in Context* 4, n° 02 (1991): 407-427.
- . “The origins of Entwicklungsmechanik.” Dans *A Conceptual history of modern embryology*. Gilbert. New York: Johns Hopkins University Press, 1994.
- . “The origins of Entwicklungsmechanik..” *Developmental Biology* 7 (1991): 43-61.
- Malthus, T. *An essay on the principle of population*. Harmondsworth: Penguin Classics, 1798.
- Maturana, H. R., et F. J. Varela. *Autopoiesis and cognition: The realization of the living*. Dordrecht, Holland: D. Reidel Publishing Company, 1980.
- Maynard-Smith, J., R. Burian, S. Kauffman, P. Alberch, J. Campbell, B. Goodwin, R. Lande, D. Raup, et L. Wolpert. “Developmental constraints and evolution: a perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution.” *The Quarterly Review of Biology* 60, n° 3 (1985): 265.
- Mayr, E. “Darwin and the evolutionary theory in biology.” *Evolution and anthropology: A centennial appraisal* (1959): 1–10.
- . *Evolution and the diversity of life: selected essays*. Harvard University Press, 1997.
- . “La evolución.” *Investigación y ciencia* 26 (1978): 6–16.
- . *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. New York: Columbia Univ. Press, 1942.
- . “The biological meaning of species.” *Biological Journal of the Linnean Society* 1, n° 3 (1969): 311-320.
- . “The emergence of evolutionary novelties.” *Evolution after Darwin, The University of Chicago Centennial* 1 (1960): 349–380.
- . *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. Belknap Press, 1982.
- . “Theory of biological classification.” *Nature*, n° 220 (1968): 548-548.
- . *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Traduit par S. Casado de Otaola. Barcelona: Crítica, 1992.
- Mayr, E., et P. D Ashlock. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill New York, 1969.
- McGhee, G. R. *The geometry of evolution*. Cambridge University Press, 2007.
- . *Theoretical morphology: the concept and its applications*. New York: Columbia University Press, 1999.
- Megason, S. G., et S. E. Fraser. “Imaging in Systems Biology.” *Cell* 130, n° 5 (Septembre 7, 2007): 784-795.
- Meinhardt, H. *Models of biological pattern formation*. Academic Press London, 1982.
- Meinhardt, H., et A. Gierer. “Pattern formation by local self-activation and lateral inhibition.” *Bioessays* 22, n° 8 (2000): 753–760.
- Merlin, F. “Evolutionary Chance Mutation: A Defense of the Modern Synthesis' Consensus View.” *Info: Ann Arbor, MI: MPublishing, University of Michigan Library* 2 (2010).
- Michel, G. F., et C. L. Moore. *Developmental psychobiology. An Interdisciplinary Science*. Cambridge: MIT Press, 1995.
- Millikan, R. G. *Language, thought, and other biological categories: new foundations for realism*. MIT Press, 1987.
- Mills, D. R., R. L. Peterson, et S. Spiegelman. “An extracellular Darwinian experiment with a self-duplicating nucleic acid molecule.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 58, n° 1 (1967): 217-224.
- Minelli, A. *The Development of Animal Form: Ontogeny, Morphology, and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.

- Mivart, S. G. *On the Genesis of Species*. London: R. Clay Sons and Taylor Printers, 1871.
- Morange, M. “The Relations between Genetics and Epigenetics.” *Annals of the New York Academy of Sciences* 981, n° 1 (1, 2006): 50-60.
- Morgan, T. H. *The theory of the gene*. London: Yale University Press, 1926.
- Morgan, T. H., A. H. Sturtevant, H. J. Muller, et C. B. Bridges. “The mechanism of Mendelian heredity.” *New York: Henry Holt and Company* (1915): 262.
- Mossio, M., C. Saborido, et A. Moreno. “An organizational account of biological functions.” *The British Journal for the Philosophy of Science* 60, n° 4 (2009): 813-841.
- Motte, A., C. Rutten, et P. Somville, éd. *Philosophie de la forme: Eidos, idea, morphe dans la philosophie grecque des origines à Aristote*. Peeters, 2004.
- Müller, G. B. Dans *Evolutionary Innovations*, 99-130. University Of Chicago Press, 1990.
- Müller, G. B. “Developmental mechanisms at the origin of morphological novelty: a side-effect hypothesis.” Dans , édité par M. H. Nitecki et D. V. Nitecki. University of Chicago Press, 1990.
- . “Epigenetic Innovation.” Dans *Evolution -The Extended Synthesis*, édité par M. Pigliucci et G. B Müller, 308-332. MIT Press. Cambridge, 2010.
- . “Evo-devo as a discipline.” *Evolving pathways: Key themes in evolutionary developmental biology* (2008): 5–30.
- . “Evolutionary developmental biology.” *Handbook of Evolution: The evolution of living systems (including hominids)* 2 (2005): 87–115.
- . “Homology: the evolution of morphological organization.” Dans *Origination of organismal form. Beyond the gene in developmental and evolutionary biology*, édité par G. B. Müller et S. A. Newman, 51–69. Cambridge: MIT Press, 2003.
- . “Six Memos for Evo-Devo.” Dans *From embryology to evo-devo*, édité par J. Maienschein et M. D. Laubichler. Cambridge: MIT Press, 2006.
- Müller, G. B., et S. A. Newman. *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. Bradford Books, 2003.
- . “Origination of Organismal Form: The Forgotten Cause in Evolutionary Theory.” Dans *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*, 3-10. Bradford Books, 2003.
- . “The Innovation Triad: An EvoDevo Agenda.” *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 304 (2005): 487-503.
- Müller, G. B., et L. Olsson. “Epigenesis and epigenetics.” *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology* (2003): 114.
- Müller, G. B., et G. P. Wagner. “Novelty in evolution: restructuring the concept.” *Annual review of ecology and systematics* 22, n° 1 (1991): 229-256.
- Naef, A. “Idealistische Morphologie und Phylogenetik (Zur Methodik der systematischen Morphologie)” (1919).
- Naydler, J. “Notas.” Dans *Goethe y la Ciencia*. Siruela, 2002.
- Neander, K. “Teleology in biology.” Dans *AAP conference in*, 1980.
- Needham, J. *Biochemistry and morphogenesis*, 1943.
- . *Chemical embryology*. Cambridge: The University Press, 1931.
- Newmann, S., et G. B. Müller. “Genes and Form. Inherency in the Evolution of Developmental Mechanisms.” Dans *Genes in development: re-reading the molecular paradigm*, édité par E. M. Neumann-Held et C. Rehmann-Sutter, 38-73. Duke University Press, 2006.
- Newman, S. A. “The developmental-genetic toolkit and the molecular homology-analogy paradox.” *Biological Theory* 1, n° 1 (2006): 12–16.
- Newman, S. A., et G. B Müller. “Origination and innovation in the vertebrate limb skeleton: an epigenetic perspective.” *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 304, n° 6 (2005): 593–609.

- Newman, S. A., et R. Bhat. "Activator-inhibitor dynamics of vertebrate limb pattern formation." *Birth Defects Research. Part C, Embryo Today: Reviews* 81, n° 4 (2007): 305-19.
- Newman, S. A., et W. D. Comper. "'Generic' physical mechanisms of morphogenesis and pattern formation." *Development* 110, n° 1 (1990): 1-18.
- Newman, S. A., et G. B. Müller. "Epigenetic mechanisms of character origination." *Journal of Experimental Zoology* 288, n° 4 (2000): 304-317.
- Nielsen, C. "Defining phyla: morphological and molecular clues to metazoan evolution." *Evolution and Development* 5, n° 4 (7, 2003): 386-393.
- Numbers, R. L. *Darwinism comes to America*. Harvard University Press, 1998.
- . *The creationists: from scientific creationism to intelligent design*. Harvard University Press, 2006.
- Nuño de la Rosa, L. "Becoming organisms. The development of organisation and the organisation of development." *History and philosophy of life sciences* 32 (2010): 289-316.
- Nuño de la Rosa, L., et A. Etxeberria. "Pattern and Process in Evo-Devo: Descriptions and Explanations." Dans *EPSA09:2nd Conference of the European Philosophy of Science Association*.
- Nusslein-Volhard, C., et E. Wieschaus. "Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*." *Nature* 287, n° 5785 (1980): 795-801.
- Nyhart, L. K. *Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*. University Of Chicago Press, 1995.
- . "Learning from history: Morphology's challenges in Germany ca. 1900." *Journal of Morphology* 252, n° 1 (2002): 2-14.
- Olson, E. C. "Morphology, paleontology, and evolution." *Evolution after darwin* 1 (1960): 523-545.
- Oppenheimer, J. *Essays in the History of Embryology and Biology*. Cambridge, Mass.: M.I.T. Press, 1967.
- Oster, G., et P. Alberch. "Evolution and bifurcation of developmental programs." *Evolution* (1982): 444-459.
- Oster, G. F, N. Shubin, J. D Murray, et P. Alberch. "Evolution and morphogenetic rules: the shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny." *Evolution* 42, n° 5 (1988): 862-884.
- Owen, R. *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals*. Royal College of Surgeons, 1843.
- . *On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton*. London: R. and JE Taylor, 1848.
- . "On the nature of limbs." *Jan Van Voorst, London* (1849).
- Oyama, S. *The ontogeny of information: Developmental systems and evolution*. 2nd éd. Duke University Press, 2000.
- Paley, W. *Natural theology: or, evidence of the existence and attributes of the deity, collected from the appearances of nature*. Édité par M. Eddy et D. M. Knight. Oxford University Press, USA, 1802.
- Panchen, A. L. *Classification, evolution, and the nature of biology*. Cambridge University Press, 1992.
- Patterson, C. "Morphological characters and homology." *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press. London (1982): 21-74.
- Pellegrin, P. *La classification des animaux chez Aristote: statut de la biologie et unité de l'aristotélisme*. Les Belles lettres, 1982.
- . "Logical difference and biological difference: the unity of Aristotle's thought." Dans *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, édité par J. G. Lennox et A. Gotthelf,

- 313-338, 1987.
- . “Taxonomie, moriologie, division.” Dans *Biologie, Logique et Métaphysique chez Aristote*, édité par D. Devereux et P. Pellegrin, 37-48. Éditions du Centre national de la recherche scientifique, 1990.
- Pennell, F. W. “Genotypes of the Scrophulariaceae in the First Edition of Linne's "Species Plantarum".” *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 82 (1930): 9–26.
- Pérez Herranz, F. M. *Árthra Hê Péphiken. Las articulaciones naturales de la Filosofía*. Alicante: Publicaciones de la Universidad de Alicante, 1998.
- Pérez Herranz, F. M. “El "giro morfológico": la forma, condición del sentido.” *Quaderns de filosofia i ciència*, n° 36 (2006): 61-72.
- Perini, L. “Explanation in two dimensions: diagrams and biological explanation.” *Biology and Philosophy* 20, n° 2 (2005): 257–269.
- de Pinna, M. C. C. “Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm.” *Cladistics* 7, n° 4 (1991): 367–394.
- Platón. *Teeteto*. Editorial Losada, 2006.
- Polly, P. D. “Developmental Dynamics and G-Matrices: Can Morphometric Spaces be Used to Model Phenotypic Evolution?.” *Evolutionary Biology* 35, n° 2 (5, 2008): 83-96.
- Popper, K. “The Poverty of Historicism, I.” *Economica* 11, n° 42 (1944): 86–103.
- Porfirio. *Isagoge*. Édité par Juan José García Norro et Rogelio Rovira. Barcelona: Anthropos Editorial, 2003.
- Rachootin, S. P, et K. S Thomson. “Epigenetics, paleontology, and evolution.” *Evolution today* 2 (1981): 181–193.
- Rádl, E. *Historia de las teorías biológicas*. Traduit par J. M. L. Piñero. Alianza, 1988.
- Raff, R. A. “Larval Homologies and Radical Evolutionary Changes in Early Development.” Dans *Novartis Foundation Symposia*, 110-124. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd., 2007.
- . *The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form*. USA: University of Chicago Press, 1996.
- Rashevsky, N. “The theoretical physics of the cell as a basis for a general physico-chemical theory of organic form.” *Protoplasma* 20, n° 1 (1933): 180–188.
- Rasskin-Gutman, D. “Modularity: Jumping Forms within Morphospace.” Dans *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*, édité par W. Callebaut et D. Rasskin-Gutman, 207-220. Boston, MA: MIT Press, 2003.
- . “Organized mayhem in Bilateria Baupläne: symmetry and animal complexity.” *Coloquios de Paleontología* Ext. 1 (2003): 559-567.
- Rasskin-Gutman, D., et A. D. Buscalioni. “Affine transformations as a model of virtual form change for generating morphospaces.” Dans *Advances in morphometrics*, édité par L. F Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J.P Naylor, D. E Slice, et N. MacLeod. New York: Plenum Press, 1996.
- . “Theoretical morphology of the Archosaur (Reptilia: Diapsida) pelvic girdle.” *Paleobiology* 27, n° 1 (2001): 59-78.
- Raup, D. M. “Geometric analysis of shell coiling: general problems.” *Journal of Paleontology* (1966): 1178–1190.
- Raup, D. M., et S. J. Gould. “Stochastic Simulation and Evolution of Morphology-Towards a Nomothetic Paleontology.” *Systematic Zoology* 23, n° 3 (1974): 305-322.
- Reicher, M. E., J. K. Marek, et I. Brigandt, éd. “Biological kinds and the causal theory of reference.” Dans *Experience and Analysis: Papers of the 27th International Wittgenstein Symposium Austrian Ludwig Wittgenstein Society, Kirchberg am Wechsel*, 58-60, 2004.
- Reiss, J. O. *Not by design: retiring Darwin's watchmaker*. University of California Press,

- 2009.
- Remane, A. *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Leipzig, 1956.
- Rescher, N. "Process Philosophy." Dans *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, édité par E. N. Zalta, 2008.
- Richardson, M. K., et A. D. Chipman. "Developmental constraints in a comparative framework: a test case using variations in phalanx number during amniote evolution." *Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.)* 296, n° 1 (2003): 8-22.
- Richardson, M. K., J. Hanken, M. L. Gooneratne, C. Pieau, A. Raynaud, L. Selwood, et G. M. Wright. "There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development." *Anatomy and Embryology* 196, n° 2 (1997): 91-106.
- Richardson, M. K., J. E. Jeffery, M.I. Coates, et O. R. P. Bininda-Emonds. "Comparative methods in developmental biology." *Zoology* 104, n° 3 (2001): 278-283.
- Richardson, R. C. "Complexity, self-organization and selection." *Biology and Philosophy* 16, n° 5 (2001): 653-682.
- Richards, R. J. *The meaning of evolution: the morphological construction and ideological reconstruction of Darwin's theory*. USA: University of Chicago Press, 1992.
- Richtsmeier, J. T., S. R. Lele, et T. M. I. Cole. "Landmark morphometrics and the analysis of variation." Dans *Variation*, édité par B. K. Hall et B. Hallgrímsson, 49-69, 2005.
- Ridley, M. *Evolution*. 3rd éd. Wiley-Blackwell, 2004.
- Riedl, R. *Order in living organisms: a systems analysis of evolution*. Wiley, 1978.
- Rieppel, O. *Fundamentals of comparative biology*. Birkhäuser Basel, 1988.
- . "Modules, kinds, and homology." *Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution* 304, n° 1 (2005): 18-27.
- . "The language of systematics, and the philosophy of 'total evidence'." *Systematics and biodiversity* 2, n° 1 (2004): 9-19.
- . "'Type' in morphology and phylogeny." *Journal of Morphology* 267, n° 5 (2006): 528-535.
- Rieppel, O., et M. Kearney. "Similarity." *Biological Journal of the Linnean Society* 75 (2002): 59-82.
- Rieppel, Olivier. "Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes." *Journal of the History of Biology* 23, n° 2 (Juillet 1, 1990): 291-320.
- Ritter, W. E. *The unity of the organism or the organismal conception of life*. Boston: Ricahrd G. Badger, 1919.
- Robert, J. S. *Embryology, epigenesis, and evolution*. Cambridge University Press, 2004.
- Robert, J. S., B. K. Hall, et W. M. Olson. "Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology." *BioEssays* 23, n° 10 (2001): 954-962.
- Rosenberg, A. "Reductionism redux: computing the embryo." *Biology and Philosophy* 12, n° 4 (1997): 445-470.
- Rosen, R. *Life itself: A comprehensive inquiry into the nature, origin, and fabrication of life*. Vol. 1. Complexity in Ecological Systems. New York: Columbia University Press, 1991.
- Roth, V. L. "Homology and hierarchies: Problems solved and unresolved." *Journal of Evolutionary Biology* 4, n° 2 (1991): 167-194.
- . "On homology." *Botanical Journal of the Linnean Society* 22, n° 1 (1984): 13-29.
- . "Within and Between Organisms: Replicators, Lineages, and Homologues." Dans *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*, édité par B. K. Hall, 310-337. Academic Press, 2000.

- Rupke, N. *Richard Owen Victorian Naturalist*. New Haven: Yale University Press, 1994.
- Ruse, M. "Darwin's debt to philosophy: an examination of the influence of the philosophical ideas of John FW Herschel and William Whewell on the development of Charles Darwin's theory of evolution.." *Studies in History and Philosophy of Science* 6, n° 2 (1975): 159–81.
- . *La revolución darwinista: la ciencia al rojo vivo*. Traduit par C. Castrodeza. Madrid: Alianza, 1983.
- Russell, E. S. *Form and function: A contribution to the history of animal morphology*. London: John Murray, 1916.
- . *The directiveness of organic activities*. Cambridge: The University Press, 1945.
- Salazar-Ciudad, I. "Developmental constraints vs. variational properties: how pattern formation can help to understand evolution and development." *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 306B, n° 2 (2006): 107-125.
- . "Morphological evolution and embryonic developmental diversity in metazoa." *Development* 137, n° 4 (2010): 531-539.
- Salazar-Ciudad, I., et J. Jernvall. "How different types of pattern formation mechanisms affect the evolution of form and development." *Evolution & Development* 6, n° 1 (2004): 6-16.
- Salazar-Ciudad, I., J. Jernvall, et S. A. Newman. "Mechanisms of pattern formation in development and evolution." *Development* 130, n° 10 (2003): 2027-2037.
- Sander, K. "The evolution of patterning mechanisms: gleanings from insect embryogenesis and spermatogenesis." Dans *Development and evolution*, édité par B. C. Goodwin, N. Holder, et C. C. Wylie, 137-158. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- Schmitt, S. *Aux origines de la biologie moderne. L'anatomie comparée d'Aristote à la théorie de l'évolution*. Éditions Belin. Paris, 2006.
- . *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties*. Paris: Publications Scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, 2004.
- Scholtz, G. "Baupläne versus ground patterns, phyla versus monophyla: aspects of patterns and processes in evolutionary developmental biology." Dans *Evolutionary developmental biology of Crustacea*, 3-16, 2004.
- . "Homology and ontogeny: pattern and process in comparative developmental biology." *Theory in Biosciences* 124, n° 2 (2005): 121-143.
- Schrödinger, E. *What's Life*. New York: McMillan, 1946.
- Schwenk, K. "A utilitarian approach to evolutionary constraint." *Zoology* 98 (1995): 251–251.
- Schwenk, K., et G. P. Wagner. "Function and the Evolution of Phenotypic Stability: Connecting Pattern to Process." *Amer. Zool.* 41, n° 3 (2001): 552-563.
- Shubin, N. H., et P. Alberch. "A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb." *Evolutionary biology* 20 (1986): 319–387.
- Simon, H. A. "The architecture of complexity." *Proceedings of the American Philosophical Society* 106, n° 6 (1962): 467–482.
- Simpson, G. G. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, 1961.
- . *Tempo and mode in evolution*. New York: Columbia University Press, 1944.
- Slack, J. M. W., P. W. H. Holland, et C. F. Graham. "The zootype and the phylotypic stage." *Nature* 361, n° 6412 (1993): 490–492.
- Smith, K. K. "Sequence heterochrony and the evolution of development." *Journal of Morphology* 252, n° 1 (2002): 82-97.
- Sober, E. "Equilibrium explanation." *Philosophical Studies* 43, n° 2 (1983): 201–210.
- . "Evolution, population thinking, and essentialism." *Philosophy of Science* 47, n° 3 (1980): 350–383.

- Sokal, R. R. "Typology and empiricism in taxonomy." *Journal of Theoretical Biology* 3, n° 2 (1962): 230-267.
- Sokal, R. R., et P. H. A. Sneath. *Principles of numerical taxonomy*. San Francisco: WH Freeman, 1963.
- Spemann, H. "Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie." *Allgemeine Biologie* (1915).
- Stearn, W. T. "An introduction to the 'Species Plantarum' and cognate botanical works of Carl Linnaeus." Dans *Ray Society facsimile of Linnaeus, Species Plantarum, vol. 1*. London, 1957.
- Striedter, G. F. "Stepping into the same river twice: homologues as recurring attractors in epigenetic landscapes." *Brain, Behavior and Evolution* 52, n° 4 (2000): 218-231.
- Thompson, D. W. *On growth and form*. Cambridge University Press Cambridge, 1942.
- Thom, R. "Comment la biologie moderne redécouvre la kinésis d'Aristote." *Le Bulletin d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie*, 1998.
- . "Homéomères et anhoméomères en théorie biologique d'Aristote à aujourd'hui." Dans *Biologie, Logique et Métaphysique chez Aristote*, 491-551. Paris: Éditions du CNRS, 1990.
- . *Parábolas y catástrofes: entrevista sobre matemáticas, ciencia y filosofía*. Barcelona: Tusquets, 1985.
- . "Structuralist Biology." Dans *Towards a Theoretical Biology*, 32-41. Edinburgh: Edinburgh University Press, sans date.
- Turing, A. M. "The chemical theory of morphogenesis." *Phil. Trans. Roy. Soc* 237 (1952): 32.
- Valentine, J. W., et H. Hamilton. "Body plans, phyla and arthropods." Dans *Arthropod relationships*, édité par R. A. Fortey et R. H. Thomas. Springer, 1998.
- Vicq-d'Azyr, F. *Oeuvres*. Vol. 4. Paris: Duprat-Duverger, de l'Impr. de Baudouin, 1805. <http://www.archive.org/details/oeuvresdevicqdaz04vicq>.
- Waddington, C. H. "Genetic assimilation of an acquired character." *Evolution* 7, n° 2 (1953): 118-126.
- . *The strategy of the genes*. London: Allen, 1957.
- Wagner, G. P. "A research programme for testing the biological homology concept." *Novartis Foundation Symposium* 222 (1999): 125-34.
- . "Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity." *Integrative and Comparative Biology* 36, n° 1 (1996): 36-43.
- . "The biological homology concept." *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, n° 1 (1989): 51-69.
- . "The Current State and the Future of Developmental Evolution." Dans *From embryology to evo-devo*, édité par J. Maienschein et M. D. Laubichler, 425-445. Cambridge: MIT Press, 2006.
- . "What is the promise of developmental evolution? Part I: Why is developmental biology necessary to explain evolutionary innovations?." *Journal of Experimental Zoology* 288, n° 2 (2000): 95-98.
- Wagner, G. P., et L. Altenberg. "Perspective: Complex Adaptations and the Evolution of Evolvability." *Evolution* 50, n° 3 (1996): 967-976.
- Wagner, G. P., C. Chiu, et M. Laubichler. "Developmental Evolution as a Mechanistic Science: The Inference from Developmental Mechanisms to Evolutionary Processes" 40 (2000): 819-831.
- Wagner, G. P., et H. C. E. Larsson. "What is the promise of developmental evolution? III. The crucible of developmental evolution." *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 300B, n° 1 (2003): 1-4.
- Wagner, G. P., et M. D. Laubichler. "Character identification in evolutionary biology: The

- role of the organism.” *Theory in Biosciences* 119, n° 1 (2000): 20-40.
- . “Rupert Riedl and the Re-Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology: Body Plans and Evolvability.” *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 302 (2004): 92-102.
- Wagner, G. P., et B. Y. Misof. “How can a character be developmentally constrained despite variation in developmental pathways?.” *Journal of Evolutionary Biology* 6, n° 3 (1993): 449–455.
- Wagner, G. P., et K. Schwenk. “Evolutionarily stable configurations: functional integration and the evolution of phenotypic stability.” *Evolutionary biology* 31 (2000): 155-218.
- Wagner, G. P., et G. P. Wagner. “Characters, units and natural kinds: an introduction.” Dans *The Character Concept in Evolutionary Biology*, 1-10, 2001.
- Wake, D. B. “Comparative terminology.” *Science* 265, n° 5169 (1994): 268.
- Webster, G., et B. C Goodwin. *Form and transformation: generative and relational principles in biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- van der Weele, C. *Images of development*. SUNY series in philosophy and biology. New York: State University of New York Press, 1999.
- Weiss, K. M., et S. M. Fullerton. “Phenogenetic Drift and the Evolution of Genotype-Phenotype Relationships.” *Theoretical Population Biology* 57, n° 3 (2000): 187-195.
- Wheeler, Q. D. “Taxonomic triage and the poverty of phylogeny.” *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359, n° 1444 (2004): 571-583.
- Whewell, W. *The philosophy of the inductive sciences: founded upon their history*. 2 vol. 2nd éd. London: JW Parker, 1847.
- Whitehead, A. N. “Process and Reality.” *Macmillan* 11 (1929).
- Wilkins, A. S. *The evolution of developmental pathways*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 2002.
- Wimsatt, W. “Echoes of Haeckel? Reentrenching Development in Evolution.” Dans *From embryology to evo-devo*, édité par J. Maienschein et M. Laubichler. Cambridge: MIT Press, 2007.
- Winsor, M. P. “Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy.” *Biology and Philosophy* 18, n° 3 (2003): 387-400.
- Wittgenstein, L. *Investigations philosophiques*. Librairie Gallimard, 1961.
- Wolpert, L. “Positional information revisited.” *Development* 107 (1989): 3-12.
- Wolpert, L., et J. H. Lewis. “Towards a theory of development.” *Federation Proceedings* 34, n° 1 (1975): 14-20.
- Wolpert, L., et C. Tickle, éd. *Principles of development*. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- Woodger, J. H. *Biological principles: a critical study*. 2nd éd. London: Routledge, 1929.
- . “On biological transformations.” Dans *Essays on Growth and Form Presented to D'Arcy Wentworth Thompson*, 95–120, 1945.
- . *The axiomatic method in biology*. 1978th éd. Cambridge: Cambridge University Press, 1937.
- Wouters, A. “The Function Debate in Philosophy.” *Acta Biotheoretica* 53, n° 2 (2005): 123-151.
- Young, B. A. “On the necessity of an archetypal concept in morphology: With special reference to the concepts of 'structure' and 'homology'.” *Biology and Philosophy* 8, n° 2 (1993): 225–248.
- Young, R. M. “Malthus and the evolutionists: the common context of biological and social theory.” *Past & Present* 43, n° 1 (1969): 109-145.
- Zammito, J. “Teleology then and now: The question of Kant’s relevance for contemporary

- controversies over function in biology.” *Studies in History and Philosophy of Biol & Biomed Sci* 37, n° 4 (2006): 748–770.
- Zangerl, R. “The methods of comparative anatomy and its contribution to the study of evolution.” *Evolution* 2, n° 4 (1948): 351–374.

Index de noms propres

Abouheif, Ehab.....	26, 82
Adanson, Michel.....	14
Agassiz, Louis.....	40
Alberch, Pere.....	33, 38 s., 77 s., 81, 84, 120 ss., 140 ss., 145 ss., 156 s., 164 ss.
Allen, Garland E.....	71, 103, 112
Altenberg, Lee.....	146, 148, 170
Alvargonzález, David.....	11, 13, 52
Amundson, Ron.....	10, 34, 59 s., 92, 107, 113 s., 138, 141 s., 147, 169, 176
Appel, Toby A.....	2, 18, 72, 119
Arber, Agnes.....	44
Aristote.....	2, 7, 11, 18 ss., 22, 24, 26, 29 s., 36 ss., 40, 64, 68, 92, 98 ss., 102, 130, 175 s.
Arnold, Stevan J.....	95, 105
Arthur, Wallace.....	140, 143, 145, 148 s., 167
Ashlock, P. D.....	54
Assis, Leandro C.....	54
Balan, Bernard.....	37, 101
Balfour, Francis.....	81 s., 84
Balme, David M.....	18 s.
Bateson, William.....	30, 38, 67, 134
Belon, Pierre.....	22
Belousov, Lev Vladimirovich.....	2, 129 s.
Benson, R. H.....	18
Bertalanffy, Ludwig von.....	71
Bock, Walter.....	91 ss.
Bolker, Jessica.....	26, 61 s., 71, 82, 155, 158
Bonner, John.....	143 s.
Bonnet, Charles.....	37, 68, 73, 103
Bookstein, Fred L.....	21
Bowler, Pete.....	59, 137 s.
Boyd, Richard.....	104, 153, 168
Brachet, Albert.....	126
Braus, Herman.....	144
Brigandt, Ingo.....	2, 26, 46, 59, 62, 66, 81, 154, 168, 176
Brusca, Gary J.....	102
Brusca, Richard C.....	102
Budd, Graham.....	31, 62
Bueno, Gustavo.....	40, 51, 54
Buffon, Georges-Louis Leclerc de.....	15 s., 22, 40
Buscalioni, Ángela.....	18, 23, 34
Cain, Arthur J.....	11
Callebaut, Werner.....	25, 27, 100

Camardi, Giovanni.....	35, 42, 59, 64
Carroll, Sean B.	116 s., 128, 148 s.
Cassirer, Ernst.....	40, 42
Chiu, Chi-hua.....	146, 167
Cho, Ken W. Y.....	117, 126
Classen-Bockhoff.....	44
Coleman, William.....	33
Collier, Joanne R.....	129
Coyne, Jerry A.....	149, 161
Craver, Carl.....	95
Crubellier, Michel.....	30, 64, 92, 98, 100
Cummins, Robert C.....	95, 97
Cuvier, Georges.....	2, 32, 36, 43, 74, 93, 98 ss., 107
Darwin, Charles.....	2 s., 9 s., 16, 51 ss., 58 ss., 62, 85, 88 ss., 106, 135 ss., 142, 155, 170
Dassow, Georges vo.....	17, 66, 118, 145, 154, 167
Daubenton, Louis Jean-Marie	16, 22, 40
Davidson, Eric.....	115, 148, 162
Dawkins, Richards.....	90, 166
de Beer, Gavin.....	28, 77, 81 s., 84, 154 s.
de Echandía, Guillermo R.....	70, 136
de Pinna, Mario G. G.....	56, 61
De Robertis, Eddy M.....	32, 117, 126, 149, 154, 161
Denton, Michael J. D.....	40
Depew, David J.....	135, 166
Di Gregorio, Mario A.....	59
Dobzhansky, Theodosiu.....	63, 91, 134, 137, 139
Driesch, Hans.....	72, 111, 121, 125
Duboule, Denis.....	80, 154
Dullemeijer, Piet.....	96, 102, 105
Ebach, Malte.....	44, 62 s.
Eble, Gunter J.....	25, 27, 39, 67, 102, 147
Eldredge, Niles.....	65, 143
Ereshefsky, Mar.....	11
Erwin, Douglas	143, 154, 161 s.
Etxeberria, Arantz.....	24, 89, 157
Farber, Paul Lawrence	14, 46
Fisher, Ronald.....	90, 137, 139
Forgacs, Gabor	124, 130 s.
Foucault, Michel.....	3, 23, 36
Fullerton, Stephanie M.....	155
Furth, Montgomery.....	29
Gale, Emily A.....	141, 156
Gánti, Tibor	99
Gardner, Richard	104
Garstang, Walt.....	77, 81 s., 84
Gayon, Jean.....	2, 9, 16, 52 s., 89, 91, 97, 137
Gegenbaur, Carl.....	57, 59 s., 81, 84
Geoffroy Saint Hilaire, Étienne.....	2, 21 s., 27, 32, 35 ss., 42 s., 101, 107, 154
Geoffroy Saint Hilaire, Isidore.....	38
Gerhart, John.....	167 s.
Ghiselin, Michael.....	16, 53, 59

Giere, Ronald N.....	4
Gierer, Alfred.....	127 s.
Gilbert, Scott.....	24, 26, 46, 58, 62, 69, 71, 75, 77, 96, 106, 112, 114, 117, 143 s., 149 s., 158, 168
Ginsborg, Hannah.....	41, 98
Ginzburg, Lev R.....	135
Gissis, Snait B.	96
Gluecksohn-Schoenheimer, Salome.....	114
Goethe, Johann Wolfgang von.....	17, 34 ss., 42 ss., 70, 99
Goldschmidt, Richard.....	144 s., 149
González Recio, José Luis.....	125, 136
Goodrich, Edwin Stephen.....	84
Goodwin, Brian.....	78, 119, 139, 156
Gottlieb, Gilbert.....	138
Gould, Stephen Jay. .3, 64 s., 67 s., 78, 88, 90, 103, 111, 136, 139, 142 ss., 151, 156, 161, 164 s.	
Greene, Marjorie.....	40 s., 64
Grenier, Jennifer K.....	148
Griesemer, James.....	70, 120, 138, 150
Griffiths, Paul.....	56, 119, 151, 153, 165, 169
Hacking, Ian.....	4
Haeckel, Ernst.....	57 ss., 75 s., 78 ss., 151, 156, 160
Hall, Brian K.....	4, 36, 40, 61, 79, 81 s., 84, 104, 122 s., 137, 146 s., 151 s., 157, 167
Hamburger, Viktor.....	138
Hamilton, Healy.....	30 s.
Hammen, L. van der.....	39, 66
Harrison, Ross G.	1, 77, 114
Hennig, Willi.....	54, 82
Hertwig, Oscar.....	114
His, Wilhelm.....	68 s., 76, 79, 111, 130
Ho, Mae-Wan.....	141, 156
Hoekstra, Hopi E.....	149, 161
Holland, Peter.....	99, 154
Hopwood, Nick.....	68 ss., 76, 103, 130
Hull, David.....	9, 11, 16, 51, 53
Huneman, Philippe.....	42, 103
Huxley, Julian S.	54
Huxley, Thomas Henri.....	60
Jablonka, Eva.....	96, 150
Jacob, François.....	115
Jensen, Sören.....	31, 62
Jernvall, Jukka.....	124 ss., 130 ss., 164 s.
Kant, Immanuel.....	39 ss., 44, 50, 98 s.
Keller, Evelyn Fox.....	113, 117, 169
Kirschner, Marc.....	167 s.
Klingenberg, Christian Peter.....	28
Kluge, Arnold G.....	78
Lamb, Marion J.	150
Lankester, Ray.....	61 s.
Larsson, Hans C. E.....	63
Laubichler, Manfre.....	25 s., 62, 72, 84, 97, 103, 105, 123, 132, 146, 155, 158, 160, 167

Lauder, George V.....	63, 92 ss., 102, 105
Le Guyader, Hervé.....	14, 32, 37
Lefschetz, Solomon.....	39
Legge, Michael.....	40
Leibniz, Gottfried W.....	37, 106
Lele, Subhash R.....	36
Lennox, John.....	2 s., 18, 29, 64
Lenoir, Timothy.....	3, 81, 144
Levit, Georgy.....	67, 104
Lewis, Edward B.....	115, 128
Lewontin, Richard.....	67, 88, 90, 139, 168
Lillie, Frank Rattray.....	71
Lindenmayer, A.....	72
Linné, Carl von.....	11 ss., 18 s., 30, 38, 53
Love, Alan.....	62, 80, 92, 119, 146, 152
Lyell, Charles.....	136
Maienschein, Jane.....	59, 84, 103, 110, 112, 114, 132, 155, 160
Malthus, Thomas.....	135
Mangold, Hilde.....	114
Maturana, Alberto.....	99
Mayr, Ernst.....	9 s., 15, 33, 52, 54 s., 89 s., 111, 136, 138, 142, 160
McGhee, Georges R.....	37, 102
Meckel, Johann Friedrich.....	73
Megason, Sean G.....	69
Meinhardt, Hans.....	124, 127 ss.
Mendel, Gregor.....	137
Mendeleïev, Dmitri Ivanovitch.....	30
Merlin, Francesca.....	139
Michel, George F.....	97, 104
Millikan, Ruth.....	91, 106
Mills, D. R.....	150
Minelli, Alessandr.....	83
Misof, Bernard.....	147, 158
Mivart, George Jackson.....	142
Monod, Jacques.....	113, 115
Moore, Celia L.....	97, 104, 115
Morange, Michel.....	115
Moreno, Álvaro.....	97
Morgan, Thomas.....	113, 118, 138
Morita, Elaine A.....	117, 126
Mossio, Matteo.....	97
Motte, A.....	40
Müller, Fritz.....	75
Müller, Gerd.....	27 s., 75, 82, 84, 103, 120, 122 s., 132, 142, 146, 148, 152, 158 s., 161 s., 164
Munro, Ed.....	17, 66, 118, 145, 154, 167
Murray, James Dickson.....	2
Naydler, Jeremy.....	44
Neander, Karen L.....	91
Needham, Joseph.....	125 s., 156
Neumann-Held.....	161
Newman, Stuart.....	27, 124 ss., 129 ss., 146, 152, 158 s., 162, 164

Newton, Isaac.....	90, 135
Nielsen, Claus.....	31, 79
Numbers, Ronald.....	10
Nuño de la Rosa, Laura.....	89, 103, 157
Nüsslein-Volhard, Christiane.....	116
Nyhart, Lyn.....	4, 59, 72, 84, 110 s.
Olson, Wendy M.....	62, 151
Olsson, Lennart.....	67, 104, 120
Opitz, John M.....	26, 112, 117, 143, 149 s., 168
Oppel, Albert.....	76
Oppenheimer, Jane Marion.....	68
Oster, Georges.....	33, 43, 122 s., 145, 156, 164, 166
Owen, Richard.....	27, 29 s., 33, 35, 42, 58 s., 64, 82
Oyama, Susan.....	119
Paley, William.....	90
Panchen, Alec L.....	12
Pander, Christian.....	12, 58
Pattee, Howard H.....	99
Patterson, Colin.....	55 s., 66 s.
Peirce, Charles Sanders.....	35
Pellegrin, Pierre.....	18, 30, 64, 92, 98, 100
Pennell, Francis W.....	13
Pérez Herranz, Fernando Miguel.....	35, 43, 45, 127
Perini, Laura.....	69
Peterson, R. L.....	150
Platon.....	37, 40
Polly, P. David.....	28
Popper, Karl.....	9, 55
Porphyre.....	12
Provine, Will B.....	33, 138
Rachootin, Stan P.....	141
Rádl, Emanuel.....	60, 70
Raff, Rudolf A.....	23, 26 s., 66, 79, 82 s., 104, 112, 117, 143, 149 s., 152, 155, 160, 168, 170
Rashevsky, Nicolas.....	130
Rasskin-Gutman, Diego.....	18, 23, 25, 27, 30, 34, 64 s., 100, 106
RathkeRathke, Martin Heinrich.....	103
Raup, David.....	37 s., 165
Rehmann-Sutter.....	161
Reiss, John.....	106
Remane, Adolf.....	37, 44, 46, 60, 82 s.
Rescher, Nicholas.....	71
Richards, Robert J.....	3, 79 s., 83, 148, 165
Richardson, Michael.....	79 s., 83, 148, 165
Richtsmeier, Joan.....	36
Riedl, Rupert.....	27, 104 ss., 166
Rieppel, Olivier.....	29, 34, 44, 55 s., 82, 107, 153, 155, 157, 160, 164, 168 s., 176
Ritter, William Emerson.....	71
Robert, Jason Scott.....	32, 117, 119, 126, 149, 151, 154, 161
Robinet, Jean-Baptiste René.....	37, 68, 73
Rosen, Robert.....	99, 117, 119, 123, 150
Rosenberg, Alex.....	117, 119, 123, 150

Roux, Wilhelm.....	96, 111, 125
Rupke, Nicholas.....	35
Ruse, Michael.....	10, 135
Russell, Edward S.....	2, 34, 36, 43, 52, 59, 70 ss., 75, 81, 88, 96, 99, 110
Rutten, Chr.....	40
Saborido, Cristian.....	97
Salazar-Ciudad, Isaac.....	80, 121, 124 ss., 130 ss., 160, 164 s.
Sarkar, Sahotra.....	24, 69
Sasai, Yoshiki.....	32, 154
Saunders, Peter Timothy.....	141, 156
Schleiden, Matthias Jakob.....	125
Schmalhausen, Ivan I.....	67, 104, 144
Schmitt, Stéphane.....	2, 22, 28, 81, 144
Scholtz, Gerhardt.....	31, 62, 83, 157 s.
Schrödinger, Erwin.....	117
Schwann, Theodor.....	125
Seilacher, Adolf.....	143, 147
Serres, Étienne.....	73
Shubin, Neil.....	81, 148, 157
Simon, Herbert.....	27
Simpson, George Gaylord.....	54, 65
Smith, Kathleen K.....	78, 145
Sneath, Peter H.A.	13 s., 56
Sober, Elliot.....	16, 136
Sokal, Robert R.....	13 ss., 56
Somville, P.....	40
Spemann, Hans.....	114, 158
Spiegelman, Sol.....	150
Spinoza, Baruch de.....	42
Stearn, William T.....	13
Stebbins, G. Ledyard.....	144
Stern, Claudio	104
Strauss, Richard E.....	78
Streeter, George.....	103
Thom, René.....	2, 20, 45, 68, 94, 130
Thompson, D'Arcy W.....	21
Thomson, Keith Stewart.....	141
Turing, Alan	84, 127 ss.
Umerez, Jon.....	24
Valentine, James W.....	30 s.
van der Weele, Cor.....	151
Varela, Francisco.....	99
Vicq d'Azyr, Félix.....	22, 28, 34
von Baer, Karl Ernst.....	82
Vrba, Ellisabe.....	142 s.
Waddington, Conrad H.....	71, 114 s., 126, 143 s., 146, 149
Wagner, Günter.....	25 ss., 62 s., 84, 97, 105 s., 122 s., 146 ss., 153, 155, 158, 162, 167 ss.
Wahlert, Gerd von	91 s., 94 s.
Wake, David.....	27, 105
Wallace, Alfred Russel.....	90
Weatherbee, Scott D.....	148

Webster, Gerry.....	119, 139, 156
Weismann, August.....	90, 125
Wheeler, Quentin D.	55, 57
Whewell, William	14, 135
Whitehead, Alfred North.....	71
Wieschaus, Eric	116
Wimsatt, William.....	116, 160
Winsor, Mary P.....	160
Winsor, Mary P.	4, 10, 13 s.
Wittgenstein, Ludwig	13, 66
Wolff, Caspar Friedrich.....	68
Wolpert, Lewis.....	117, 127 s.
Woodger, Joseph.....	17, 26, 28, 31, 45, 60, 66, 71 s., 103
Wouters, Arno	88, 92, 95
Wright, Sewall.....	144
Young, Bruce A.....	21, 135, 144
Zammito, John.....	99
Zangerl, Rainer.....	44, 54, 60
Zweers, Gart A.....	96, 102

Le concept de forme organique dans la biologie contemporaine

Résumé. Le problème de la forme organique, c'est-à-dire, les propriétés géométriques et topologiques des entités biologiques à l'échelle anatomique, joua un rôle nucléaire dans la constitution et le développement des sciences biologiques jusqu'à fins du XIXe siècle. Depuis lors, la problématique morphologique commença à languir jusqu'à sa pratique disparition, déterminée par le triomphe de la théorie synthétique de l'évolution et la théorie génétique du développement. Cependant, depuis fins des années 1970, la morphologie a expérimenté une renaissance progressive dans tous les domaines de la biologie qui a plus récemment réveillé l'intérêt pour l'histoire de la discipline, ainsi que l'attention philosophique sur des concepts morphologiques comme ceux de 'type', 'Bauplan', 'homologie' ou 'nouveau'. En prenant en compte les racines historiques de la problématique morphologique, dans cette thèse j'examine les implications philosophiques des programmes de recherche contemporains dédiés à l'étude descriptive et causale de la nature, la génération et l'évolution de la forme organique. En premier lieu, je propose que la grande dialectique philosophique dont dépendent les diverses conceptualisations de la forme organique découle des différents objectifs épistémologiques des deux disciplines chargées d'organiser la diversité morphologique: la morphologie et la taxonomie. En deuxième lieu, j'analyse comment ces deux cadres descriptifs conditionnent les théories explicatives de la forme maniées dans la biologie fonctionnelle, la biologie du développement et la biologie évolutive.

The concept of organismal form in contemporary biology. A philosophical analysis.

Summary. Since the end of the 19th century, the problem of organismal form (i.e. the geometrical and topological properties of biological entities at the anatomical level) which had a privileged role throughout the history of biology, progressively weakened until its practical disappearance, due to the triumph of the synthetic theory of evolution and the genetic theory of development. However, since the late 1970s, morphology has experienced a progressive renaissance in every domain of biology. This return of form has recently stirred up the interest in the history of morphology together with an increasing philosophical attention to morphological concepts such as 'type', 'Bauplan', 'homology' or 'novelty'. Taking into account the historical roots of morphological problems, my thesis investigates the philosophical implications of the contemporary programs of research devoted to the descriptive and causal study of the nature, generation and evolution of organismal form. Firstly, I show that the philosophical dialectics governing the different conceptualisations of the concept of organismal form depends on the epistemological goals of the two disciplines in charge of organising morphological diversity, namely morphology and taxonomy. Secondly, I analyse how both descriptive frameworks determine the causal theories of form managed in functional biology, developmental biology and evolutionary biology.

Discipline: Philosophie.

Mots-clés: philosophie de la biologie, forme organique, morphologie, morphogénèse, evo-devo.

Programa de doctorado: "Entre Ciencia y Filosofía", Facultad de Filosofía de la Universidad Complutense de Madrid.

Departamento: Dpto. de Filosofía Teórica y Departamento de Lógica y Filosofía de la Ciencia. Ciudad Universitaria S/N, 28040, Madrid.

École doctorale: École doctorale de Philosophie de l'Université Paris 1. (ED 280), 1 rue d'Ulm, 75005 Paris.

Equipe d'accueil: Institut d'Histoire et de Philosophie des Sciences et des Techniques (UMR 8590), 13 rue du Four, 75006. Paris.

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
Facultad de Filosofía
Departamento de Filosofía Teórica



UNIVERSITÉ PARIS 1 PANTHÉON-SORBONNE
U.F.R. de Philosophie
Institut d'Histoire et de Philosophie des
Sciences et des Techniques



EL CONCEPTO DE FORMA EN LA BIOLOGÍA CONTEMPORÁNEA. EXAMEN FILOSÓFICO.

TESIS

Para obtener el grado de doctora de
la Universidad Complutense de Madrid y la Universidad París 1
Disciplina: FILOSOFÍA

PRESENTADA POR:
Laura Nuño de la Rosa García

Bajo la dirección de

José Luis González Recio
*Departamento de Filosofía Teórica,
Universidad Complutense de Madrid*

y

Jean Gayon
*Institute d'Histoire et de Philosophie des Sciences et des Techniques,
Université Paris 1*

Madrid, 2011

Agradecimientos

El proceso de concepción, desarrollo y alumbramiento de esta tesis se ha prolongado tanto que son varias las vidas, intelectuales y emocionales, que se han sucedido hasta haber sido capaz de imprimir esta versión final aunque inevitablemente inacabada.

Mi travesía filosófica comenzó de la mano de Fernando Miguel Pérez Herranz y ha estado siempre iluminada por la voluntad de superar la parálisis del asombro y abordar los desafíos conceptuales que arrojaba en sus clases magistrales y en sus textos tantas veces releídos. Gracias a ellos me sumergí en la filosofía de la ciencia y se fraguó la imperiosa necesidad de comprender el problema de la forma.

La concepción de la posibilidad de este trabajo y la consecución de las condiciones materiales para realizarlo nunca habría sucedido sin el encuentro con mi director José Luis González Recio. A él le debo mi pasión por la filosofía y la historia de la biología, el descubrimiento de Aristóteles, la lectura de mi primer manual de biología, el ánimo de escribir desde el principio, el impulso para cruzar el Atlántico y toparme con muchos de los que extraña y afortunadamente siguen interrogándose sobre la naturaleza orgánica.

Je veux également remercier avec la plus grande gratitude mon directeur Jean Gayon. Parce qu'il a eu toujours le temps d'avoir un rendez-vous chaque fois qu'on a eu l'opportunité de se trouver, soit à Paris, soit à Madrid ou dans une conférence dans n'importe quel endroit du monde. Pour ses lectures détaillées de tous les textes que je l'ai envoyé et ses conseils toujours savants. Pour avoir modéré mes tendances encyclopédistes et m'avoir enseigné à respecter les adversaires intellectuels.

A lo largo de estos años he tenido el privilegio de seguir formándome en entornos académicos muy distintos. Gracias a todos los que hacen posible todos esos lugares de aprendizaje.

A Marisela Vélez y todos los profesores del máster de biofísica de la Universidad Autónoma de Madrid, por admitir a una filósofa y apostar por los riesgos de la interdisciplinaredad.

A todas las instituciones que me han acogido en mis estancias de investigación: el Instituto de Filosofía de la Habana, el Institute d'Histoire et Philosophie des Sciences de París, y el Konrad Lorenz Institute of Evolution and Cognition (KLI) de Viena.

I have very special acknowledgement to the KLI and the people that makes it possible, since apart from the research stay I enjoyed there, I spent at the KLI the 6 months in which I nearly finished this thesis, thanks to a writing-up fellowship. To Gerd Müller, who trusted on me from the very beginning of my career and treated me as one of them in the organisation of the 2008 seminars on Pere Alberch. He also later took the risk of accepting a philosopher in his lab, in the framework of my biophysics master project. To Werner Callebaut, who has been a constant intellectual and personal support. To Eva Karner, because our coffee and cigarettes talks have

made easier the solitary academic life. And to all the fellows and visiting scholars I've chat with there, interchanging our intellectual passions and feeling less freak than we usually do. And very specially to Wayne Christensen, for our intermittent but constant friendship nurtured by a mixture of philosophy, science, food, wine, music, cinema, literature and politics that results in an emphatic way to understand academics and life.

Al Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia evolutiva de la Universidad de Valencia y, muy particularmente, a Miquel de Renzi y Diego Rasskin-Gutman, por descubrirme a Alberch y por tantas conversaciones y préstamos de libros preciados de su biblioteca que me abrirían las puertas a otros tantos descubrimientos.

Al grupo de filosofía de la biología de la Universidad del País Vasco, porque mi andadura académica está ligada a él antes incluso de haber comenzado, cuando en mi primer congreso de filosofía, en Donosti, me fascinó la charla de Jon Umerez sobre Pattee. Gracias a Álvaro Moreno, por abrirme las puertas de la complejidad y acogerme como una más del grupo en todos los seminarios y cursos de verano a los que he asistido. Gracias, muy especialmente, a Arantza Etxeberria, que me ha descubierto gran parte de lo que he leído y con quien aprendido a dar charlas y escribir artículos. Por tu apoyo constante, personal y académico. Por tu determinación y tu ternura, que han encauzado el final de esta tesis en un tiempo que de otro modo amenazaba con prolongarse eternamente.

A todos los que me han acompañado en la soledad y el nomadismo de la vida académica.

A Edu, Carlos y Miguel, por todo lo que aprendí en las sesiones dialécticas de aquellos años.

A Inés, María, Lucio e Isa, por toda la vida que compartimos dentro, fuera, durante y después de nuestra casa de Acuerdo.

A Nebraska, Marcos y Julián. Por nuestra extraña pero constante amistad interdisciplinar. Por que sigamos encontrando espacios en los que reconocernos y escapar del teclado y los microscopios. Mil gracias, Nebris, por acogerme en tus múltiples casas parisinas y resolver, a cualquier hora, la infinitud de trámites que a mí me hubieran paralizado.

À Philippe, qui a vécu mon évolution philosophique depuis le débout. Pour ton support inconditionnel pendant tout ce temps. Pour avoir eu de la confiance en moi et avoir discuté avec moi comme si je le sais tout lorsque je ne savais rien. Pour m'avoir enseigné autant de choses et m'avoir sauvé autant de fois des monstres bureaucratiques. Pour corriger à contretemps mon français dans la première version française de cette thèse.

A Rufino, mi pilar emocional e intelectual en Madrid durante todos estos años. Por las sesiones de cine, arte, café y bares que me han apartado del ordenador tantas veces, y por haberme visitado en mis exilios académicos otras tantas.

A Xabier, que disfrutó y padeció los años centrales de esta tesis. Porque a pesar de no haberla sabido compartir contigo, estás en la forma y el contenido de muchos lugares: en la obsesión por comprender cómo funcionan las cosas, en la voluntad de compartir lo que sabemos y reconocer en lo que escribimos las palabras de otros, y en tantos párrafos que discutimos y sabrás reconocer. Porque me formé a tu lado y contigo; por la vida que compartimos. Por tu generosidad durante el año de hermetismo y encierro durante el que empecé a escribir, de verdad, estas páginas.

A mis amigas.

A Mayte, por haber seguido ahí todos estos años; por haberme ayudado a reconocermé cada vez que he vuelto a Alicante.

A Laura, por la generosidad de tu amistad; por haberme recordado siempre lo que verdaderamente importa. Y a mi ahijada Jara, por permitirme admirar la vida sin necesidad de comprenderla.

A Eva, porque sin ella nunca me habría dedicado a la filosofía. Porque contigo ascendí al mundo de las ideas y descendí bruscamente en tu ausencia. Por enseñarme a ver lo invisible y, al mismo tiempo, obligarme a dudar de todo, aunque no estés.

Gracias, Joseba, por tu apoyo en esta fase final de la tesis. Por haber soportado mi encierro y mis histerias con una generosidad tan paciente; por haberte adaptado a mis tiempos y mis ritmos y, al mismo tiempo, haber hecho posible que siguiéramos viviendo, creando tantos momentos felices más allá del teclado. Por nuestros meses florentinos, que han compensado toda la agonía del final de la tesis. Por haber confiado en mí y en nosotros desde el principio.

A mi familia.

A mi padre, por haberme inculcado el amor por el saber y la escritura y, en particular, por el arte, porque sin él nunca me hubiera seducido la belleza de la forma.

A mis hermanas, porque todas estáis también en esta tesis. A Inés, porque la exigente precisión de su inteligencia me ha obligado a explicar las cosas con una claridad que de otro modo no me habría exigido; a Julia, con quien comparto las tribulaciones y los placeres de la vida académica y con quien he construido un relato paralelo de las metáforas e implicaciones políticas de las distintas formas de comprender el mundo; a Sara, por sus jaques dialécticos desde lo impensado, y por recordarme siempre la belleza irreductible de la naturaleza orgánica. Por todo lo que hemos discutido, comprendido, compartido, reído y sufrido juntas estos años. Porque sin nuestra red de apoyo mutuo nada de esto habría sido posible.

Y sobre todo a mi madre, el gran nodo de esta red. Por tu amor por las palabras; por tu apoyo incondicional pero crítico ante todo lo que he decidido; por anteponer mi felicidad a cualquier conquista académica; por aquel primer ordenador que me salvó del colapso mi primer año en Madrid y por tantos rescates de última hora; por tus terapias de regeneración física y mental. Por un amor que nunca seré capaz de corresponder.

Índice de figuras

Figura 1. Pintura rupestre. Escena de uros.....	1
Figura 2: La teoría de las transformaciones.....	28
Figura 3. La forma como estructura.....	30
Figura 4: Primera representación de relaciones homólogas.....	35
Figura 5. Homología entre las extremidades vertebradas de tres tetrápodos:	40
Figura 6: Novedad por duplicación de landmarks.	47
Figura 7. Arquetipo vertebrado	48
Figura 8. El Urbilateria.....	54
Figura 9. Arquetipo.....	56
Figura 10. Vértebra ideal	60
Figura 11. Morfoespacio.	64
Figura 12. La lógica de los monstruos.....	66
Figura 13. Clado ilustrando las nociones de plesiomorfia, sinapomorfia y autapomorfia.....	93
Figura 14. Modelo divergente del desarrollo	122
Figura 15. Láminas comparativas de embriones vertebrados:	126
Figura 16. La formalización de la heterocronía.....	128
Figura 17. Representación del modelo del ‘reloj de arena’	131
Figura 18. Ilustración del concepto de carga (burden).....	169
Figura 19: Las visiones genética y morfogenética de la causalidad.....	189
Figura 20: Mecanismos ontogenéticos	193
Figura 21. Mecanismo de reacción-difusión	197
Figura 22. La estructura del morfoespacio.....	226

Índice

Introducción.....	1
Parte I. La caracterización del morfoespacio.....	7
Capítulo 1. La forma como clase y la forma como tipo.....	9
1. La forma como clase. De la taxonomía a la biología poblacional.....	11
1.1. La forma como clase lógica: el esencialismo taxonómico	12
1.2. La forma como clase estadística: los agregados.....	15
1.2.1. El método de los ejemplares.....	16
1.2.2. La taxonomía numérica.....	19
1.3. La forma como clase natural: de las clases biológicas a los individuos.....	20
2. La forma como tipo. La morfología pura.....	23
2.1. La definición de la forma.....	23
2.1.1. La forma como figura.....	24
Genos y eidos: la pretopología aristotélica.....	25
La formalización de la figura: de la teoría de las transformaciones a la morfología geométrica.....	28
2.1.2. La forma como estructura.....	31
El principio de las conexiones.....	32
La formalización de la estructura.....	34
2.2. La forma del todo y la forma de las partes.....	35
2.2.1. La jerarquía organizacional y la escala anatómica.....	36
2.2.2. Las partes de los animales.....	40
La definición de las partes.....	41
Forma y función.....	44
Homología interorgánica y homología interna.....	45
Las novedades morfológicas.....	47
2.3. Los planes corporales.....	48
2.3.1. La definición de los planes corporales.....	49
2.3.2. Filos, Baupläne y arquetipos.....	52
2.4. El concepto morfológico de tipo y la lógica del morfoespacio.....	55
2.4.1. La unidad de plan: descripción, clasificación y teoría de la forma.....	57
2.4.2. Relaciones y transformaciones.....	59
2.4.3. Los vacíos morfológicos.....	67
2.5. El estatus ontológico y epistemológico del concepto de tipo.....	68
2.5.1. La subjetividad de la forma: el tipo como principio regulativo.....	70
2.5.2. La objetividad de la forma: el tipo como principio generativo o como principio abstracto.....	74
3. Conclusiones.....	80
Capítulo 2. Forma y tiempo.....	83
1. Taxonomía y filogenética.....	85
1.1. La dinámica de las clases: de la taxonomía a la biología poblacional.....	86
1.2. El sistema natural como sistema genealógico.....	90
1.2.1. La sistemática evolucionista	91
1.2.2. La cladística: las relaciones taxonómicas como relaciones filogenéticas.....	93
1.2.3. Morfología, taxonomía y filogenética.....	96
La definición de la semejanza.....	96

La filogenética molecular.....	98
2. La morfología dinámica.....	99
2.1. La morfología evolucionista.....	99
2.1.1. La genealogía de la forma: unidad de tipo y comunidad de descendencia.....	99
Homologías y homogenias.....	105
Baüplane y ancestros.....	107
2.1.2. La evolución morfológica.....	109
De la identidad a la estabilidad morfológica.....	110
La integración evolutiva de la forma.....	114
2.2. La morfología del desarrollo.....	115
2.2.1. La embriología descriptiva.....	115
La generación de la jerarquía orgánica.....	117
El dinamismo de la forma.....	118
2.2.2. La embriología comparada: las correspondencias entre las trayectorias morfológicas.....	122
De la ley del paralelismo al modelo divergente.....	123
La teoría de la recapitulación.....	126
Las variaciones del desarrollo y el imperio de la heterocronía.....	128
El estadio filotípico.....	132
El criterio embriológico.....	133
2.3. El origen de la forma y la insuficiencia de la morfología transformista.....	137
3. Conclusiones.....	138
Parte II. La explicación de la forma.....	141
Capítulo 3. Forma y función.....	143
1. La adaptación de la forma.....	143
2. La actividad y la organización de la forma.....	148
2.1. La actividad de las partes.....	148
2.1.1. Forma y función: la noción de facultad.....	149
2.1.2. Forma, función y adaptación.....	154
2.1.3. La generación de la adaptación.....	155
2.2. La organización de las totalidades orgánicas.....	156
2.2.1. La definición organizacional.....	157
2.2.2. Los planes de organización.....	161
2.2.3. La organización del desarrollo y el desarrollo de la organización.....	163
2.2.4. La evolución de la organización.....	168
3. Conclusiones.....	171
Capítulo 4. Las causas de la morfogénesis.....	173
1. Hacia una teoría de la morfogénesis.....	173
2. De la determinación a la codificación de la forma.....	177
2.1. La determinación de la forma.....	177
2.2. La codificación de la forma: la genética del desarrollo.....	179
2.3. Más allá de los genes: las dos epigenéticas.....	186
3. La concepción morfogenética.....	188
3.1. Escalas de organización y causalidad circular.....	188
3.2. Los mecanismos ontogenéticos.....	191
3.2.1. La morfogénesis química.....	193
Los mecanismos autónomos.....	194
Los mecanismos inductivos.....	196
3.2.2. La morfomecánica.....	200
4. Conclusiones.....	207
Capítulo 5. La dinámica del morfoespacio.....	209
1. La evolución de las clases.....	209

1.1. La dinámica poblacional	209
1.2. La eliminación de la morfogénesis.....	211
2. La lógica del morfoespacio y la insuficiencia del neodarwinismo.....	217
3. La evolución del morfoespacio: la biología evolutiva del desarrollo.....	222
3.1. La mecánica generativa del morfoespacio.....	224
3.1.1. De la cinética a la dinámica de la forma.....	224
3.1.2. De la variación a la variabilidad.....	227
3.2. El programa genético y el programa morfogenético en evo-devo.....	231
3.2.1. El programa genético.....	231
3.2.2. El programa morfogenético.....	236
3.3. La explicación del morfoespacio.....	237
3.3.1. La identidad y la estabilidad de la forma: hacia una tipología mecanicista	237
3.3.2. El origen de la forma.....	248
La creatividad del desarrollo: la explosión cámbrica y las novedades evolutivas.....	249
La vuelta de las potencias: de las constricciones a la evolucionabilidad....	253
4. Conclusiones.....	260
Conclusiones.....	263
Referencias.....	271
Índice onomástico.....	292

Introducción

It is the mystery and beauty of organic form that sets the problem for us

HARRISON, 1913



Figura 1. Pintura rupestre. Escena de uros

Cueva de Lascaux, Francia (18.000-15.000 a.p.)

Desde el *Timeo* platónico y, sobre todo, desde los tratados biológicos de Aristóteles, el “misterio y la belleza de la forma orgánica” ha fascinado a filósofos y naturalistas. De hecho, la etimología del concepto de forma revela un vínculo esencial con la propia idea de ‘animalidad’: en griego, el término *zôion* designa tanto al ser animado como a la figura de una obra artística, de modo que la analogía entre arte y naturaleza, tan recurrente en la historia de la biología, no parece sólo una herramienta heurística posterior, sino que probablemente actuó como germen originario del propio concepto de forma orgánica. Y es que, a diferencia de la idea general de forma y, en particular, del concepto de forma geométrica, la forma orgánica tiene un

significado fenoménico esencial¹. Como ilustran las incisivas líneas de tantas pinturas rupestres (Fig. 1), la representación artística de la forma orgánica captura ‘modos de vida’.

Sin embargo—como denunciara René Thom (1923-2002), “el espacio (el R^3 en nuestra geometría euclidiana) está ampliamente ausente en la biología moderna”². En efecto, tanto la biología del desarrollo como la biología evolucionista, los dos grandes terrenos donde la forma debiera en principio tener un papel protagonista, están plagadas de conceptos morfológicamente vacíos: en biología del desarrollo abundan las nociones desprovistas de componentes espaciales (‘códigos’, ‘señales’, ‘unidades informacionales’...) con respecto a las cuales las estructuras morfológicas se consideran epifenómenos³, y la visión sintética de la evolución privilegia aquellos objetos (las poblaciones, las especies y los genes) con una carga semántica morfológica más débil⁴.

No obstante, desde finales de la década de los setenta, la morfología ha experimentado un renacimiento en todos los dominios de la biología: la morfología teórica, la morfología comparada, la morfología funcional, la teoría química de la morfogénesis y la morfomecánica en biología del desarrollo... El regreso de la forma en las ciencias biológicas ha estado acompañado por el resurgimiento del interés por la historia de la disciplina. Desde las últimas décadas del siglo pasado, junto a la recuperación de tratados clásicos sobre la historia de la morfología como el clásico *Form and Function* de Edward S. Russell (1887–1954)⁵, se han publicado excelentes estudios historiográficos tanto temáticos como especializados en periodos clave de nuestra disciplina. Entre las investigaciones temáticas cabe destacar la tesis doctoral de Stéphane Schmitt⁶ sobre la historia de la noción de la repetición de las partes, así como la de Ingo Brigandt⁷ sobre el concepto de homología. En cuanto a los trabajos en torno a autores o periodos clave en la historia de la morfología, debemos subrayar

¹ La raigambre histórica de la idea de forma suele remontarse a contextos tecnológicos donde el significado originario de las formas generadas en ellos no es esencial sino convencional. Así, Edmund Husserl (1859-1938), en *El origen de la geometría*, interpretó la conceptualización de la forma geométrica como una abstracción progresiva de las figuras trazadas por las operaciones de la agrimensura.

² R. Thom, “Structuralist Biology,” en *Towards a Theoretical Biology* (Edinburgh: Edinburgh University Press, s.d.), 32–41.

³ L. V. Belousov, “Form, rather than Features of Form Features. A Review of the Book by V. G. Cherdantsev *Morfogenez i evolyutsiya* (Morphogenesis and Evolution), Moscow: KMK, 2003,” *Russian Journal of Developmental Biology* 35, n.º. 5 (9, 2004): 326-328.

⁴ J. Gayon, “La marginalisation de la forme dans la biologie de l'évolution,” *Bulletin de la Société d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie*, 1998, 143.

⁵ E. S. Russell, *Form and function: A contribution to the history of animal morphology* (London: John Murray, 1916).

⁶ S. Schmitt, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties* (Paris: Publications Scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, 2004).

⁷ I. Brigandt, “A Theory of Conceptual Advance: Explaining Conceptual Change in Evolutionary, Molecular, and Evolutionary Developmental Biology,” 2006.

la reinterpretación contemporánea de los tratados biológicos de Aristóteles⁸, el trabajo de Toby Appel sobre la morfología trascendental⁹, el de Lyn Nyhardt sobre la morfología alemana decimonónica, la obra de Timothy Lenoir sobre la morfología del desarrollo¹⁰ o los tratados de Stephen Jay Gould y Robert Richards en torno a la morfología evolucionista¹¹.

La filosofía de la biología, cuyo nacimiento y desarrollo ha estado profundamente ligado a las problemáticas teóricas planteadas en el seno de la Síntesis Moderna, se ha mostrado hasta hace muy poco tiempo ajena al problema de la forma. El propio concepto de forma orgánica, con cierto protagonismo en el dominio de la estética, sigue sin ser objeto de discusión explícito entre los filósofos de la biología. No obstante, los desafíos teóricos planteados por la llamada ‘perspectiva estructuralista’, los conceptos morfológicos de tipo, *Bauplan*, homología o novedad morfológica, así como la actualización, a la luz de la biología contemporánea, de la noción aristotélica de la causalidad formal están cobrando un rol cada vez más nuclear en la filosofía de la biología actual.

A lo largo de este trabajo, nos proponemos localizar los grandes ‘temas’ que han determinado la investigación biológica de la forma a la luz de los desarrollos experimentados por la morfología contemporánea. Nuestro objetivo no es, por tanto, trazar una historia exhaustiva del concepto de forma orgánica, sino encuadrar sistemáticamente, desde el presente científico y filosófico, las distintas teorías de la forma que se han enfrentado a lo largo de la historia de la biología.

Muy a menudo la filosofía de la ciencia ignora la raigambre de las ideas sobre las que polemiza por considerarlas reliquias anacrónicas de la prehistoria de su disciplina. Creemos, al contrario, que la historia de las configuraciones de una idea arroja una luz retrospectiva que ilumina al propio presente filosófico. Nos adherimos, en este sentido, a la ‘aproximación filogenética’ de la historia de la ciencia defendida por John Lennox¹²: la transformación de las teorías científicas muestra relaciones de ‘ascendencia cognitiva’ que deben rastrearse (‘filogenia conceptual’) si aspiramos a comprender los problemas fundacionales de la ciencia actual, identificando los puntos de inflexión en los que ciertas conceptualizaciones filosóficas puedan haber conducido a la situación actual y estudiando las razones históricas de estos cambios (‘ecología conceptual’). Ahora bien: junto a las ‘homologías filogenéticas’, nuestro proyecto

⁸ J. G. Lennox y A. Gotthelf, eds., *Philosophical Issues in Aristotle's Biology* (Cambridge University Press, 1987). En español, destaca la obra de Alfredo Marcos A. Marcos, *Aristóteles y otros animales: una lectura filosófica de la biología aristotélica* (Barcelona: PPU, 1996).

⁹ T. A. Appel, *The Cuvier-Geoffroy Debate: French Biology in the Decades Before Darwin* (USA: Oxford University Press, 1987).

¹⁰ T. Lenoir, *The strategy of life: teleology and mechanics in the nineteenth-century German biology*, 1989th ed. (USA: The University of Chicago Press, 1982).

¹¹ S. J. Gould, *Ontogeny and phylogeny* (Cambridge, Mass: Belknap Press of Harvard University Press, 1977); R. J. Richards, *The meaning of evolution: the morphological construction and ideological reconstruction of Darwin's theory* (USA: University of Chicago Press, 1992).

¹² J. G. Lennox, “History and Philosophy of Science: a Phylogenetic approach,” *História, Ciências, Saúde-Manguinhos* 8 (2001).

se interesa también por las ‘homoplasias conceptuales’, es decir, los marcos teóricos conceptualmente homólogos que, sin embargo, aparecen históricamente desconectados. Y es que, al contrario de lo que sostuvo Foucault en *Las palabras y las cosas*, las “discontinuidades de la episteme”, es decir, los saltos infranqueables entre las configuraciones que, dentro del espacio del saber, han dado lugar a las diversas formas de conocimiento¹³, han convivido en los mismos tiempos, rebrotando a lo largo de la historia sin ser muchas veces conscientes de su filiación conceptual. La historia de la morfología es especialmente fecunda en este sentido, pues su discontinuidad ha provocado la reaparición de los mismos debates en momentos muy distintos. Es más: como advierte Lynn Nyhart, cuando en la historia de la ciencia se pierden los marcos teóricos desaparece también la información empírica generada en ellos¹⁴.

Dice Mary Winsor que en la historia de ciencia no importa tanto el significado original de las teorías como el modo en el que sus herederos las interpretaron¹⁵. Sin duda, esto es en parte cierto; la ‘versión heredada’ de ciertas teorías biológicas será fundamental—como veremos—para explicar la desaparición del problema de la forma de la agenda biológica. La historia de la biología, sin embargo, no puede describirse como un progreso lineal de sucesión de paradigmas; los herederos de las teorías biológicas son muchos, y precisamente para recuperar la memoria histórica y, con ella, el arsenal conceptual y empírico de determinados programas de investigación, tendremos en cuenta tanto la versión heredada como el ‘significado original’ de ciertos proyectos.

Por otro lado, el concepto de forma orgánica se ha constituido en la codeterminación constante entre las prácticas de los naturalistas y la reflexión teórica de filósofos y biólogos teóricos. En este sentido, nuestra perspectiva no sólo se interesará por la representación de las ideas que explícitamente articulan la gnoseología y la ontología de los autores (la filosofía representada), pues—como sostiene el llamado ‘nuevo experimentalismo’¹⁶—los presupuestos que subyacen a las prácticas científicas (la gnoseología ejercida) revisten un interés tan radical como el de los principios teóricos explícitos, especialmente cuando en tantas ocasiones se demuestran inconmensurables. Por tanto, a lo largo de nuestra investigación, tendremos en cuenta cómo los conceptos están embebidos en la práctica biológica y para qué propósitos epistémicos se utilizan¹⁷.

¹³ M. Foucault, *Las palabras y las cosas: una arqueología de las ciencias humanas*, trad. E. C. Frost, 28th éd. (Madrid: Siglo XXI, 1989).

¹⁴ L. K. Nyhart, “Learning from history: Morphology's challenges in Germany ca. 1900,” *Journal of Morphology* 252, n.º. 1 (2002): 2-14.

¹⁵ M. P. Winsor, “Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy,” *Biology and Philosophy* 18, n.º. 3 (2003): 390.

¹⁶ R. N. Giere, *Explaining science: A cognitive approach* (University of Chicago Press, 1990); I. Hacking, *Representing and intervening: introductory topics in the philosophy of natural science* (Cambridge University Press, 1983).

¹⁷ Brigandt, “A Theory of Conceptual Advance.”

Partiendo de estas premisas metodológicas y dado que, como trataremos de demostrar para el caso del concepto de forma orgánica, la organización del mundo fenoménico que trata de explicar una teoría determina el tipo de causalidad que puede operar sobre tal esfera ontológica, hemos articulado nuestra investigación en torno a dos partes. A lo largo de la primera parte, dedicada al problema de la *caracterización del morfoespacio*, exploraremos los dos grandes modos de concebir la forma orgánica (capítulo 1) y su transformación temporal (capítulo 2). En la segunda parte, dedicada la *explicación del morfoespacio*, analizamos las distintas teorías causales que se han barajado para dar cuenta de la forma en los tres grandes dominios explicativos de la biología: la relación entre forma y función (capítulo 3), la generación de la forma (capítulo 4) y la evolución de la forma (capítulo 5).

Parte I

La caracterización del morfoespacio

primero, comprender las diferencias y atributos que pertenecen a los animales; después, descubrir sus causas

Aristóteles, Historia de los animales

La primera tarea que ha de acometer un análisis filosófico del concepto de forma orgánica consiste en delimitar fenomenológicamente el problema al que se enfrenta. Sin embargo, en la filosofía de la biología contemporánea, articulada fundamentalmente en torno a las reflexiones teóricas de la Síntesis Moderna, el problema de la caracterización de la forma goza de un reconocimiento muy pobre. El eclipse que la forma orgánica ha vivido durante buena parte del siglo XX puede atribuirse a las dos grandes líneas teóricas que han sostenido la visión sintética de la fenomenología orgánica, a saber: la reducción de la identidad morfológica a la ascendencia común, y la censura radical del llamado ‘pensamiento tipológico’ y su sustitución por el ‘pensamiento poblacional’. A lo largo de esta primera parte nos proponemos cuestionar ambas premisas.

Según nuestra tesis, muchos de los equívocos en historia y filosofía de la biología en relación a los grandes conceptos morfológicos, como los de tipo y homología, proceden de la confusión de las dos disciplinas encargadas de organizar la diversidad morfológica, a saber: la morfología y la taxonomía. En el primer capítulo nos proponemos clarificar histórica y filosóficamente esta confusión, y demostrar la radical irreductibilidad de ambas disciplinas, cuyos objetivos epistemológicos implican—como veremos—ontologías muy distintas. Una vez distinguidas estas dos grandes concepciones de la forma, en el segundo capítulo examinaremos cómo la taxonomía y la morfología conciben la transformación temporal de las entidades biológicas.

La forma como clase y la forma como tipo

En 1959, en el contexto de la celebración del centenario de la publicación de *El origen de la especie*, Ernst Mayr introdujo una disyuntiva entre dos modos diametralmente opuestos de concebir la naturaleza orgánica que se reveló esencial para el análisis filosófico del darwinismo: el pensamiento tipológico, que habría dominado la concepción de la fenomenología orgánica hasta la publicación del *Origen*, y el pensamiento poblacional, que, inaugurado por Darwin, acabaría por imponerse en biología con la Síntesis Moderna¹.

Según la caracterización sintética, el *pensamiento tipológico* hace residir la verdadera realidad de las cosas en ‘tipos’ o ideas en el sentido platónico. En taxonomía, la esencia de los taxones se identificaría con un tipo ideal característico de cada taxón, una forma perfecta e inmutable con respecto a la cual los individuos serían proyecciones degradadas². A lo largo de la década de los sesenta, el tipologismo se hizo sinónimo del esencialismo y se ligó inexorablemente al creacionismo.

El término *esencialismo* había sido acuñado por Karl Popper en la década de los cuarenta³ para nombrar a la tradición filosófica según la cual, el objeto del conocimiento científico consiste en descubrir la verdadera naturaleza de las cosas por medio de definiciones, descripciones de las esencias (comprendidas como listados exhaustivos de propiedades necesarias y suficientes) en las que se fundarían las explicaciones. David Hull reutilizó el término esencialismo para referirse a la noción taxonómica basada en la lógica escolástica según la cual cada especie posee una esencia propia que la define en términos de propiedades intrínsecas ahistóricas, necesarias y

¹ E. Mayr, “Darwin and the evolutionary theory in biology,” *Evolution and anthropology: A centennial appraisal* (1959): 1–10.

² R. A. Keller, R. N. Boyd, y Q. D. Wheeler, “The illogical basis of phylogenetic nomenclature,” *The Botanical Review* 69, n.º. 1 (2003): 93–110; A. L. Panchen, *Classification, evolution, and the nature of biology* (Cambridge University Press, 1992).

³ K. Popper, “The Poverty of Historicism, I,” *Economica* 11, n.º. 42 (1944): 86–103. Cfr. J. Gayon, “Pourquoi définir? La question de l’essentialisme” (s.d.).

suficientes⁴. Según este esquema, las clases naturales se concebían como clases lógicas conformadas por individuos idénticos cuya pertenencia permite los enunciados universales.

Por otro lado, el esencialismo se vincula al *creacionismo*. Si bien el término ‘creacionismo’ no se acuñó hasta bien entrado el siglo XIX⁵, Mayr atribuye a la tradición esencialista la creencia según la cual, las especies actuales fueron creadas por Dios separadamente⁶. En una ontología ‘discretizada’ en esencias distintas e incomunicables—argumenta—la consideración de la variación individual estaba vedada, impidiendo comprender la transformación gradual de las especies.

Desde entonces, la llamada ‘historia del esencialismo’^{7 8} ha asumido que la filosofía esencialista se remonta a la metafísica platónica y aristotélica e incluye a autores tan variopintos como Linneo, Lyell, los morfólogos idealistas o Agassiz: “Ya fueran realistas o idealistas, materialistas o nominalistas”—dice Mayr—las especies se consideraban tipos o clases naturales “definidas por características constantes y nítidamente separadas unas de otras por espacios vacíos sin conexión”⁹.

Según la historiografía sintética, la gran contribución de Darwin habría consistido en imprimir al problema de las especies un giro epistemológico paradigmático: el nuevo *pensamiento poblacional* concibe las poblaciones biológicas como constituidas por individuos únicos, invirtiendo así la ontología del tipologismo: “el tipo (media) es una abstracción y sólo la variación es real”¹⁰. Para imaginar el origen de las especies era necesario centrarse en las diferencias individuales, incluyendo las propiedades supuestamente esenciales. Bajo esta perspectiva, el “derrocamiento del

⁴ D. L. Hull, “The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I),” *The British Journal for the Philosophy of Science* 15, n.º. 60 (1965): 314–326. Véase también E. Mayr, “Theory of biological classification,” *Nature*, n.º. 220 (1968): 548–548; E. Mayr, “The biological meaning of species,” *Biological Journal of the Linnean Society* 1, n.º. 3 (1969): 311–320.

⁵ En el siglo XIX aquellos que defendían que las especies habían sido creadas separadamente por Dios eran conocidos como ‘abogados de la Creación’ y, en ocasiones (en la correspondencia privada de Darwin), como ‘creacionistas’. Conforme se desarrolló la controversia creación-evolución, el término ‘antievolucionistas’ se volvió más común. No obstante, no fue hasta 1929, en EEUU, cuando el ‘creacionismo’ se asoció al fundamentalismo cristiano, que, basado en una lectura literal de la narrativa del *Génesis*, se opuso a la evolución humana, un uso que fue refutado por otros grupos de creyentes como los llamados ‘creacionistas evolucionistas’. Cfr. R. L. Numbers, *The creationists: from scientific creationism to intelligent design* (Harvard University Press, 2006); R. L. Numbers, *Darwinism comes to America* (Harvard University Press, 1998).

⁶ E. Mayr, *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*, trad. S. Casado de Otaola (Barcelona: Crítica, 1992), 40.

⁷ El término ‘historia del esencialismo’ es utilizado por M. P. Winsor (“Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy,” *Biology and Philosophy* 18, no. 3 (2003): 388–389) y R. Amundson, *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo* (Cambridge University Press, 2005), 207.

⁸ A. J. Cain, “Logic and memory in Linnaeus’s system of taxonomy,” *Proceedings of the Linnean Society of London* 169, n.º. 1 (1958): 144–163; Hull, “The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I)”; Mayr, “Darwin and the evolutionary theory in biology”; M. Ruse, *La revolución darwinista: la ciencia al rojo vivo*, trad. C. Castrodeza (Madrid: Alianza, 1983).

⁹ Mayr, *Una larga controversia*, 54.

¹⁰ Mayr, “Darwin and the evolutionary theory in biology,” 2.

esencialismo”, la “diferente actitud hacia los universales”, es la gran revolución instaurada por el darwinismo, e incluso “una de las revoluciones conceptuales más drásticas en el pensamiento occidental”¹¹.

Recién clausurada la nueva ola de conmemoraciones del ciento cincuentavo aniversario de la publicación del *Origen*, la dialéctica filosófica explicitada por Mayr sigue demostrando una intensa actualidad. Sin embargo, en ese medio siglo que separa uno y otro centenario, la ‘revolución’ inaugurada por el pensamiento poblacional se revela menos cristalina de lo que pareció entonces. El avance de la historiografía de la biología predarwinista, la discusión filosófica en torno a los diversos modos de esencialismo y los desarrollos experimentados por la propia biología (especialmente a partir del renacimiento de la morfología) han llevado a cuestionar los presupuestos teóricos e historiográficos de la Síntesis Moderna.

Como veremos, la caracterización de la ‘biología predarwinista’ legada por la historiografía sintética sólo es válida, y hasta cierto punto, para ciertas corrientes teóricas pertenecientes a la disciplina de la taxonomía, pero en ningún caso para la morfología. A lo largo de este capítulo nos proponemos clarificar histórica y filosóficamente la confusión entre morfología y taxonomía, y demostrar la radical irreductibilidad de ambas disciplinas, cuyos objetivos epistemológicos implican ontologías muy distintas: la taxonomía, preocupada por *clasificar* la diversidad morfológica, ‘segrega’ una ontología fundada en la idea de *clase*; la *morfología* se ocupa de la lógica que rige la ‘unidad en la diversidad’ morfológica, de donde se deriva una ontología articulada alrededor de la idea morfológica de *tipo*.

1. LA FORMA COMO CLASE. DE LA TAXONOMÍA A LA BIOLOGÍA POBLACIONAL

Dedicamos esta primera sección a comprobar cómo la taxonomía, la ciencia encargada de “nombrar y clasificar a los organismos”¹², ‘segrega’ una ontología fundada en la idea de *clase*. Distinguimos tres grandes concepciones de la forma como clase: (i) la forma como *clase lógica* (el ‘esencialismo taxonómico’ característico de la primera etapa de la obra de Linneo), (ii) la forma como *clase estadística* (la clasificación de las formas fundada en la ‘ semejanza familiar’) y (iii) la forma como *clase natural* (característica de todas aquellas teorías que han reivindicado la concepción de los taxones como entidades reales o individuos). Como veremos, gran parte de las implicaciones filosóficas que se han atribuido al darwinismo no dependen tanto del evolucionismo como de la filosofía que subyace a los distintos modos de afrontar el problema de la clasificación de las especies.

¹¹ Ruse, *La revolución darwinista*, 93.

¹² J. Mallet y K. Willmott, “Taxonomy: renaissance or Tower of Babel?,” *Trends in Ecology & Evolution* 18, n.º. 2 (2003): 57–59.

1.1. La forma como clase lógica: el esencialismo taxonómico

Hasta la aparición de los sistemas de clasificación en la primera mitad del siglo XVIII, la ‘sistemática’ fue un oficio limitado a describir y catalogar las maravillas de la diversidad orgánica, ajeno al interés por los principios rectores del orden natural. En este contexto, la obra de Carlos Linneo (1707-1778) es revolucionaria, pues inaugura la voluntad de *ordenar sistemáticamente* la diversidad orgánica.

La sistemática linneana y, con ella, la totalidad de la taxonomía predarwinista, ha pasado a la historia de la biología asociada a la idea del fijismo de las especies, y suele figurar como el paradigma del esencialismo aristotélico aplicado a la clasificación¹³. En efecto, la *Investigación de los animales*¹⁴ es el primer tratado biológico de la historia donde se lleva a cabo una investigación sistemática de la diversidad del reino animal, organizada alrededor de los conceptos de género (*genus*) y especie (*ei-dos*). La lectura linneana de estos términos como categorías taxonómicas condujo a interpretar la obra aristotélica como la primera taxonomía de la historia. Desde esta perspectiva, Aristóteles habría identificado los caracteres esenciales que distinguían a los animales y los habría clasificado en los géneros y las especies que más tarde completara y sistematizara Linneo. De este modo, la clasificación parecía encontrar una perfecta continuidad con el ‘esencialismo’ aristotélico contra el que Popper y los filósofos de la Síntesis Moderna dirigieran sus inyectivas. David Hull denomina ‘tipología’ a la forma que el esencialismo tomó en taxonomía y lo caracteriza conforme a tres grandes tesis¹⁵: la tesis *ontológica* que afirma la existencia de las Formas, la tesis *metodológica* según la cual la tarea de la taxonomía consiste en discernir las esencias de las especies, y la tesis *lógica* relativa a su definición y de donde se deriva la concepción del ‘tipo’ como un conjunto de caracteres o propiedades necesarias y suficientes para definir un taxón. Según Hull, los taxónomos fueron incapaces de definir adecuadamente las especies por culpa del método aristotélico de definición, que habría ofrecido una especial resistencia en taxonomía, hasta el punto de convertirla en la última disciplina biológica en sentir los efectos de la revolución científica¹⁶.

En los últimos años, sin embargo, un número creciente de historiadores, biólogos y filósofos de la biología ha cuestionado la interpretación clásica de la *Investigación* aristotélica y la sistemática linneana, subrayando que el Aristóteles que heredó el siglo XVIII fue el filtrado por la escolástica, que somete tanto el fijismo como el esencialismo a una revisión radical¹⁷. En este sentido, la importancia de la obra del primer

¹³ M. Ereshefsky, *The poverty of the Linnaean hierarchy: a philosophical study of biological taxonomy* (Cambridge University Press, 2001).

¹⁴ Aristóteles, *Investigación sobre los animales* (Editorial Gredos, 1992).

¹⁵ Hull, “The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I),” 317.

¹⁶ Hull sigue el argumento de Popper, según el cual, el grado en el que las ciencias se han convertido a la ‘revolución científica’ ha dependido de su capacidad para abandonar el método de definición aristotélico (Cfr. K. Popper, *The Open Society and Its Enemies*, 2 vols. (London: Routledge, 1945).).

¹⁷ D. Alvargonzález, *El sistema de clasificación de Linneo* (Pentalfa Ediciones, 1992), 16.

Linneo no reside en la aplicación de la filosofía aristotélica a la clasificación de la diversidad morfológica, sino precisamente en que sus sistemas de clasificación condensan las transformaciones que tanto el fijismo como el esencialismo sufrieran de la mano de la escolástica.

El *fijismo* taxonómico está gobernado por parámetros filosóficos muy distintos a los que rigieron el eternalismo aristotélico¹⁸. Si en Aristóteles la estabilidad inmanente del orden natural no requería la referencia a un Creador, en Linneo el fijismo de las especies sólo resulta inteligible a la luz de los presupuestos ontológicos de la dogmática cristiana¹⁹. Gnoseológicamente, el fijismo era además un presupuesto irrenunciable para afrontar la tarea de construir un sistema de clasificación. La escolástica contemplaba la naturaleza como una totalidad ordenada que podía ser conocida y descrita, y veía en la ciencia una investigación de los planes divinos al crear el Mundo. En el caso de la historia natural, precisamente porque las especies eran finitas, invariables y creadas de una vez, podía pensarse en el proyecto de clasificarlas y ordenarlas para mejor conocer, describir y venerar la obra de Dios, que habría impuesto leyes naturales inmutables desde la Creación; un proyecto que—en opinión de Linneo—sólo podría completarse si se ejecutaba desde un cierto sistema, ya fuera natural o artificial.

En cuanto al *esencialismo*, la sistemática linneana se construye en el lenguaje de la lógica de predicados, en el contexto de la discusión escolástica en torno al ‘problema de los universales’. En la *Isagoge*²⁰, Porfirio (c. 232-304) había interpretado los predicados aristotélicos en términos de clases e individuos y relaciones de inclusión o pertenencia: el *género* agrupa a otros géneros subordinados, estos a las *especies* y estas, a su vez, a los individuos que las conforman. La jerarquía clasificatoria resultante se obtiene mediante el método ‘por género y diferencia’, que sólo en apariencia se asemeja al aristotélico: en la lógica porfiriana (y más tarde en la escolástica), el *género* no es ya una materia lógica, sino una clase que agrupa a otras clases, y la *diferencia* no es una diferencia formal aplicada a esa materia lógica, sino una propiedad esencial que separa dicotómicamente unas clases de otras. En este nuevo contexto teórico, el método divisorio consiste en ofrecer la *definición* de la esencia (entendida como la ‘intensión’ de la clase) mediante un listado exhaustivo de las propiedades necesarias y suficientes compartidas por los elementos pertenecientes a dicha clase. Por ejemplo, ser humano está completamente determinado por la propiedad ser un animal (*genus*) y ser racional (*differentia*). La racionalidad, pero no el bipedismo,

¹⁸ Ibid., 34-35.

¹⁹ El fijismo fue, de hecho, una tesis científicamente progresista: por un lado, antes de Linneo la creencia en varios tipos de transmutación (generación espontánea, metamorfosis, adaptación ambiental directa, hibridaciones, macromutaciones...) estaba mucho más extendida; por otro, la evidencia empírica de la evolución, como la relativa a la edad de la Tierra, era insuficiente en la era del fijismo (Amundson, *The role of the embryo*, 38).

²⁰ Porfirio, *Isagoge*, ed. Juan José García Norro y Rogelio Rovira (Barcelona: Anthropos Editorial, 2003), 15, 17 y 17, 9.

pertenece a la definición de ser humano, pues sólo la primera es un rasgo esencial (exclusivo) de nuestra especie.

Establecido el método para la definición de las esencias específicas, Porfirio se pregunta por el estatus ontológico de las clases: ¿son los géneros y las especies reales o su existencia es meramente subjetiva, dependiente de la ‘voluntad organizadora’ del observador? Arranca así el célebre problema de los universales²¹, que articulará gran parte de la metafísica venidera, polarizada entre nominalistas y realistas, y que todavía hoy constituye el telón de fondo del debate filosófico en torno al concepto de ‘clase natural’.

Linneo aplica el método de la división lógica a la sistematización de la diversidad orgánica²² e interpreta el estatus ontológico de las clases vegetales y animales en el contexto del debate entre nominalistas y realistas. En su *Philosophia Botanica*²³, el naturalista sueco asigna un significado unívoco a los términos *genos* y *eidos* que coincide con el significado actual de los conceptos de *género* y *especie*, y añade nuevas categorías taxonómicas, distinguiendo cinco estratos en la clasificación del reino orgánico²⁴: la clase, el orden, el género, la especie y la variedad. Ante cada una de las categorías, Linneo adopta posiciones ontológicas distintas: nominalista en el caso de los órdenes y las clases (obra de la naturaleza y el arte) y las variedades (fruto del cultivo de hortelanos y jardineros), y realista en el de los géneros (identificados con la esencia de la planta, son los únicos que se conservan invariablemente en todos los sistemas) y las especies (que, a diferencia de los géneros, aparecen muchas veces confusas)²⁵.

El género es, por tanto, la categoría taxonómica básica en la sistemática linneana: aplicando al método escolástico de definición por género y diferencia, el género se determina en primer lugar y las especies se definen añadiéndole a este una diferencia, es decir, una propiedad que sólo existe para esa especie. En su *Philosophia Botanica*, Linneo se propuso construir un sistema de clasificación discreto (porque el espacio entre los géneros había de estar vacío) y finito (porque el número de géneros tenía que ser limitado: según Linneo, existen 38 caracteres vegetales, cada uno de los cuales puede variar en función de cuatro parámetros: número, figura, situación y proporción)²⁶. El proceso de clasificación procede, así, de modo ‘descendente’, partiendo de

²¹ G. Klima, “The Medieval Problem of Universals,” en *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, s.d., <http://plato.stanford.edu/entries/universals-medieval/>.

²² Panchen, *Classification, evolution, and the nature of biology*, 16-19.

²³ C. Linné, *Philosophie botanique: dans laquelle sont expliqués les fondements de la botanique ; avec les définitions de ses parties, les exemples des termes, des observations sur les plus rares, enrichie de figures*, 1788.

²⁴ Tanto en Aristóteles como en Linneo, el criterio para la delimitación de los reinos de la Naturaleza es fisiológico: los vegetales se caracterizan por la posesión del alma nutritiva y los animales por la posesión añadida del alma sensitiva. Sin embargo, Linneo se distancia de Aristóteles en dos aspectos fundamentales: los minerales se convierten en un reino más de la naturaleza, y el hombre queda incluido en el reino animal.

²⁵ Linné, *Philosophie botanique*, afor. 162.

²⁶ *Ibid.*, afor. 167.

las categorías más amplias para determinar sucesivamente las inferiores, más restrictivas, que reiteran las características genéricas. El método divisorio se atiene así a las condiciones supuestamente estipuladas por Aristóteles²⁷: que la división sea exhaustiva, que las especies de un mismo género sean mutuamente excluyentes, y que la división proceda siguiendo un solo *fundamentum divisionis*.

Desde el punto de vista gnoseológico, el sistema podía ser natural (si se consideraban todos los rasgos del género) o artificial (si se escogía un número limitado de caracteres). Reconociendo que el método natural es pragmáticamente inalcanzable, Linneo se decanta por un sistema artificial basado en los caracteres sexuales. En cuanto a la *denominación* de las especies, el ‘nombre específico legítimo’, sometido a una serie de normas, había de recoger en un máximo de doce palabras los caracteres esenciales de la especie.

Como vemos, el ‘sentido clásico’ que se le ha atribuido al esencialismo puede predicarse de la taxonomía del primer Linneo, donde la clasificación, la denominación y la definición aparecen inextricablemente ligadas²⁸: la clasificación de las especies se lleva a cabo atribuyendo un nombre y una definición a cada taxón (en términos de propiedades intrínsecas necesarias y suficientes) y ordenando las definiciones en un sistema natural.

El esencialismo taxonómico ha sido el objetivo de todas las diatribas contemporáneas contra el esencialismo. La imposibilidad de encontrar un carácter diagnóstico único para cada grupo taxonómico ha conducido a la formulación de diversas alternativas a la concepción de los taxones como clases lógicas. Los taxones (y en particular las especies) se han concebido como agregados estadísticos y como clases naturales. A pesar de la tendencia sintética a asociar estas ‘revoluciones conceptuales’ al darwinismo²⁹, todas ellas fueron formuladas en el contexto del fijismo.

1.2. La forma como clase estadística: los agregados

En el contexto de la filosofía del lenguaje, Wittgenstein acuñó el término ‘semejanza familiar’ para explicar el modo en el que agrupamos ciertas entidades bajo los mismos términos: muchas de las cosas que consideramos semejantes no comparten una o varias propiedades que necesaria y suficientemente definan su esencia, sino que están relacionadas por “una complicada red de parecidos que se superponen y entrecruzan”³⁰; de otro modo: no hay esencia compartida sino rasgos superpuestos, como entre los miembros de una familia. Desde esta perspectiva, el método definito-

²⁷ Cain, “Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy.”

²⁸ Alvargonzález, *El sistema de clasificación de Linneo*, 68.

²⁹ Hull, “The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I).”

³⁰ L. Wittgenstein, *Investigaciones filosóficas*, trad. A. García Suárez y U. Moulines, 1999th ed. (Barcelona: Altaya, 1958), § 66.

rio consiste en configurar un listado de propiedades que actúa como definición de la clase sin necesidad de que ninguna de ellas en particular esté siempre presente en los individuos que la componen.

Considerada como una alternativa tanto al nominalismo como al realismo que resolvía el problema de los universales, la noción de ‘semejanza familiar’ cobró un sentido natural a la hora de retratar la ‘semejanza taxonómica’³¹. De hecho, esta concepción de la semejanza subyace ya al ‘método de los ejemplares’ que utilizaron ciertos taxónomos en los siglos XVIII y XIX y conformará el núcleo teórico de la taxonomía numérica.

1.2.1. El método de los ejemplares

La historia del esencialismo ha dado por hecho que el método de definición por ‘semejanza familiar’ es una innovación reciente en taxonomía, aquejada (incluso después de Darwin) de la rémora del esencialismo. En los últimos años, sin embargo, el análisis de las consecuencias ontológicas de las prácticas clasificatorias de los taxónomos ha llevado a diversos historiadores a cuestionar la historia del esencialismo: a lo largo de la segunda mitad del siglo XVIII y la primera mitad del XIX, los taxónomos (incluyendo al propio Linneo) introdujeron cambios metodológicos en la identificación de los taxones que acabaron provocando la crisis del esencialismo lógico hasta el punto de posibilitar y preludiar el transformismo³².

La obra de Linneo no fue homogénea, sino que en ella pueden distinguirse dos épocas muy distintas: si bien la primera etapa que examinamos arriba puede ser justamente calificada de fijista y esencialista, a partir de 1753, en su *Systema Plantarum* y en la décima edición del *Systema Naturae*³³, Linneo empieza a introducir en su práctica clasificatoria cambios metodológicos que lo alejan de la tradición escolástica, conllevando una revisión radical de la concepción fijista y esencialista del orden taxonómico. Si en su juventud se había ocupado del estudio de los géneros como unidades básicas de clasificación, la utilización de géneros politípicos, el sistema binominal de nomenclatura y el estudio sistemático de las variedades obligan a Linneo a reconocer paulatinamente la importancia de las especies y las variedades.

El relativo fracaso del procedimiento de clasificación porfiriano, dada la imposibilidad de su aplicación rígida y automática, hizo que Linneo acabara abandonando el método de definición por género y diferencia: en lugar de determinar los *géneros* apriorísticamente, el método utilizado en la práctica consistía en estudiar la especie

³¹ R. R. Sokal y P. H. A. Sneath, *Principles of numerical taxonomy* (WH Freeman San Francisco, 1963), 14.

³² Winsor, “Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy,” 389.

³³ C. Linné y L. Salvii, *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. (Holmiae: Impensis Direct. Laurentii Salvii, 1758).

aparentemente principal de un género y compararla con otras especies del mismo³⁴: aquellos caracteres compartidos por el conjunto de las especies estudiadas se admitían como definatorios de un género; en caso contrario, se eliminaban de la descripción. Este nuevo procedimiento clasificatorio implicaba una transformación radical del concepto de ‘género’, pues las especies se determinan en primer lugar, y sólo después, mediante la comparación de sus rasgos, se define el género³⁵. Las especies resultantes no son ya *subgenéricas* (reiterativas de un género ‘anterior’, esencial e inmutable) sino *cogenéricas*, pues cada una de ellas contribuye de diferente modo a la constitución del género, un género ‘posterior’ que adquiere contenidos diferentes dependiendo de las especies que lo conforman.

La adopción de la *nomenclatura binominal* implica para el concepto de *especie* una transformación igualmente drástica³⁶. A mediados del siglo XVIII, el sistema de nomenclatura esencialista se había revelado tan cansino como utópico; las denominaciones resultaban extremadamente largas y la determinación de caracteres esenciales exigía requisitos difícilmente practicables: el conocimiento de multitud de especies, la selección de sus caracteres esenciales y la búsqueda de un nombre adecuado continuaban conformando el horizonte ideal del botánico, pero la introducción de una nomenclatura artificial se hacía cada vez más urgente para su trabajo cotidiano. La separación entre denominación, clasificación y definición hace que las especies tiendan a distinguirse según un conjunto de caracteres cada vez más amplio, ninguno de los cuales es propiamente esencial.

La disociación del esencialismo que sufre el concepto de especie con la nomenclatura binomial termina de completarse con el reconocimiento de la importancia de las *variedades*. Al convertir la especie en el núcleo de la sistemática y al disociar su denominación de su definición, Linneo comienza a distinguir las variedades y a darles cada vez más importancia. Dado que en la primera sistemática linneana no se tenían en cuenta las variedades, la especie se componía directamente de individuos cuya identidad no podía enriquecerla; ahora, la importancia concedida a las variedades vuelve más complejo el concepto de especie, pues en ocasiones una especie se divide en distintas variedades a las que se les concede la misma importancia a la hora de determinarla. Al igual que ocurrió con la categoría de género, las especies dejan de ser clases homogéneas para convertirse en agrupaciones heterogéneas y problemáticas³⁷.

Como vemos, la descripción de géneros y especies sigue una lógica similar: las categorías taxonómicas se construyen a partir de uno de sus miembros, que se toma

³⁴ F. W. Pennell, “Genotypes of the Scrophulariaceae in the First Edition of Linne's "Species Plantarum",” *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 82 (1930): 9–26; W. T. Stearn, “An introduction to the ‘Species Plantarum’ and cognate botanical works of Carl Linnaeus,” en *Ray Society facsimile of Linnaeus, Species Plantarum, vol. 1* (London, 1957).

³⁵ Alvargonzález, *El sistema de clasificación de Linneo*, 62-64.

³⁶ *Ibid.*, 68-69.

³⁷ *Ibid.*, 71-72.

como ‘ejemplar’ o ‘tipo’³⁸ del grupo taxonómico; con él se comparan nuevos miembros potenciales del taxón, que se admitirán como tales si comparten con el ejemplar típico la mayoría de sus caracteres, pero ninguno de ellos en particular. El mismo procedimiento podía aplicarse a todos los rangos taxonómicos: una especie podía usarse para caracterizar (ser el tipo para) un género, un género para una familia, etc. Esta nueva metodología taxonómica fundada en la ‘semejanza familiar’ ha recibido distintos nombres: ‘concepto clasificatorio de tipo’³⁹, ‘método del tipo’⁴⁰ o ‘método de los ejemplares’⁴¹. Michel Adanson (1727-1806) fue uno de los primeros naturalistas en tomar una clara consciencia de las consecuencias del nuevo método; negando que los taxones pudiesen definirse mediante un listado de propiedades necesarias y suficientes, apostó por considerar la totalidad de los caracteres para establecer la semejanza taxonómica. De un modo menos consciente de sus implicaciones para el esencialismo, el método de los ejemplares acabó extendiéndose entre los taxónomos en la primera mitad del siglo XIX. La idea de *scala naturae*, cuya consecuencia principal fue precisamente la de “acabar con la costumbre de pensar el mundo vivo en términos de especies”⁴², contribuyó también a la crisis del esencialismo taxonómico. Tanto Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) como Antoine-Laurent de Jussieu (1748-1836) defendieron que los organismos se parecían entre sí en series continuas: cada especie está ligada a la siguiente por semejanzas, pero al final de la cadena todos los caracteres del primer enlace se pierden⁴³.

En su *Filosofía de las ciencias inductivas*, William Whewell (1794-1866) reconoció las consecuencias gnoseológicas de esta transformación en la praxis clasificatoria de los taxónomos: mientras los lógicos hablaban del ‘método definitorio’, en la práctica los botánicos y zoólogos utilizaban procedimientos técnicos muy distintos para caracterizar a las unidades taxonómicas. En el ‘método del tipo’—advirtió Whewell—“podemos ofrecer una descripción específica de una de estas clases, pero es evidente que esta definición no contiene la esencia de la cosa”⁴⁴. En la construcción de las clases naturales mediante la agrupación inductiva, al tratarse de un método que “no hace referencia ni a palabras ni a definiciones, sino a cosas”⁴⁵, las definiciones “no son absolutas ni permanentes”⁴⁶.

³⁸ El concepto clasificatorio de tipo no debe confundirse con la definición de tipo que se maneja en nomenclatura para referirse al primer ejemplar descrito para cierta categoría taxonómica y que da nombre a la misma.

³⁹ P. L. Farber, “The type-concept in zoology during the first half of the nineteenth century,” *Journal of the History of Biology* 9, n.º. 1 (1976): 93-95.

⁴⁰ W. Whewell, *The philosophy of the inductive sciences: founded upon their history*, 2 vols., 2nd ed. (London: JW Parker, 1847).

⁴¹ Winsor, “Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy.”

⁴² H. Le Guyader, “Le concept de plan d’organisation: Quelques aspects de son histoire,” *Revue d’histoire des sciences* 53, n.º. 3 (2000): 339-379.

⁴³ Winsor, “Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy.”

⁴⁴ Whewell, *The philosophy of the inductive sciences*, vols. 2, 370.

⁴⁵ *Ibid.*, vols. 2, 372.

⁴⁶ *Ibid.*, vol. 2, 422.

Como vemos, la práctica clasificatoria de los taxónomos predarwinistas, incluyendo al segundo Linneo, está muy lejos de la construcción jerárquica y descendente de las clases animales y vegetales exigida por el llamado método esencialista. Muy al contrario: el método de los ejemplares adelanta la concepción de la semejanza taxonómica como semejanza familiar que formalizará estadísticamente la taxonomía numérica.

1.2.2. La taxonomía numérica

A pesar del uso del método de los ejemplares, la concepción de la semejanza taxonómica como semejanza familiar no condujo a una reorganización completa de la sistemática hasta la aparición de la taxonomía numérica (también llamada fenética) en los años sesenta del siglo XX⁴⁷. Inspirándose en las ideas de Adanson, Robert R. Sokal y Peter H.A. Sneath recuperan la definición de clasificación natural como aquella que, teniendo en cuenta el mayor número posible de caracteres, permite construir la ‘semejanza global’, basada en las relaciones ‘fenéticas’ entre organismos actuales.

Gracias al desarrollo de técnicas computacionales, que permitieron manejar una cantidad ingente de datos, la fenética se propone desarrollar métodos numéricos objetivos y reproducibles para evaluar la afinidad taxonómica (coeficientes de semejanza) y construir un orden jerárquico de taxones (agrupaciones de coeficientes de semejanza)⁴⁸. La taxonomía numérica parte de una matriz de datos donde se representan las entidades que van a agruparse (*unidades taxonómicas*) y las unidades de carácter, que muestran diferentes estados para cada entidad (Cfr. Tabla 1). Las *unidades de carácter* se definen como unidades de información: atributos binarios (presentes o ausentes) de un organismo que contienen la información necesaria para identificarlo y computar sus semejanzas y diferencias con otros organismos. En este contexto, cualquier tipo de carácter (morfológico, fisiológico, etológico...) tiene el mismo valor taxonómico y dado que los caracteres se definen en virtud de la información que pueden ofrecer, tanto la presencia como la ausencia de un carácter se considera una unidad de carácter. El objetivo es agrupar en la matriz las entidades más semejantes, computando las relaciones de semejanza (coeficiente de correlación) o las diferencias (medidas de distancia) entre sus caracteres.

Por primera vez en taxonomía se introducen, por tanto, métodos numéricos para la evaluación de la semejanza. No obstante, a pesar de la ‘rigurosa objetividad’ de la metodología utilizada para establecer la semejanza entre caracteres, la definición de ‘carácter’ es muy pobre, imprecisa y ambigua: el carácter se define como una propiedad o rasgo individual que varía entre organismos⁴⁹, dando lugar a distintos ‘estados de carácter’. Del mismo modo, la semejanza entre los caracteres se hace residir en el ‘sentido común’ y la homología se define en un sentido muy débil: dos caracteres—

⁴⁷ Sokal y Sneath, *Principles of numerical taxonomy*.

⁴⁸ *Ibid.*, 48.

⁴⁹ *Ibid.*, sec. 5.2.

dicen Sneath y Sokal—son operacionalmente homólogos si “son mucho mas parecidos en general y en particular”⁵⁰.

		Taxón j		
Taxón k		n_{11}	n_{01}	$n_{.1}$
		n_{10}	n_{00}	$n_{.0}$

Tabla 1. Matriz de datos para establecer coeficientes de semejanza. Las unidades de carácter (n) muestran diferentes estados (presente, 1, o ausente, 0) para cada taxón (j y k)

En la taxonomía numérica, el organismo se formaliza como un conjunto de caracteres y las unidades taxonómicas (‘tipos’) como un conjunto estadístico de caracteres⁵¹. La inducción estadística reemplaza a la deducción lógica característica del esencialismo taxonómico, pero tanto la concepción lógica como la estadística comparten una visión fundamental de la diversidad morfológica fundada en la idea de clase; en ambos casos, el taxón se formaliza como una agrupación de elementos construida a partir de los caracteres compartidos por los miembros que la componen.

1.3. La forma como clase natural: de las clases biológicas a los individuos

En su cruzada contra el esencialismo, los teóricos de la Síntesis Moderna han formulado diversas alternativas al concepto lógico de especie que han tratado de salvar la realidad de las especies eliminando toda alusión a la semejanza entre los individuos que las componen, un giro teórico que explica, en gran parte, la ausencia del concepto de forma en el darwinismo⁵². La estrategia epistemológica común a esta nueva concepción de las especies consiste en concebirlas, no como clases compuestas de individuos semejantes, sino como *entidades reales*, grupos de organismos vinculados por algún criterio biológico.

La solución más célebre al problema de la realidad de las especies consistió en subrayar la importancia de las propiedades *relacionales*, en concreto las reproductivas, que vinculan a los individuos que conforman una especie. Aunque la definición de especie basada en el criterio reproductivo había sido formulada por Georges-Louis Leclerc de Buffon (1707-1788) al margen del evolucionismo, el *concepto biológico de especie* cobró toda su fuerza cuando la genética de poblaciones permitió conceputar el aislamiento reproductivo como aislamiento genético. Formulado originalmente por Mayr, el concepto biológico define la especie como un “grupo de poblaciones naturales que actual o potencialmente pueden cruzarse entre sí y que están reproduc-

⁵⁰ Ibid., 70.

⁵¹ R. R. Sokal, “Typology and empiricism in taxonomy,” *Journal of Theoretical Biology* 3, n.º. 2 (1962): 230-267.

⁵² Gayon, “La marginalisation de la forme dans la biologie de l'évolution,” 134.

tivamente aisladas de otros grupos”⁵³. A diferencia del tipologismo—dicen los teóricos sintéticos—en el pensamiento poblacional las especies son reales pero carecen de esencias. Desde esta perspectiva, las categorías taxonómicas son sólo promedios, abstracciones estadísticas que no hacen más que identificar los huecos entre comunidades reproductivas discretas.

No obstante, ninguna de las alternativas ensayadas en el marco de la Síntesis Moderna logró ofrecer una propiedad necesaria y suficiente que permitiese definir la especie como clase natural y, con ello, identificar como tal una colección de organismos^{54 55}. En este contexto se planteó la célebre concepción de las especies como *individuos*. La historia del esencialismo atribuye esta revolución conceptual al darwinismo, pero, de nuevo—en palabras de Gayon, “la lógica de las especies como individuos es indiferente a la alternativa entre fijismo y transformismo”⁵⁶. De hecho, la interpretación ontológica de las especies como individuos aparece ya en la obra tardía de Buffon, quien, a pesar de no admitir la transformación de las especies, consideró a estas últimas entidades reales o singularidades históricas equiparables a las totalidades orgánicas. Al igual que los teóricos de la Síntesis Moderna, Buffon niega la existencia de criterios que permitan definir las especies como clases naturales (dos individuos pueden parecerse mucho y no pertenecer a la misma especie, como el asno y el caballo, y, a la inversa, diferir mucho y pertenecer al mismo linaje)⁵⁷ y subordina la relación de semejanza tanto a la continuidad generacional como a los aspectos etológicos, ecológicos y geográficos de los linajes. Para Buffon, las especies biológicas no son clases, colecciones o sucesiones de individuos similares y, por tanto, no pueden investigarse mediante una metodología clasificatoria: frente al concepto escolástico de especie (como clase lógica), la especie no es un universal sino una entidad realmente existente en el espacio y el tiempo.

⁵³ E. Mayr, *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist* (New York: Columbia Univ. Press, 1942).

⁵⁴ J. Gayon, “The individuality of the species: A Darwinian theory?—from Buffon to Ghiselin, and back to Darwin,” *Biology and Philosophy* 11, n.º. 2 (1996): 217.

⁵⁵ Según Elliot Sober (“Evolution, population thinking, and essentialism,” *Philosophy of Science* 47, n.º. 3 (1980): 350–383.) la revolución del pensamiento poblacional consiste en cuestionar las definiciones constitutivas de las especies, basadas en las propiedades intrínsecas de sus miembros, por la conceptualización de las mismas en virtud de propiedades relacionales. Siguiendo a Popper, Sober defiende que son los modelos teóricos (conformados por hipótesis sobre el comportamiento de las poblaciones que tienen por objetivo explicar, no definir) los que confieren un sentido a la noción de población, permitiendo superar el esencialismo: al igual que la gravedad no es una propiedad inherente de las masas, sino una propiedad relacional que explica o exige ser explicada, los flujos genéticos no son una propiedad inherente de las especies.

⁵⁶ Gayon, “The individuality of the species,” 227.

⁵⁷ G. L. L. Buffon y L. J. M. Daubenton, *Histoire naturelle générale et particulière : avec la description du Cabinet du Roy*, 1749, T. IV, 384-385.

En el marco darwinista, Ghiselin⁵⁸ y, desde entonces, otros muchos biólogos y filósofos de la biología (muy especialmente Hull⁵⁹) volvieron a contemplar las especies como individuos. En la línea de la tradición empirista, Ghiselin acusa a los sistemáticos de no distinguir entre la definición de las categorías taxonómicas y la descripción de los taxones, de modo que yerran al tratar de definir las cosas en lugar de los conceptos⁶⁰. La relación ontológica entre organismo y especie—argumenta—no ha de plantearse como una relación de pertenencia (miembro/clase) sino como una relación mereológica (todo/parte): los organismos pertenecen a una especie si están causalmente conectados entre sí, independientemente de su parecido.

Desde la perspectiva individualista, los taxones no tienen esencias; sólo los individuos son reales, mientras que las clases o universales son abstracciones, agrupaciones convencionales de organismos. En ausencia de caracteres definitorios—dice Ghiselin, los nombres específicos, al igual que los nombres propios, deben fijarse por ostensión; la definición ha de reemplazarse por el diagnóstico o la descripción, haciendo un listado de las propiedades compartidas por la mayoría de sus partes. El individualismo recupera, así, la concepción de las clases como agrupaciones estadísticas⁶¹.

A lo largo de esta sección hemos comprobado cómo en la ontología asumida y formalizada por la taxonomía y generalizada por la Síntesis Moderna, los organismos y los taxones se convierten en colecciones de rasgos: ya sea como clases lógicas, agrupamientos estadísticos o clases naturales, las especies se conciben como conjuntos de individuos comprendidos, a su vez, como agrupamientos de caracteres. Como veremos más adelante, esta ontología de lo orgánico encontrará una continuidad natural en la formalización de los organismos como colecciones estadísticas de caracteres articulada por la genética de poblaciones. Dedicamos el siguiente epígrafe a contrastar esta ontología con la concepción de la diversidad orgánica que se deriva de la morfología pura, término genérico que utilizamos para designar tanto la morfología descriptiva como la morfología teórica, pues ambas investigan la dimensión espacial de los organismos al margen de otras propiedades biológicas.

⁵⁸ M. T. Ghiselin, "An application of the theory of definitions to systematic principles," *Systematic Biology* 15, n.º. 2 (1966): 127; M. T. Ghiselin, "A radical solution to the species problem," *Systematic Zoology* 23, n.º. 4 (1974): 536–544.

⁵⁹ D. L. Hull, "A Matter of Individuality," *Philosophy of Science* 45, n.º. 3 (1978): 335-360.

⁶⁰ M. T. Ghiselin, *El triunfo de Darwin*, Colección Teorema. Serie Mayor. (Madrid: Cátedra, 1983), 108.

⁶¹ Hull, "The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I)," 323-326.

2. LA FORMA COMO TIPO. LA MORFOLOGÍA PURA

Morfología: *contemplación de la forma, tanto en sus partes como en su conjunto, sus concordancias y discordancias, sin tener en cuenta ninguna otra cosa*

GOETHE, 1810

Como comprobaremos a lo largo de las tres secciones que articulan este capítulo, la ontología que se deriva de las prácticas morfológicas es muy distinta del universo biológico que nos devuelven la taxonomía y la biología poblacional. En primer lugar, porque el objetivo de la morfología pura no es clasificar las especies sino *definir* la forma orgánica; en segundo lugar, porque la concepción morfológica de los organismos y formas de organización superiores no se plantea en términos de clases y propiedades, sino en virtud de la relación entre *todo y parte*; por último, porque esta aproximación a la individualidad biológica determina la *concepción morfológica de la semejanza y la diferencia* entre las formas orgánicas. Una vez explicitada la conceptualización de la diversidad orgánica que subyace a las prácticas morfológicas, en el último epígrafe examinaremos las distintas interpretaciones del estatus epistemológico y ontológico que le corresponde al concepto morfológico de tipo.

2.1. La definición de la forma

Ante todo, la morfología y la taxonomía se distinguen por tener objetivos epistemológicos radicalmente distintos: la morfología pura no se ocupa de clasificar las especies sino de definir la forma orgánica con el objetivo de establecer las correspondencias morfológicas entre las partes (homologías) y las totalidades orgánicas (planes corporales).

La mayor parte de las discusiones contemporáneas en torno a la delimitación de los planes corporales y las homologías comienza admitiendo el ‘poder de la intuición’ para descomponer las totalidades orgánicas en partes naturales y aprehender formas semejantes. Así, Joseph H. Woodger (1894-1981) afirma que “[e]xiste un sentido primario de ‘homología’ que todos usamos *intuitivamente* y del que dependen todos los significados más sofisticados del término”⁶². Del mismo modo, von Dassow y Munro han vuelto a subrayar recientemente que es más sencillo intuir ciertos módulos como las partes corporales que definirlos teóricamente⁶³.

⁶² J. H. Woodger, *The axiomatic method in biology*, 1978th ed. (Cambridge: Cambridge University Press, 1937), 137. La cursiva es nuestra.

⁶³ G. von Dassow y E. Munro, “Modularity in animal development and evolution: elements of a conceptual framework for EvoDevo,” *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 285 (1999): 312.

Más adelante comprobaremos cómo la intuición espacial (la percepción de las morfologías como instanciaciones o manifestaciones de un tipo subyacente) juega un papel esencial en morfología. Como recomendara Johann Wolfgang von Goethe (1749-1832), al igual que la manipulación experimental requiere el entrenamiento de las habilidades técnicas del biólogo experimental, la comprensión de la forma exige ejercitar las destrezas perceptivas del morfólogo con el fin de aprender a capturar la unidad en la diversidad⁶⁴. Ahora bien: al igual que en el laboratorio el biólogo se vale de protocolos para llevar a cabo los experimentos, el morfólogo requiere criterios consistentes para descomponer el todo en sus partes y determinar la semejanza morfológica mediante ‘reglas de correspondencia’. De hecho, la historia de la morfología puede retratarse como “una búsqueda de criterios racionales que logre en general lo que nuestra intuición provee en casos específicos”⁶⁵. A su vez, a lo largo del siglo pasado, el desarrollo de ciertas ramas de las matemáticas ha permitido formalizar los criterios racionales de la morfología. Por tanto, mientras que el fin clasificatorio de la taxonomía le permite prescindir de una definición explícita de semejanza, el objetivo definitorio de la morfología le obliga a ofrecer criterios rigurosos para caracterizar y comparar la forma biológica.

Los criterios que utiliza la morfología para describir y representar la forma orgánica se corresponden con las dos grandes acepciones intuitivas del concepto: la forma puede apelar o bien a la *figura* (el contorno o la superficie) de un objeto biológico, o bien a su *estructura*, es decir, a las relaciones entre sus elementos⁶⁶. Como comprobaremos a continuación, cada uno de estos modos de organización morfológica está caracterizado por propiedades específicas, se formaliza de manera distinta y da lugar a diferentes tipos de morfoespacio (“una representación de la forma, figura o estructura posible de un organismo”⁶⁷), permitiendo no sólo generar un marco comparativo descriptivo, sino también (y fundamentalmente) comprender la lógica de la forma orgánica⁶⁸.

2.1.1. La forma como figura

El arte es el primer dominio donde se evidencia la ‘autonomía ontológica’ de la figura o el contorno⁶⁹, que el dibujo es capaz de extraer de otras propiedades de un objeto como el color o la textura, al igual que, en el espacio tridimensional, la escultura, al modelar distintas formas a partir de un mismo bloque de mármol o arcilla, demuestra

⁶⁴ J. Naydler, “Notas,” en *Goethe y la Ciencia* (Siruela, 2002), cap. 3.1, 84-85.

⁶⁵ von Dassow y Munro, “Modularity in animal development and evolution,” 312.

⁶⁶ Jean Piaget, *Biologie et connaissance: essai sur les relations entre les régulations organiques et les processus cognitifs* (Gallimard, 1973).

⁶⁷ M. Ridley, *Evolution*, 3rd ed. (Wiley-Blackwell, 2004).

⁶⁸ D. Rasskin-Gutman y A. D. Buscalioni, “Theoretical morphology of the Archosaur (Reptilia: Diapsida) pelvic girdle,” *Paleobiology* 27, n.º. 1 (2001): 59-78.

⁶⁹ La figura o el contorno (en inglés ‘shape’) se define formalmente como la propiedad geométrica de un objeto que es invariante bajo escala, rotación y traslación.

la autonomía relativa entre materia y figura⁷⁰. De hecho, como apuntábamos en la introducción, la vinculación entre la concepción de la forma como figura y la forma orgánica está profundamente enraizada en la representación artística del reino animal, y será precisamente en el terreno del arte renacentista donde se ensayarán las primeras técnicas para analizar comparativamente el contorno de formas naturales.

Genos y eidos: *la pretopología aristotélica*

En el capítulo anterior examinamos cómo el método divisorio característico del esencialismo lógico y clásicamente atribuido a Aristóteles fue, en realidad, una interpretación posterior de la escolástica que Linneo aplicó a la clasificación. La reinterpretación contemporánea de la biología aristotélica ha cuestionado la versión heredada y restaurado el sentido original de la *Investigación de los animales*, muy alejada de los objetivos epistemológicos y los procedimientos metodológicos característicos de la historia natural y la taxonomía⁷¹. Como trataremos de demostrar, la investigación aristotélica de la diversidad orgánica puede considerarse el proyecto fundacional no de la taxonomía sino de la morfología.

La definición, y no la clasificación de los animales es el verdadero objetivo epistemológico de la *Investigación*. Partiendo de la constatación de que las partes animales (*moria*) aparecen repetidas en distintas especies, Aristóteles se propone definir los animales mediante la investigación de las diferencias entre ellas, es decir, “de qué partes y de cuántas está constituido cada ser vivo”⁷². Para llevar a cabo este proyecto característicamente morfológico, la metodología que utiliza Aristóteles no es la ‘división dicotómica’ que más tarde aplicara Linneo a las categorías taxonómicas, sino la ‘división definatoria’ (*diairesis*), donde la definición de las partes (no de los taxones) se lleva a cabo mediante la herramienta lógica conformada por el par conceptual *genos/eidos*⁷³. A diferencia de lo que sucede con las categorías taxonómicas de género y

⁷⁰ Las ideas de Materia y Forma están, de hecho, intrínsecamente ligadas, hasta el punto de que su génesis conceptual fue probablemente simultánea. Como ha señalado Gustavo Bueno (*Materia* (Pentalfa, 1990)), es muy posible que la idea global de Forma empezase a cobrar entidad conceptual (correlativamente a la de Materia) a partir de ciertos marcos operacionales como los artesanales, donde una misma forma se demuestra realizable en materias distintas.

⁷¹ P. Pellegrin, “Logical difference and biological difference: the unity of Aristotle’s thought,” en *Philosophical Issues in Aristotle’s Biology*, ed. J. G. Lennox y A. Gotthelf, 1987, 313-338; J. Lennox, “Kinds, forms of kinds, and the more and the less in Aristotle’s biology,” en *Philosophical Issues in Aristotle’s Biology*, ed. J. Lennox y A. Gotthelf, 1987, 339-359; D. M. Balme, “Aristotle’s use of division and differentiae,” en *Philosophical Issues in Aristotle’s Biology*, ed. J. G. Lennox y A. Gotthelf (Cambridge: Cambridge University Press, 1987), 69-89; P. Pellegrin, “Taxonomie, moriologie, division,” en *Biologie, Logique et Métaphysique chez Aristote*, ed. D. Devereux y P. Pellegrin (Éditions du Centre national de la recherche scientifique, 1990), 37-48; P. Pellegrin, *La classification des animaux chez Aristote: statut de la biologie et unité de l’aristotélisme* (Les Belles lettres, 1982).

⁷² Aristóteles, *Las partes de los animales*, trad. E. Jiménez Sánchez-Escariche, Gredos. (Madrid, 2000), II 646a1-10.

⁷³ Aristóteles hereda este instrumento de Platón, quien en el *Sofista* y el *Político* lo utiliza como método de definición. Los términos *genos* y *eidos* tienen el mismo significado lógico y son también tér-

especie, *genos* y *eidos* no son conceptos extensionales sino lógicos, y no están destinados a clasificar sino a *definir* los objetos a los que se aplican. Desde esta perspectiva, el par *genos/eidos* se imbrica con el hilemorfismo aristotélico de una manera muy distinta a como lo ha entendido la lectura clásica del ‘esencialismo’: el *genos* actúa como el sustrato material que, al aplicarle una diferencia formal (*eidos*), se ‘cualifica’ o ‘diferencia’ en distintos *eidê*⁷⁴, como sucede con los fonemas en los que se diferencia la voz⁷⁵.

La aplicación del método de la *diáresis* a la definición de las partes puede reconstruirse en cuatro grandes estadios metodológicos que demuestran la radical distancia que separa a la ‘morfología aristotélica’ de las prácticas taxonómicas con las que acabó identificándose:

– En primer lugar, Aristóteles constata que las partes asociadas a las funciones animales ‘universales’ (la locomoción, la ingestión, la digestión, la reproducción y la sensación) son morfológicamente semejantes en ciertos animales y distintas en otros. Así, por ejemplo, para moverse, los peces tienen aletas, las aves alas y los tetrápodos patas, tres *géneros* distintos que podrán relacionarse entre sí mediante la *analogía*.

– Cada uno de estos géneros puede dividirse o diferenciarse en sus respectivos *eidê*. Al considerar el *genos* como un sustrato material sobre el que practicar la división, la diferencia no puede plantearse en términos de posesión-privación; puesto que el ‘no-ser’ no puede interesarle a la definición de una esencia, los miembros del *genos* que va a ser dividido han de compartir alguna propiedad sobre la cual se aplique la diferencia. En este sentido, el método aristotélico se opone a la *diairesis* platónica que luego heredará la taxonomía, donde cada nueva diferencia (entendida como propiedad) se añade arbitrariamente por intuición; la oposición entre los *eidê* que resultan de la división de un *genos*—dice Aristóteles—ha de fundamentarse en la contrariedad⁷⁶: dos cualidades *a* y *b* (por ejemplo, dos formas) pertenecen a un mismo género si (mentalmente) podemos deformar la una en la otra de un modo continuo. Por ejemplo, el animal con patas puede ser diferenciado como tetrápodo o bípedo, pero no como gregario o solitario. De este modo, se preserva la unidad de la definición, asegurando que la diferencia o determinación final implique a sus predecesoras.

– Dividido el *genos* en *eidê* contrarios, cada una de las especies resultantes puede actuar, a su vez, como género para una división ulterior. A diferencia de las categorías taxonómicas, que actúan como método de referencia en un sistema de catalogación, *genos* y *eidos* son términos relativos, pues cada *eidos* puede servir como *genos* para una división ulterior. Al igual que materia y forma son conceptos relativos a la escala de organización, una descripción formal puede acometerse en distintos niveles

minos relativos, aunque las innovaciones que introduce Aristóteles en el uso de la *diáresis* supondrán un giro radical en el modo de entender el ser orgánico.

⁷⁴ “la diferencia es el *eidos* en la materia” (Aristóteles, *PA*, I 643a24.)

⁷⁵ Aristóteles, *Metafísica*, trad. Calvo Martínez, T., Introducción, traducción y notas de Tomás Calvo Martínez. (Madrid: Gredos, 1994), VII. 1038a, 5 y ss.

⁷⁶ Mientras los contrarios pueden transformarse recíprocamente unos en otros, el cambio de la posesión a la privación (ceguera/videncia) es biológicamente irreversible.

de generalidad cuya elección depende del problema que se afronte en cada caso⁷⁷. Y si el *genos* cambia de nivel, también lo hará la analogía, que no sirve, por tanto, para distinguir clases de organismos, sino para relacionar a un grupo de animales con otro partiendo de algún punto de referencia.

Cuando procedemos dividiendo “por la diferencia de la diferencia”⁷⁸, las variaciones que distinguen a unas especies de otras pertenecen a la variedad del ‘más y el menos’. Así, mientras que las diferencias entre las aves y los peces pertenecen a la forma, las aves se distinguen entre sí por el más y el menos de sus partes: “unas tienen las patas largas, otras cortas, y la lengua unas la tienen ancha, otras estrecha”⁷⁹. Como supo reconocer D’Arcy Thompson, que no en vano fue traductor de los tratados biológicos de Aristóteles, el método divisorio ejercitado en la *Investigación de los animales* constituye la primera tentativa de comparar topológicamente las formas orgánicas; la equivalencia por exceso o por defecto es, de hecho, la equivalencia topológica: cada *genos* se subdivide (cualitativamente) en un subconjunto de *eide* cuyos representantes tienen una organización idéntica (el mismo ‘tipo’) y que, a su vez, admiten variaciones cuantitativas⁸⁰.

– Pero si cada *eidos* puede, a su vez, actuar como *genos* en los estadios sucesivos de la *diairesis*, ¿en qué momento habremos de detener la división si con ella aspiramos a la definición de la esencia? El límite—viene a decir Aristóteles—aparece determinado por la función, que ejerce de engarce entre materia y forma: los caracteres animales que varían en grado son esenciales siempre que lleven aparejada una función vital. Así sucede con las aves, que “presentan diferencias en los picos según su género de vida [...] recto las que lo usan para la alimentación, curvo las carnívoras”⁸¹. De otro modo: la materia deja de pertenecer a la esencia de una especie cuando, al desgajarse de la función, se vuelve accidental. La diferencia específica (*diaphora*) sólo puede atribuirse a las partes que tengan entre sí una contrariedad esencial y no accidental. Y la esencialidad de un carácter no es una propiedad absoluta que pueda determinarse a priori; el ojo, por ejemplo, “es para algo, pero que sea azul no es para algo, *excepto que esta característica sea propia del género*”⁸².

La reinterpretación taxonómica del método aristotélico impidió que la comparación del contorno se convirtiera en un verdadero programa de investigación hasta mucho más tarde. De hecho, las primeras técnicas para analizar comparativamente la figura de formas naturales se desarrollaron en el marco del arte renacentista, cuando Leonardo da Vinci y Dürero introdujeron las funciones de mapeo entre dos figuras como herramienta para la construcción de dibujos. El análisis moderno del contorno

⁷⁷ D. M. Balme, “Aristotle’s Biology was not essentialist,” en *Philosophical Issues in Aristotle’s Biology*, 1987, 296.

⁷⁸ Aristóteles, *Met.*, Z. 1038a, 10-11.

⁷⁹ Aristóteles, *PA*, IV. 692b, 5-9.

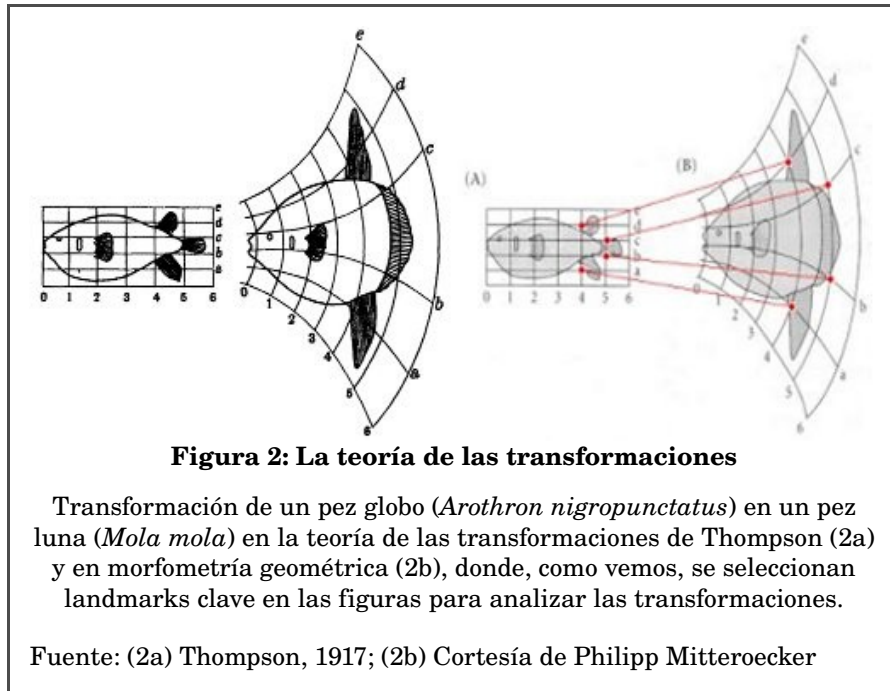
⁸⁰ R. Thom, “Homéomères et anhoméomères en théorie biologique d’Aristote à aujourd’hui,” en *Biologie, Logique et Métaphysique chez Aristote* (Paris: Éditions du CNRS, 1990), 491-551.

⁸¹ Aristóteles, *PA*, IV, 693a, 11-14.

⁸² Aristóteles, *GA*, V 1, 778a 33-4. La cursiva es nuestra.

subordinado a los objetivos epistemológicos de la anatomía comparada no se inició hasta 1917, con la publicación del célebre tratado de D'Arcy Thompson (1860-1948) *Sobre el crecimiento y la forma*⁸³.

La formalización de la figura: de la teoría de las transformaciones a la morfología geométrica



En el capítulo titulado “Sobre la teoría de las transformaciones o la comparación de formas cercanas”, Thompson introdujo la idea de comparar las formas biológicas inscribiendo la figura de una parte o una totalidad corporal en un sistema de coordenadas y transformándola mediante la simulación matemática de fuerzas de dilatación, aplanamiento o corte cuya expresión puede visualizarse con cuadrículas de deformación. La transformación de una figura da lugar, de este modo, a otras figuras que se corresponden con formas reales (Cfr. Fig. 2). Para ello, la figura ha de variar de un modo más o menos uniforme y ha de hacerlo íntegramente o, al menos, el número de variables independientes ha de ser el menor posible⁸⁴. La teoría de las transformaciones muestra que cambiando un número reducido de propiedades pueden lograrse cambios dramáticos entre objetos biológicos, de modo que correlaciones que parecen

⁸³ D. W. Thompson, *On growth and form* (Cambridge University Press Cambridge, 1942).

⁸⁴ *Ibid.*, 1035.

demasiado complejas para analizarse son susceptibles de una expresión gráfica muy simple⁸⁵.

La formulación de la teoría de las transformaciones constituye un hito nuclear en la historia de la morfología: por un lado, inaugura la morfología teórica contemporánea, pues hace posible, por vez primera, concebir los cambios morfológicos como transformaciones matemáticas que permiten visualizar un morfoespacio; por otro, sienta las bases de la morfología geométrica, que permite describir de un modo objetivo y cuantitativo las transformaciones cualitativas generadas por el método thompsonian⁸⁶.

Como señala Fred Bookstein, la teoría de las transformaciones no pretendía medir el contorno, pues las transformaciones no pueden analizarse, es decir, dividirse en partes; su objetivo era, precisamente, mostrar la geometría lógicamente previa a cualquier medición⁸⁷. La morfometría geométrica, sin embargo, se gestó a partir de la necesidad de disponer de métodos para medir la figura de un objeto biológico con el fin de poder decidir si una colección de organismos pertenece o no a la misma forma⁸⁸. Tras un largo período de letargo, en la década de los ochenta el análisis de la forma vivió una revolución: gracias al avance de la computación y de la estadística multivariante, nació la morfometría geométrica⁸⁹, que desde entonces ha venido desarrollando métodos para analizar la forma e investigar cuantitativamente el cambio morfológico en estructuras biológicas⁹⁰.

Si la figura o superficie completa de un objeto se corresponde con la localización de un número infinito de puntos, en morfología geométrica una ‘configuración’ se define por la colección de coordenadas de puntos de referencia (*landmarks*) en una figura o volumen que representan la localización de rasgos biológicamente relevantes⁹¹ (Cfr. Fig. 2b). Los *landmarks* permiten relacionar las formas mediante la comparación de su posición relativa, convirtiéndose así, cuando las posiciones son idénticas en dos contornos o superficies, en puntos homólogos. Cada forma ocupa un lugar específico en el morfoespacio de las formas posibles que pueden definirse por la va-

⁸⁵ F. L. Bookstein, “The study of shape transformation after D’Arcy Thompson,” *Math. Biosci* 34 (1977): 2741.

⁸⁶ Hasta entonces, el contorno de los objetos se estimaba utilizando distancias, ángulos o proporciones *ad hoc*.

⁸⁷ Bookstein, “The study of shape transformation after D’Arcy Thompson.”

⁸⁸ *Ibid.*, 198.

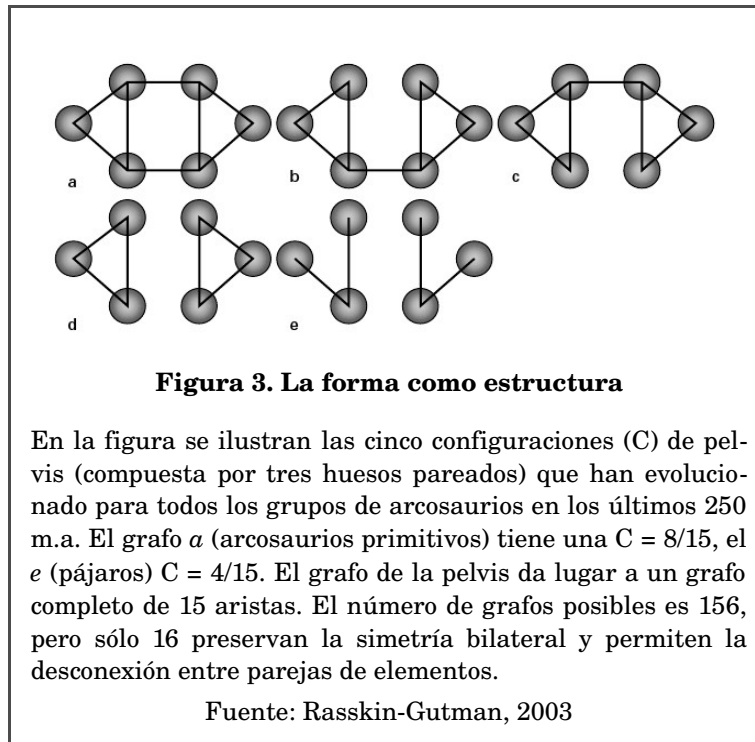
⁸⁹ F. L. Bookstein, “Foundations of Morphometrics,” *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, n.º. 1 (1982): 451-470.

⁹⁰ D. C Adams, F. J Rohlf, y D. E Slice, “Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’,” *Italian Journal of Zoology* 71, n.º. 1 (2004): 5–16.

⁹¹ Los valores de coordenadas pueden analizarse utilizando un amplio abanico de procedimientos morfométricos, estudiando las coordenadas directamente, o bien como parte de una curva que después se cuantifica utilizando técnicas como el análisis de Fourier. Los landmarks también pueden estudiarse utilizando diversos métodos, como Procrustes. Las transformaciones pueden analizarse como graduales y uniformes, pero el cambio también puede decomponerse en uniforme y no uniforme.

riación de las posiciones relativas de un conjunto de landmarks. A su vez, la disposición relativa de los landmarks puede utilizarse para analizar estadísticamente la forma típica de un conjunto de formas (la media de las posiciones relativas) y la variación entre las formas (las divergencias en la localización relativa con respecto a esa forma típica).

Recientemente, ciertos morfometristas han apostado por una caracterización del fenotipo donde, en lugar de landmarks, se utilizan figuras o superficies. Polly⁹² ha argumentado que, al no establecer un vínculo fijo entre los puntos en una figura o superficie y las estructuras anatómicas que representan, estos métodos son “independientes de homología”. Sin embargo—como ha señalado Klingenberg⁹³, esta metodología no evita las asunciones sobre homología, sino que, en lugar de hacerlo explícitamente, basándose en los criterios de la anatomía comparada, el reconocimiento de homólogos se delega a varios algoritmos inherentes a los métodos.



⁹² P. D. Polly, “Developmental Dynamics and G-Matrices: Can Morphometric Spaces be Used to Model Phenotypic Evolution?,” *Evolutionary Biology* 35, n.º. 2 (5, 2008): 83-96.

⁹³ C. P. Klingenberg, “Novelty and “Homology-free” Morphometrics: What’s in a Name?,” *Evolutionary Biology* 35, n.º. 3 (2008): 186–190.

2.1.2. La forma como estructura

A pesar de las virtudes del análisis moderno del contorno, la figura es un criterio insuficiente para individuar las partes y establecer sus semejanzas:

– En primer lugar, la figura se ha revelado incapaz de capturar las correspondencias entre morfologías muy diversas. De hecho, la morfología como disciplina nace precisamente de la necesidad de desarrollar otros métodos para capturar la unidad de plan, ante la constatación de la insuficiencia del análisis del contorno revelada tanto por las analogías como por las variaciones morfológicas que experimentan las partes homólogas⁹⁴. Aristóteles, por ejemplo, al fundamentar la comparación de los animales en la figura de las partes, fue incapaz de percibir la relación morfológica entre las alas y las extremidades de los tetrápodos. La exploración geométrica del contorno posibilitada por la teoría de las transformaciones y la morfometría geométrica tampoco resuelve la situación. Como reconociera el propio Thompson, el potencial del análisis del contorno se limita a la comparación de formas cercanas⁹⁵, aunque la morfometría geométrica se ha aplicado con éxito a grupos taxonómicos más amplios. Como se ha demostrado en el caso de los cráneos mamíferos⁹⁶, formas extremadamente distintas pueden revelarse uniformes si sólo se tienen en cuenta landmarks que pueden identificarse en todos los especímenes de la muestra.

– Por otro lado, en algunos casos la comprensión de la forma como figura resulta por principio insuficiente, como ilustra Young con dos ejemplos reveladores⁹⁷: si bien para definir la forma del ovario podrían ofrecerse criterios intrínsecos basados en la estructura y la organización celular, si queremos definir la arteria cariotida, sólo la relación posicional (su relación con la arteria de la que se bifurca, las arterias que abastece y los elementos morfológicos adyacentes) permite identificarla y definirla. En este caso, es necesario comprender la forma no como figura sino como *estructura*. Si el contorno nos permite describir *elementos* morfológicos en términos de tamaño y forma, la partición de estructuras en elementos entre los que se establecen relaciones posicionales (orientaciones o disposiciones) y conexiones nos permite abordar los llamados *compuestos* morfológicos.

⁹⁴ En la morfología decimonónica, en la línea de la ‘concepción cristalográfica’ de la diversidad morfológica, algunos naturalistas (especialmente los románticos alemanes) identificaron la unidad de plan con alguna forma geométrica cuya deformación daría lugar a las variaciones morfológicas en las que se concretan las especies. Tanto Carus como Oken trataron de construir una ‘geometría del esqueleto’ que deducía todas las formas esqueléticas de la vértebra arquetípica (concebida como un segmento con la forma de un anillo sujeto a diferentes modificaciones), cuya multiplicación daba lugar a otras tantas vértebras agrupadas en distintas disposiciones. No obstante, la geometría de los sólidos platónicos se reveló insuficiente.

⁹⁵ El capítulo XVII de *Sobre el crecimiento y la forma* se titula precisamente “Sobre la teoría de las transformaciones o la comparación de formas cercanas” (la cursiva es nuestra).

⁹⁶ L. Marcus, E. Hingst-Zaher, y H. Zaher, “Application of landmark morphometrics to skulls representing the orders of living mammals,” *Hystrix-the Italian Journal of Mammalogy* 11, nº. 1 (2000).

⁹⁷ B. A. Young, “On the necessity of an archetypal concept in morphology: With special reference to the concepts of ‘structure’ and ‘homology,’” *Biology and Philosophy* 8, nº. 2 (1993): 228.

El principio de las conexiones

La interpretación de la *Investigación* aristotélica como un tratado taxonómico y el éxito de la sistemática linneana condujo al abandono del proyecto de definir la forma orgánica y comprender la lógica que gobierna el morfoespacio. A lo largo de la Edad Media y el Renacimiento, el estudio de la diversidad morfológica se abordó con el objetivo de ordenarla y no de formalizarla⁹⁸. La obra de Pierre Belon (1517-1562) es una rara excepción. En ella encontramos por primera vez la representación de una correspondencia entre dos formas animales (los esqueletos de un pájaro y de un hombre) establecida a partir de las relaciones topológicas entre sus elementos, lo que obliga a abstraer tanto la figura como la función específica de los huesos (Cfr. Fig. 4).

La morfología habrá de esperar hasta finales del XVIII para ser ‘reinventada’ por los fundadores de la anatomía comparada. A partir de los años setenta, el registro de la diversidad orgánica llevado a cabo en las centurias anteriores y el afán por la búsqueda de leyes universales heredado de la Ilustración permiten que un número creciente de naturalistas empiece a reclamar una reforma profunda de la historia natural que acabará derivando en la fundación de la nueva ciencia de la morfología. Contrarios al rechazo de la sistemática y la brillantez especulativa de Buffon⁹⁹ e impresionados por el éxito de los sistemas clasificatorios en mineralogía, cristalografía y botánica¹⁰⁰, los fundadores de la morfología—liderados por Félix Vicq d’Azyr (1748-1794) y Louis Jean-Marie Daubenton (1716-1800)—reivindican la necesidad de aplicar el mismo rigor científico a la comparación anatómica: así como los caracteres morfológicos del cristal se reducen a un esquema, ejes y planos de simetría obtenidos por comparación, la morfología se propone construir (a través de la anatomía comparada) una cristalografía de los animales. Al igual que en química, la nueva ciencia de la forma animal aspira a tratar las partes anatómicas como sólidos platónicos y reducir la diversidad morfológica a un conjunto de esquemas corporales básicos. Comienza así a gestarse en Francia la morfología pura, que encuentra su mayor exponente en la obra de Étienne Geoffroy Saint Hilaire¹⁰¹ (1772-1844), cuyas especulaciones teóricas tuvieron un alcance sin precedentes en la filosofía de la naturaleza decimonónica. A

⁹⁸ S. Schmitt, *Aux origines de la biologie moderne. L’anatomie comparée d’Aristote à la théorie de l’évolution*, Éditions Belin. (Paris, 2006), 75.

⁹⁹ Buffon había recuperado la aproximación aristotélica a la unidad de tipo: “ce n’est en effet que par le nombre de ces os [des vertèbres, des côtes et des dents], qu’on peut regarder comme accessoires, et par l’allongement, le raccourcissement ou la jonction des autres, que la charpente du corps de cet animal [le cheval] diffère de la charpente du corps humain” (*Histoire Naturelle*, IV, 380)

¹⁰⁰ Los primeros proyectos clasificatorios de tipo morfológico aparecieron en el campo de la botánica; Bernard de Jussieu (1699-1777), Michel Adanson y Antoine-Laurent de Jussieu (1748-1836) construyeron sus taxonomías vegetales a partir de la comparación de las partes de distintas especies. Augustin Pyrame de Candolle (1778–1841) llegó a postular una ley natural de carácter geométrico (el “principio de formación simétrica”) para explicar la existencia de órganos sin función.

¹⁰¹ Las tesis de Geoffroy encuentran su máxima expresión en su *Philosophie Anatomique*, 2 vols. (Paris: J. B. Baillièrre, 1818), especialmente en el primer volumen.

lo largo de la centuria que media entre las segundas mitades de los siglos XVIII y XIX, la morfología pura—también apellidada trascendental, idealista o racional—se expandirá primero por Alemania y más tarde por Inglaterra. Entre los alemanes, el autor que, sin duda, llevó a cabo una batalla más decidida a favor de la investigación de la forma fue Goethe, pionero en tomar una conciencia clara y explícita de la idea de unidad de plan. La reflexión filosófica que guía sus investigaciones biológicas tendrá una influencia decisiva entre los morfólogos. De un modo muy singular, Goethe sienta las bases de la *Naturphilosophie*, la filosofía natural alemana, encarnada por autores como Carl Friedrich von Kiehmeyer (1765-1844), Carl Gustav Carus (1789-1869) o Lorenz Oken (1779-1851).

Como apuntábamos arriba, es la metodología explicitada por Geoffroy Saint Hilaire la que permite aprehender la unidad de plan con un rigor sin precedentes que convierte la definición de las partes animales y el establecimiento de sus identidades en un verdadero programa de investigación. El método geoffroyano se funda en dos grandes principios: (1) el principio de la *unidad de composición* postula que todos los animales están compuestos por los mismos ‘materiales orgánicos’ o unidades de construcción, lo que permite establecer la *teoría de los análogos*, según la cual todas las partes del plan de organización de una especie encuentran su equivalente en las partes de otras especies; (2) la *unidad de plan* se establece por el *principio de las conexiones*, según el cual, en las partes análogas los materiales constitutivos tienen la misma posición relativa y mantienen idénticas relaciones entre sí. La Naturaleza, en definitiva, no emplea nuevos órganos sino variaciones de un mismo esquema.

Tanto la teoría de los análogos como el principio de las conexiones habían sido manejados de un modo más o menos implícito por ciertos naturalistas: en la teoría de los análogos el propio Geoffroy reconoce generalizar una ‘ley’ ya contemplada por Aristóteles y el principio de las conexiones había sido intuido por Goethe cuando en 1784 descubría el hueso intermaxilar en la mandíbula humana, revelando la existencia de un modelo anatómico compartido por todos los vertebrados superiores. La gran conquista de Geoffroy consistió no tanto en la radical originalidad de su perspectiva como en explicitar un “método natural” que fundamentó el vago sentimiento de semejanza¹⁰², permitiendo ir más allá de la concepción de la forma como figura contorno para capturar la forma como estructura:

Nos conformábamos [...] con la consideración de las formas, sin que parecíamos darnos cuenta de que la forma es fugitiva de un animal a otro. Yo habría provisto a las consideraciones de analogía de una base que hasta entonces les faltaba, cuando propuse hacer depender las investigaciones únicamente de la dependencia mutua, necesaria y en consecuencia invariable de las partes¹⁰³.

¹⁰² Ibid., XX.

¹⁰³ Geoffroy Saint Hilaire (1888). Cit. en Schmitt, *Aux origines de la biologie moderne*, 260.

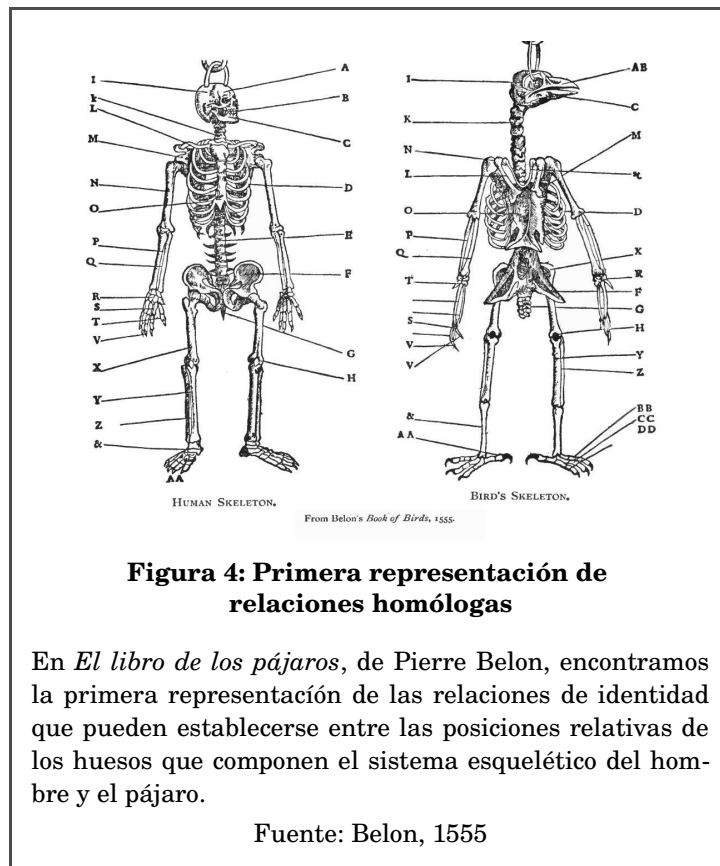
Desde su formulación hasta la actualidad, el método geoffryano se ha convertido en el principal instrumento metodológico para definir la semejanza morfológica. Al igual que los métodos de la morfometría geométrica permiten cuantificar las transformaciones del método thompsiano, la morfología teórica ha desarrollado diversos instrumentos formales para cuantificar y representar la estructura tal y como la define la teoría de los análogos y el principio de las conexiones.

La formalización de la estructura

La morfología teórica contemporánea ha desarrollado diversos instrumentos formales para cuantificar y representar los dos componentes de la forma como estructura incluidos en el método geoffryano¹⁰⁴: por un lado, las orientaciones o posiciones relativas pueden formalizarse mediante una matriz multidimensional de ángulos y distancias dentro de un *morfoespacio de disposiciones*, el espacio que resulta de las distintas posiciones de los elementos que componen una estructura morfológica; por otro lado, las relaciones de conectividad entre los elementos de un compuesto (por ejemplo, las articulaciones entre los huesos que conforman un compuesto esquelético) pueden formalizarse mediante una matriz de incidencia o adyacencia que permite construir un *morfoespacio de conexiones*. Mediante la teoría de grafos, las estructuras morfológicas pueden representarse como un conjunto de vértices o nodos (el número de elementos) y aristas (las conexiones entre los vértices) (Cfr. Fig. 3).

¹⁰⁴ Cfr. D. Rasskin-Gutman y A. D. Buscalioni, "Affine transformations as a model of virtual form change for generating morphospaces," en *Advances in morphometrics*, ed. L. F. Marcus et al. (Plenum press New York, 1996).

2.2. La forma del todo y la forma de las partes



El objetivo definitorio de la morfología determina la concepción de los organismos y formas de organización superiores, que no se plantea en términos de clases y propiedades, sino en virtud de la relación entre todo y parte: los organismos no son clases caracterizadas por propiedades o colecciones de rasgos sino totalidades conformadas por partes articuladas; “[el estudio] del organismo—en palabras de Foucault—se adelanta a la investigación de los caracteres taxonómicos”¹⁰⁵. En esta sección examinaremos la concepción morfológica de la organización vital para explorar después cómo los criterios desarrollados por la morfología para la definición de la forma (como contorno y como estructura) permiten caracterizar la organización animal y establecer correspondencias entre las partes (homologías) y los planes corporales (*Baupläne* o arquetipos).

¹⁰⁵ Foucault, *Las palabras y las cosas*, 9.

2.2.1. La jerarquía organizacional y la escala anatómica

Si para clasificar a las especies (taxonomía) o formalizar procesos de especiación (biología poblacional) puede utilizarse cualquier tipo de propiedad o rasgo y a cualquier escala organizativa, la morfología aspira a caracterizar *formalmente* la organización vital a *escala anatómica*.

Los enfoques reduccionistas se han mostrado tradicionalmente escépticos ante la percepción visual; sospechosos de subjetivismo antropocéntrico, los objetos dados a escala humana no se consideran signos de ninguna esencia, sino epifenómenos de una infraestructura de partículas y procesos ajena a nuestra experiencia perceptiva. En este sentido, la reivindicación de lo visible se ha convertido en una constante en las teorías biológicas que han reclamado la autonomía ontológica de la forma orgánica en relación a la idea de materia. A su vez, la dualidad materia/forma aparece profundamente ligada a la dialéctica entre todo y parte.

El hilemorfismo aristotélico ejercitado en los tratados biológicos es el primer programa de investigación que explora en profundidad la autonomía relativa de la forma orgánica, articulada alrededor de la dualidad todo/parte. La defensa aristotélica de la autonomía ontológica de la forma biológica se enfrenta tanto al reduccionismo de los fisiólogos como al idealismo de la escuela platónica: por un lado, la investigación de la forma se presenta como el objetivo común a la ciencia natural, la matemática y la filosofía primera, pero la forma de las sustancias naturales¹⁰⁶ tiene una entidad ontológica muy distinta: mientras que la esencia geométrica se identifica con la forma pura, las sustancias naturales son compuestos hilemórficos cuya naturaleza formal no puede disociarse de la material¹⁰⁷; por otro lado, Aristóteles se distancia del mecanicismo de Empédocles y Demócrito, subrayando la distinción fundamental entre *mezcla* y *estructura*¹⁰⁸: aunque todas las cosas que pueblan el mundo sublunar se compongan, en última instancia, de los cuatro elementos, y si bien podemos aceptar que estos se combinan para formar la sangre, sería absurdo hacer residir la definición de un caballo en algo semejante, pues un animal—dice Aristóteles—es mucho más que una mezcla; al igual que una escultura no puede definirse atendiendo al mármol que la compone, ni una obra arquitectónica a partir de los ladrillos, el mortero o las vigas, el principal objeto de la filosofía natural no son los elementos materiales sino el modo en que están dispuestos, independientemente de lo cual no tienen existencia alguna¹⁰⁹.

¹⁰⁶ En términos modernos, la frontera disputada no se erigía, por tanto, en el interior de las ciencias naturales, sino que separaba a estas de las ciencias formales; es dentro del campo de la física donde Aristóteles mantiene con los ‘fisiólogos’ una polémica relativamente extrapolable a la discusión contemporánea.

¹⁰⁷ Aristóteles, *Física*, trad. de Echandía, G. R. (Madrid: Gredos, 1998), II. 2.

¹⁰⁸ M. Furth, “Aristotle’s biological universe: an overview,” en *Philosophical Issues in Aristotle’s Biology*, ed. A. Gotthelf y J. G. Lennox (Cambridge University Press, 1987), 44.

¹⁰⁹ W. Jaeger, *Aristóteles*, trad. J. Gaos, 1983rd ed. (Madrid: FCE, 1946), 388-389.

En *Partes de los animales*, la dualidad mezcla/estructura (materia/forma) se traduce en una distinción fundamental entre dos tipos de partes orgánicas: las partes ‘homeómeras’ u *homogéneas* (la sangre, el suero, la grasa, la médula, el semen, la leche o la carne) resultan de la mezcla, en distintas proporciones, de los cuatro elementos, lo que les otorga ciertas cualidades como la dureza o la blandura; las partes ‘anhomémeras’ o *heterogéneas* (la cabeza, las extremidades, los órganos) están conformadas por partes homogéneas en una disposición espacial que les confiere una ‘forma propia’, lo cual, a su vez, les permite “ser capaces de realizar una función”¹¹⁰. De ahí que mientras las partes homogéneas pueden dividirse en partes iguales al todo (una porción de carne o de sangre es homogénea en relación con toda la carne o la sangre de un animal), los fragmentos que resultan de la división de las heterogéneas sólo puedan comprenderse en relación al todo de donde proceden (una parte de la cabeza, por ejemplo, no es una cabeza)¹¹¹. A su vez, Aristóteles distingue ciertos tipos de partes, como las venas y los huesos, cuya naturaleza es ambigua: por un lado, sus cualidades son homogéneas (el tendón es seco y elástico, el hueso, seco y quebradizo), pero a su vez poseen cierta estructura que las vuelve heterogéneas: la definición de un hueso o de una vena requiere integrar ambas partes en un sistema óseo o venoso¹¹².

Nos encontramos ante la primera formulación de la idea de jerarquía organizacional, que más tarde se convertiría en el núcleo teórico del organicismo y que podemos resumir en tres grandes tesis: (1) los cuerpos orgánicos están organizados en distintas escalas de organización profundamente entretejidas; (2) las partes se definen siempre en el contexto del todo orgánico; (3) los conceptos de todo y parte, como los de materia y forma, son relativos a la escala de organización: “la materia para los animales es sus partes: para todo el animal entero, las partes heterogéneas; para las partes heterogéneas, las homogéneas; y para éstas, los llamados elementos de los cuerpos”¹¹³.

Con diferente terminología, la distinción aristotélica entre partes homogéneas y heterogéneas se mantuvo entre anatomistas y embriólogos hasta bien avanzada la segunda mitad del siglo XIX. El progreso de la química y la introducción del microscopio a principios del XVII permitieron avanzar en la comprensión de la composición y estructura de las partes homogéneas: los elementos se identifican con los elementos químicos y la histología permite relacionar las partes homogéneas con los tejidos, cuya estructura revela una complejidad muy superior a la esperada. No obstante, las partes heterogéneas continúan considerándose las unidades básicas de la organización vital.

Sin embargo, desde finales del XIX, la defensa de la irreductibilidad de la escala morfológica se ha visto amenazada por un reduccionismo cada vez más poderoso empeñado en reconstruir la forma orgánica a partir de las ‘partículas elementales’ de

¹¹⁰ Aristóteles, *GA*, I 722b, 30-35.

¹¹¹ Aristóteles, *HA*, I. 1.

¹¹² Cfr. Aristóteles, *GA* II 743b1-5

¹¹³ Aristóteles, *GA*, I. 715a, 84.

la organización vital. El reduccionismo celular que empieza a imponerse a partir de 1840¹¹⁴ y, más tarde, el reduccionismo químico, hizo que la consideración de las partes anatómicas como las unidades irreducibles de la organización vital empezara a tambalearse. Ante ambas tentativas reduccionistas, el nuevo organicismo, enfrentado tanto al holismo vitalista como al reduccionismo mecanicista¹¹⁵, volvió a reivindicar la idea de la jerarquía organizacional. Embriólogos como Joseph Needham (1900-1995)¹¹⁶ y biólogos teóricos como Ludwig von Bertalanffy (1901-1972) insistieron de nuevo en la importancia de distinguir distintas escalas de organización en la materia orgánica cuya relativa autonomía ontológica obliga a postular—como veremos en la segunda parte—distintos regímenes de causalidad.

El encumbramiento de los genes y las moléculas en la era de la genética y la biología molecular ha vuelto a suscitar la necesidad de recuperar la perspectiva organicista en la investigación de los seres vivos. En este nuevo contexto teórico, la reflexión en torno a la definición de las partes morfológicas y su articulación en totalidades orgánicas se ha convertido en un tema recurrente en biología teórica y filosofía de la biología: los organismos son totalidades jerárquicamente organizadas en partes compuestas por otras partes o módulos (las células son partes de los tejidos, los tejidos de órganos, los órganos de sistemas...), lo que exige reconocer tanto la autonomía relativa de los módulos que componen los cuerpos vivos como su integración: por un lado, los módulos requieren caracterizaciones específicas a su propia escala de organización; en particular—como señala Eble—en los últimos años la biología teórica ha reconocido un “dominio legítimo para los módulos morfológicos”, recuperando así “la semi-independencia ontológica de la morfología”¹¹⁷; por otro lado, ante la acumulación exponencial de datos moleculares, muchos teóricos de la biología han reivindicado la necesidad de unificar las ‘piezas’, exigiendo una reorientación conceptual de la biología que la convierta en una ciencia sintética¹¹⁸: la totalidad orgánica—recuerdan Wagner y Laubichler—es ontológicamente anterior a sus partes y, por lo tanto, la identificación de estas últimas requiere definir, en primer lugar, un concepto de organismo¹¹⁹.

¹¹⁴ W. Coleman, *La biología en el siglo XIX: Problemas de forma, función y transformación* (Fondo de Cultura Económica, 1983).

¹¹⁵ S. F. Gilbert y S. Sarkar, “Embracing complexity: organicism for the 21st century,” *Developmental Dynamics* 219, nº. 1 (2000): 1-9; A. Etxeberria y J. Umerez, “Organismo y organización en la biología teórica. Vuelta al organicismo 50 años después,” en *Medio siglo de doble hélice* (Palma de Mallorca: Edicions Universitat de les Illes Balears, 2006), 3-38.

¹¹⁶ J. Needham, *Biochemistry and morphogenesis*, 1943, xv.

¹¹⁷ G. J. Eble, “Morphological modularity and macroevolution: conceptual and empirical aspects,” en *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*, ed. W. Callebaut y D. Rasskin-Gutman (Boston, MA: MIT Press, 2003), 222.

¹¹⁸ M. D. Laubichler y G. P. Wagner, “Organism and Character Decomposition: Steps towards an Integrative Theory of Biology,” *Philosophy of Science* 67, nº. 1, Proceedings of the 1998 Biennial Meetings of the Philosophy of Science Association. Part II: Symposia Papers (2000): S289-S300.

¹¹⁹ G. P. Wagner y M. D. Laubichler, “Character identification in evolutionary biology: The role of the organism,” *Theory in Biosciences* 119, nº. 1 (2000): 20-40.

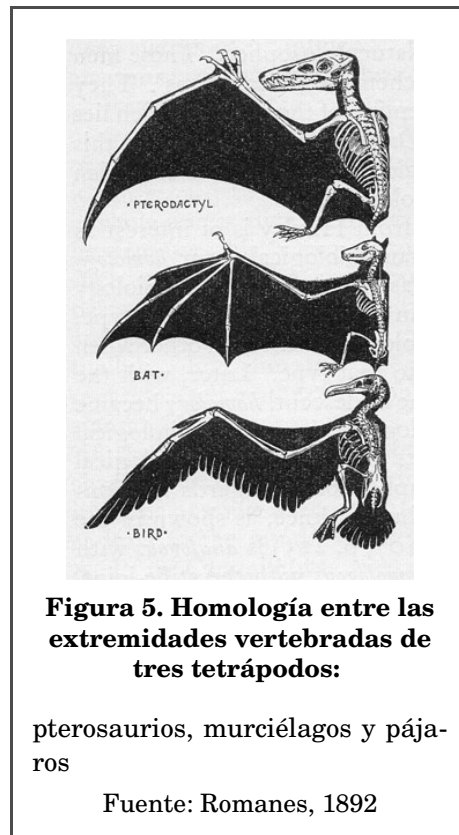
René Thom ha recuperado incluso la distinción aristotélica entre homeómeros y anhomeómeros como vía para formalizar la estructura visible del organismo multicelular; “un nivel jerárquico de organización relativamente autónomo que permite una descripción independiente de las estructuras celulares o subcelulares”¹²⁰. Asociando las partes heterogéneas con la función y las homogéneas con la forma, Thom apuesta por las partes homogéneas como la mejor plataforma a partir de la cual definir, desde una perspectiva intrínseca y morfológica, la organización animal¹²¹. Lamentablemente, la propuesta de Thom no ha sido desarrollada por la morfología: si bien la caracterización tisular de los organismos será fundamental para explicar la ontogénesis, a la hora de establecer homologías las partes caracterizadas por la morfología siguen siendo las partes anatómicas.

La morfología, en conclusión, concibe los organismos, no como agrupaciones de rasgos, sino como totalidades descomponibles en partes naturales definidas a escala anatómica. Ahora bien: dado que los criterios intrínsecos suelen ser insuficientes para identificar las partes y las totalidades orgánicas, el gran objetivo epistemológico de la morfología consiste en establecer las correspondencias estructurales entre las partes y los planes corporales.

¹²⁰ Thom, “Homéomères et anhoméomères en théorie biologique d'Aristote à aujourd'hui,” 491.

¹²¹ Thom hace equivaler los homeómeros con los estratos que, en matemáticas, se definen para un ‘conjunto estratificado’. Por ejemplo, el cubo se descompone en un estrato de 3 dimensiones (el interior), seis de 2 dimensiones (las caras), doce de 1 dimensión (las aristas) y ocho de dimensión 0 (los vértices). En el caso de un organismo, un estrato de 2 dimensiones, por ejemplo, es una superficie (como la membrana pulmonar o intestinal) que separa dos medios homeómeros cualitativamente distintos; una vena es topológicamente un cilindro $S^1 \times I$ (S^1 = círculo, I = segmento, X = producto de espacios).

2.2.2. Las partes de los animales



Desde que Aristóteles les concediera un estatuto de (quasi)-*ousiai*¹²², las partes morfológicas se han considerado ‘unidades naturales’, aunque continúe habiendo importantes divergencias en torno al estatus ontológico que les corresponde¹²³. Como apuntábamos arriba, la modularidad morfológica puede contemplarse como una propiedad constitutiva, cuando investigamos la descomponibilidad de los organismos, o relacional, cuando tratamos con la semejanza u ‘homología’¹²⁴ entre los módulos anatómicos¹²⁵. Ambas dimensiones están profundamente ligadas, pues, en general, la identificación de una parte depende de que seamos capaces de localizarla en otros organismos. De ahí que la homología se haya considerado la expresión más visible del orden natural, pues al dividir al organismo por sus ‘junturas naturales’ permite individuali-

¹²² Pellegrin, “Taxonomie, moriologie, division,” 47.

¹²³ G. P. Wagner, “Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity,” *Integrative and Comparative Biology* 36, n.º. 1 (1996): 36-43.

¹²⁴ Hasta entonces reservado a la descripción matemática de triángulos isósceles, desde principios del XIX el término ‘homología’ empieza a utilizarse para nombrar a las partes similares.

¹²⁵ Eble, “Morphological modularity and macroevolution.”

zar los caracteres biológicos¹²⁶. No es de extrañar, por tanto, que exista un consenso generalizado en interpretar la homología como un concepto fundamental, cuando no “el concepto central”, de las ciencias biológicas¹²⁷. Como reconociera Hans Spemann (1869-1941),

Existen conceptos de una importancia tal, que su origen, su transformación y su desintegración, su historia, en definitiva, caracteriza el desarrollo de la ciencia a la que pertenecen. En anatomía comparada, ese concepto es el concepto de homología¹²⁸.

En efecto, el concepto de homología ha articulado la historia entera de la morfología: la investigación aristotélica de las partes animales inaugura el nacimiento de la disciplina, alcanza uno de sus momentos más álgidos en la morfología trascendental y continúa en la morfología evolucionista. La institucionalización de la Síntesis Moderna y la reducción de las partes a caracteres prácticamente hace desaparecer la investigación morfológica de la semejanza, pero en las últimas décadas el debate en torno a la homología ha vuelto a cobrar un protagonismo inusitado¹²⁹. Y es que—como comprobaremos a lo largo de este capítulo—la homología recapitula los grandes temas de la morfología pura, a saber: la autonomía de la forma respecto la composición material y las funciones de las partes, la diferencia entre figura y estructura, y la relación entre la unidad y la variación morfológica.

La definición de las partes

Utilizando la terminología de Woodger¹³⁰, una relación entre dos partes u organismos es homóloga si puede establecerse entre ellos una ‘correspondencia uno-a-uno’ o una relación unívoca, en el lenguaje de la teoría de conjuntos. Ahora bien: ¿en función de qué criterio se establece esta correspondencia?

Ante todo, la concepción morfológica de las partes como estructuras jerárquicas¹³¹ exige especificar la escala organizativa a la que van a establecerse las relaciones entre las partes. Ya en el XIX se compararon y homologaron estructuras a niveles de organización inferiores a las partes anatómicas (tipos de tejidos y capas germinales), y

¹²⁶ R. Riedl, *Order in living organisms: a systems analysis of evolution* (Wiley, 1978).

¹²⁷ D. B. Wake, “Comparative terminology,” *Science* 265, n°. 5169 (1994): 265.

¹²⁸ H. Spemann, “Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie”. En C. Chun and W. Johannsen (eds.), *Allgemeine Biologie* (B. G. Teubner, Leipzig und Berlin, 1915): 63. Cit. en M. D. Laubichler, “Homology in development and the development of the homology concept,” *Integrative and Comparative Biology* 40, n°. 5 (2000): 777.

¹²⁹ Wake, “Comparative terminology”; Laubichler, “Homology in development and the development of the homology concept.”

¹³⁰ J. H. Woodger, “On biological transformations,” en *Essays on Growth and Form Presented to D'Arcy Wentworth Thompson*, 1945, 95–120.

¹³¹ C. Patterson, “Morphological characters and homology,” *Problems of phylogenetic reconstruction. Academic Press. London* (1982): 21-74; N. H. Shubin y P. Alberch, “A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb,” *Evolutionary biology* 20 (1986): 319–387.

a lo largo del siglo XX la homologación de las partes se extendió a las proteínas y los genes. La homología puede, por tanto, establecerse a distintas escalas de la organización biológica (órganos, tejidos, células, proteínas, genes). Ahora bien: a pesar de las múltiples tentativas de reducción de las escalas de organización superiores a las inferiores, la biología comparada ha demostrado que los niveles que conforman la jerarquía orgánica son irreductibles: dada la autonomía relativa de la que gozan las partes a distintas escalas de organización, las relaciones de identidad sólo pueden establecerse entre estructuras pertenecientes a la misma escala¹³²; en palabras de Woodger:

Existe una jerarquía de partes componentes o *relata* en una jerarquía de relaciones organizativas. Estas relaciones y *relata* sólo pueden estudiarse a su propio nivel [...] y no simplemente en términos de niveles inferiores¹³³.

Nos centramos aquí en la homología estructural clásica que puede establecerse entre la forma (entendida como figura y como estructura) de las partes anatómicas.

Como vimos arriba, la *Investigación* aristotélica es el primer tratado donde la figura de las partes se utiliza para establecer correspondencias entre especies distintas y comprender sus variaciones. Sin embargo, la interpretación escolástica hace que la exploración morfológica de las partes se sustituya por el análisis taxonómico de los rasgos. El proyecto de comprender las variaciones de la figura de partes iguales no vuelve a recuperarse hasta principios del siglo XX con la teoría thompiana de las transformaciones. En el marco de la morfología evolucionista, Adolf Remane apeló también al llamado ‘criterio de cualidad especial’¹³⁴ para identificar homologías. Asimismo, desde su nacimiento hasta la actualidad, la morfometría geométrica ha aplicado ampliamente las técnicas para el análisis del contorno a la investigación de la identidad y la variación de las partes.

No obstante—como advertíamos arriba, el contorno se revela insuficiente a la hora de establecer amplias correspondencias entre las partes. El criterio topológico, es decir, la determinación de las posiciones relativas y las conexiones entre los elementos que constituyen las partes anatómicas, constituye el núcleo de la metodología morfológica en la definición de los módulos y el ‘descubrimiento’ de homologías. En

¹³² V. L. Roth, “Homology and hierarchies: Problems solved and unresolved,” *Journal of Evolutionary Biology* 4, n.º. 2 (1991): 167-194; I. Brigandt, “Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability,” *Biology and Philosophy* 22, n.º. 5 (2007): 709-725; Laubichler y Wagner, “Organism and Character Decomposition”; S. F. Gilbert y J. A. Bolker, “Homologies of process and modular elements of embryonic construction,” *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)* 291 (2001): 1-12; S. F. Gilbert, J. M. Opitz, y R. A. Raff, “Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology,” *Developmental Biology* 173, n.º. 2 (1996): 357-372; E. Abouheif et al., “Homology and developmental genes,” *Trends in Genetics* 13, n.º. 11 (1997): 432-433; J. H. Woodger, *Biological principles: a critical study*, 2nd ed. (London: Routledge, 1929), 293.

¹³³ Woodger, *Biological principles: a critical study*, 293.

¹³⁴ A. Remane, *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. (Leipzig, 1956).

este sentido, la individuación de los homólogos no está basada en propiedades intrínsecas (tamaño, forma) atribuibles a un elemento aislado, sino en propiedades relacionales.

Las conexiones entre los elementos morfológicos permiten definir los *módulos morfológicos* como aquellas partes de un sistema altamente integradas y relativamente independientes de otros módulos¹³⁵: una parte puede considerarse un módulo si existen más conexiones entre los elementos que la conforman que entre aquellos que no le pertenecen; puede decirse, por ejemplo, que una mano es una estructura modular porque los dedos tienen más relaciones entre sí que con otras partes del cuerpo, lo que permite que los elementos que la conforman compartan recursos anatómicos como la irrigación sanguínea o los patrones de inervación¹³⁶. Es más: las redes de conectividad pueden utilizarse para representar y medir la cantidad de modularidad en una estructura, contabilizando el número de conexiones entre los elementos del sistema en relación a todas las conexiones posibles (Cfr. Fig. 3).

Desde la perspectiva comparada, la aplicación del criterio topológico a la definición de las partes se la debemos a Richard Owen (1804-1892), quien definió célebramente la homología como “el mismo órgano en diferentes animales bajo toda variación en forma y función”¹³⁷. La ‘mismidad’ de las partes reside en el criterio topológico: dos partes son homólogas si las posiciones relativas de sus elementos y las conexiones entre ellos permanecen invariantes. Frente al interés darwinista por las diferencias entre rasgos asociadas a funciones adaptativas y, más tarde, ante la expansión de la cladística, la morfología contemporánea ha recuperado la definición oweniana de homología¹³⁸: los homólogos se definen como elementos idénticos y constantes de organización, independientes de su forma (entendida como figura o superficie) y de su función¹³⁹. A su vez, la definición topológica de las partes permite construir series morfológicas. La invarianza topológica con respecto a ciertas transformaciones es el fundamento del ‘método de gradación’ propuesto por Adolf Remane (1898-1976): dos estructuras son homólogas si puede reconstruirse una transformación continua entre ellas, lo que dará lugar a una serie de estructuras intermedias.

¹³⁵ H. A. Simon, “The architecture of complexity,” *Proceedings of the American Philosophical Society* 106, n.º. 6 (1962): 467-482; R. A. Raff, *The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form* (USA: University of Chicago Press, 1996); Wagner, “Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity.”

¹³⁶ D. Rasskin-Gutman, “Modularity: Jumping Forms within Morphospace,” en *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*, ed. W. Callebaut y D. Rasskin-Gutman (Boston, MA: MIT Press, 2003), 207-220.

¹³⁷ R. Owen, *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals* (Royal College of Surgeons, 1843), 674.

¹³⁸ G. B. Müller, “Homology: the evolution of morphological organization,” en *Origination of organismal form. Beyond the gene in developmental and evolutionary biology*, ed. G. B. Müller y S. A. Newman (Cambridge: MIT Press, 2003), 51-69.

¹³⁹ Owen, *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals*, 674.

Forma y función

La separación entre forma y función estaba ya presente en la pre-topología aristotélica, donde las transformaciones cuantitativas de las partes cualitativamente idénticas se aplican sin tener en cuenta sus funciones. No obstante, no fue hasta la formulación del método geoffryano cuando pudo establecerse una separación definitiva entre forma y función. El gran mérito que permitió y permite al criterio topológico identificar la identidad entre partes muy diversas y asociadas a funciones muy distintas, lo que le otorga un valor heurístico inmenso, radica en el hecho de que la identidad no se establece entre órganos completos, sino que las partes se particionan en subestructuras independientes entre las que se establecen las relaciones de identidad¹⁴⁰. De ahí que —como advirtiera Carl Gegenbaur (1826-1903)—la homología pueda ser completa (si los homólogos tienen los mismos componentes, como las extremidades anteriores de los anfibios) o incompleta (cuando sólo algunas partes son idénticas, como sucede con el corazón de un pez y de un mamífero)¹⁴¹.

La concepción de las partes como complejos estructurales revela la independencia funcional de la forma, permitiendo tanto distinguir la identidad esencial de la aparente como independizar la verdadera homología de las funciones desempeñadas por las partes en las que se concreta una estructura determinada. Por un lado, la homología hace referencia a una identidad *esencial*, y, en ese sentido, se opone a la mera semejanza (*analogía*) relacionada con el desempeño de funciones semejantes; atendiendo a la distinción de Owen¹⁴², son análogas aquellas partes superficialmente similares (como las alas de la mariposa, el murciélago y el pájaro) que desempeñan la misma función en diferentes especies. Por otro lado, lo que importa a la hora de establecer correspondencias morfológicas entre las partes es el número y la posición relativa de los componentes de una estructura y sus conexiones topológicas, al margen de su variación en forma y función. Como recordara Gavin de Beer (1899-1972), los órganos homólogos “lo son por lo que son, no por lo que hacen”¹⁴³. En la morfología decimonónica, frente a aquellos anatomistas liderados por Georges Cuvier (1769-1832), que habían asumido que muchas estructuras sólo estaban presentes en una de las clases de vertebrados debido a su función, el principio de los análogos permitió identificar homologías en todos los vertebrados al margen de su variación ligada a las condiciones de existencia¹⁴⁴. Los órganos rudimentarios y las teratologías revelaban con particular evidencia uno de los principios constitutivos de la morfología pura: la unidad que gobierna la diversidad animal no es funcional sino morfológica.

¹⁴⁰ Schmitt, *Aux origines de la biologie moderne*, 259.

¹⁴¹ C. Gegenbaur, *Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere* (Leipzig, 1898). Cit. en Laubichler, M. D. Laubichler, “Carl Gegenbaur (1826-1903): Integrating comparative anatomy and embryology,” *The Journal of experimental zoology* 300, n.º 1 (2003): 23-31.

¹⁴² R. Owen, *On the Anatomy of Vertebrates: Fishes and reptiles* (Longmans, Green, 1866), xii.

¹⁴³ G. de Beer, *Homology, an Unsolved Problem* (Oxford University Press, 1971), 3.

¹⁴⁴ Appel, *The Cuvier-Geoffroy Debate*, 86.

En la morfología teórica contemporánea, la dialéctica estructuralismo-funcionalismo ha vuelto a impregnar el debate sobre el concepto de homología. En el capítulo 3 abordaremos en detalle la relación entre la forma y la función de las partes, pero adelantamos aquí la conclusión esencial en relación al problema de la homología: tanto en la morfología descriptiva como en la morfología teórica y la morfología evolucionista, la identidad entre las partes depende exclusivamente de la equivalencia en las posiciones relativas de los elementos que conforman una estructura morfológica y es absolutamente independiente tanto de las actividades biológicas que éstas puedan desempeñar, como de su valor adaptativo.

Homología interorgánica y homología interna

El interés de la morfología por la ‘mismidad’ de las partes hace que se ocupe de fenómenos ignorados por el objetivo clasificatorio de la taxonomía: a las disciplinas morfológicas no les interesa la identificación y agrupación de taxones mediante el establecimiento de diferencias en las distribuciones de caracteres, sino la unidad morfológica tanto intra como inter-específica. La clasificación de los distintos tipos de homología establecida por Richard Owen, precisada con diversos matices y subcategorías, prácticamente se ha mantenido inmune hasta la actualidad.

La homología interorgánica

A la hora de definir la homología interorgánica, Owen distinguió entre la homología *especial*, que establece identidades entre las partes de animales distintos (la pata del caballo y la de un pájaro, por ejemplo) y la homología *general*, que hace referencia a la relación de una parte con el tipo general (la extremidad delantera de los mamíferos).

La homología especial no sólo se establece entre especies distintas, sino también entre las partes de individuos pertenecientes a una misma especie; la llamada homología *polimórfica*¹⁴⁵ se predica de la expresión del mismo rasgo en distintos estados de carácter en la misma población, como el tracto genitourinario de las hembras y los machos vertebrados. No obstante, la homología especial por excelencia es aquella que se establece entre las partes de organismos pertenecientes a especies distintas. Desde la publicación del célebre tratado de Owen *Sobre la naturaleza de las extremidades*¹⁴⁶, la extremidad tetrápoda continúa siendo el ejemplo más ilustrativo: a pesar de la variación en la posición a lo largo del eje antero-posterior, la función y el número de elementos distales, el patrón osteológico que caracteriza las extremidades de los vertebrados tetrápodos es el mismo (Cfr. Fig. 5). Así, podemos establecer una correspondencia unívoca entre dos extremidades porque tanto en la una como en la otra el húmero se individúa por su posición próxima a la ulna y el radio y se articula con

¹⁴⁵ Roth, “Homology and hierarchies,” 169.

¹⁴⁶ R. Owen, “On the nature of limbs,” *Jan Van Voorst, London* (1849).

la escápula. Como advirtiera Woodger, cada elemento óseo debe su designación a su posición en el sistema, determinado por dos relaciones morfológicas (próximo-distal y axial) a las que pueden añadirse dos criterios: el número de elementos y la articulación entre ellos¹⁴⁷.

La homología intraorgánica

Vicq d'Azyr fue el primer autor en aplicar el concepto de tipo para caracterizar la identidad tanto interorgánica como intraorgánica, advirtiendo que la Naturaleza parece seguir un tipo general no sólo en las estructuras homólogas de animales distintos, sino también en los órganos de un mismo individuo¹⁴⁸. Desde entonces, la morfología se ha dedicado a investigar las relaciones de semejanza que pueden establecerse no sólo entre las partes de individuos o especies distintas, sino también entre aquellas que aparecen repetidas en el interior de los organismos: los elementos homónomos u *homotipos*, en la terminología de Owen. La idea de la homología interna imprimió un gran impulso a la morfología trascendental, pero también llevó a muchas especulaciones sin fundamento¹⁴⁹. La aplicación más sonada y más tarde fracasada de la idea de la multiplicación de las partes en un mismo organismo fue la teoría vertebral del cráneo—defendida por Geoffroy, Meckel, Carus y Owen, que consideró a este último como una extensión de la espina dorsal. No obstante, la investigación de otras homologías internas, como los segmentos de los anélidos, los apéndices de los artrópodos o las vértebras sigue manteniendo una plena actualidad.

Junto con el trabajo de Gegenbaur en el marco de la morfología evolucionista, la obra de William Bateson (1861-1926) explora hasta sus últimas consecuencias el fenómeno de la repetición de las partes. Los *Materiales para el estudio de la variación*¹⁵⁰ marcan un punto de inflexión decisivo en la historia del concepto de metamorfosis, pues en ellos se sistematizan, a partir de la idea de simetría, las distintas variedades de repetición de las partes (las partes ‘merísticas’ en la terminología de Bateson) en distintas categorías: (1) el término ‘homonimia’ hace referencia a la estructura repetida a lo largo del eje transversal, como los apéndices; (2) Gegenbaur llamó ‘homotipía’ a la duplicación de las partes que resulta de la simetría bilateral, como las

¹⁴⁷ Woodger, “On biological transformations.”

¹⁴⁸ F. Vicq-d'Azyr, *Traité d'anatomie et de physiologie: avec des planches coloriées représentant au naturel les divers organes de l'homme et des animaux* (Paris: Imprimerie de Franç. Amb. Didot, 1786).

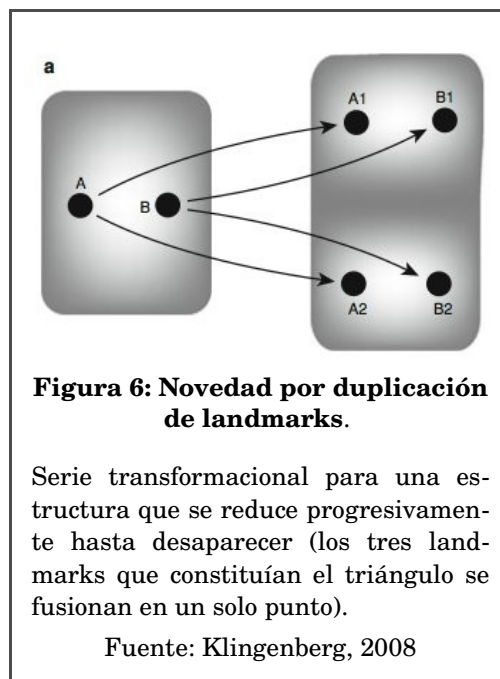
¹⁴⁹ Así, Oken y Meckel establecieron correspondencias imposibles entre distintas partes del cuerpo. Oken distinguió “dos animales” (el cefálico y el sexual) con sus órganos respectivos en todos los organismos: en el animal sexual el intestino es el intestino delgado, sus pulmones los riñones, su boca el ano, sus extremidades las costillas (Russell, *Form and function*, 94). Meckel establecerá correspondencias análogas: el complejo lumbar con el cráneo, el ano con la boca, el sistema urino-genital con el respiratorio, los riñones con los pulmones, la uretra con los bronquios... (Schmitt, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties*, 80-82).

¹⁵⁰ W. Bateson, *Materials for the study of variation: treated with especial regard to discontinuity in the origin of species* (London: Macmillan and co., 1894).

extremidades vertebradas; (3) la ‘homología serial’ o ‘metamería’ suele referirse a la repetición de las partes a lo largo del eje antero-posterior, como las vértebras.

Bateson subrayó también las consecuencias del estudio de la variación para el concepto de homología¹⁵¹: la homología serial ilustra cómo la atribución de individualidad a cada miembro de una serie de partes repetidas (las vértebras, los dientes o los dedos de la extremidad vertebrada) lleva al absurdo; la variación conjunta de las homologías internas demuestra que estas han de concebirse como una unidad indisociable, pues los miembros de la serie pueden cambiar sin que ninguno de ellos se corresponda con ningún otro miembro de la antigua serie.

Las novedades morfológicas



Uno de los principios metodológicos básicos de la morfología ha consistido en derivar las nuevas estructuras, siempre que sea posible, de estructuras ya existentes. La morfometría contemporánea ha propuesto dos métodos para llevar a cabo esta tarea: por un lado, ante las limitaciones de los métodos basados en landmarks a la hora de caracterizar novedades, algunos autores—abanderados por David Polly—han defendido que los métodos independientes de homología permiten investigar la forma de ciertas novedades morfológicas a partir de la figura o la superficie de partes previamente existentes¹⁵²; por otro lado, la ‘artificiosidad matemática’ de las corresponden-

¹⁵¹ Ibid., cap. XII.

¹⁵² Polly, “Developmental Dynamics and G-Matrices.”

cias asumidas por el método independiente de homología ha llevado a otros morfometristas como Christian Klingenberg a explorar las posibilidades del método basado en landmarks para analizar ciertas novedades morfológicas como la duplicación de partes (Cfr. Fig. 6)¹⁵³.

En cualquier caso, ambos métodos morfométricos asumen cierta continuidad morfológica entre la novedad y la parte previamente existente con la que se compara. El verdadero desafío viene planteado por aquellas novedades que no pueden trazarse a ninguna forma previa. En este sentido, podemos distinguir—con Gerd Müller¹⁵⁴— dos grandes tipos de novedades morfológicas: aquellas que consisten en un cambio drástico de una de las partes de un plan corporal ya existente (los cuernos de los escarabajos o el colmillo del narval) y aquellas novedades que no tienen un equivalente homólogo ni en el mismo organismo ni en organismos distintos (el caparazón de las tortugas, las plumas o el *corpus callosum* del cerebro mamífero). Desde la perspectiva taxonómica, la distinción morfológica entre las novedades que podemos denominar cuantitativas y cualitativas es insignificante, pues la novedad de un rasgo sólo es pertinente si permite identificar un taxón.

2.3. Los planes corporales



El establecimiento de correspondencias estructurales entre la totalidad de los planes corporales ha sido una de las grandes aspiraciones de la morfología. De hecho, la identificación de homólogos implica el reconocimiento de arquetipos, “patrones estables subyacentes a los sistemas morfológicos”¹⁵⁵, lo que revela la prioridad (ontológica y epistemológica) del contexto orgánico desde una perspectiva puramente morfológica.

¹⁵³ Klingenberg, “Novelty and “Homology-free” Morphometrics.”

¹⁵⁴ G. B. Müller, “Epigenetic Innovation,” en *Evolution -The Extended Synthesis*, ed. M. Pigliucci y G. B Müller, MIT Press. (Cambridge, 2010), 308-332.

¹⁵⁵ Young, “On the necessity of an archetypal concept in morphology,” 225.

Al igual que la noción de homología, el concepto de plan corporal es objeto de renovado interés en la morfología contemporánea, pues a pesar de las advertencias de la Síntesis Moderna contra la tipología, su reconocimiento subyace a todas las disciplinas morfológicas:

Los morfólogos comparativos, los biólogos del desarrollo, así como los paleontólogos, reconocen la existencia de ‘tipos’ o ‘Bauplans’ en la naturaleza, delimitados por cierta ‘ semejanza ’ estructural que prevalece a través de toda variación en forma y función¹⁵⁶.

2.3.1. La definición de los planes corporales

Al igual que la homología, el *Bauplan* es una estructura jerárquica. Como hiciera notar Woodger, la jerarquía orgánica permite, precisamente, establecer relaciones entre los planes corporales animales¹⁵⁷: comparamos las partes de mayor nivel de la jerarquía, lo que incluye a las demás (cabeza, cerebro, ojo), de manera que ponemos en correspondencia el mayor número de partes. Ahora bien: ¿en virtud de qué criterios se establecen tales correspondencias?

Los planes corporales se definen, en primer lugar, como una combinación singular de partes. Aristóteles fue pionero en explorar esta estrategia metodológica en la *Investigación de los animales*. La organización de la diversidad morfológica en torno a las partes hace que la división dicotómica practicada por la Academia platónica y heredada por la taxonomía esencialista (a saber: la definición de los organismos a partir de una sola línea de diferenciación) sea impensable, puesto que “muchas veces se solapan los géneros”. La diferencia entre bípedos y cuadrúpedos, por ejemplo, es incommensurable con la que distingue a los vivíparos de los ovíparos¹⁵⁸. Una vez se obtienen las diferencias (es decir, las partes diferenciadas) que distinguen unas especies de otras, Aristóteles define las totalidades orgánicas mediante el entrecruzamiento de todas las diferencias o, de otro modo, por la combinatoria de *todas las partes*. La definición aristotélica de especie está, por tanto, muy alejada de su concepción escolástica como un universal lógico¹⁵⁹ construido a partir de las propiedades necesarias y suficientes que permiten clasificar jerárquicamente las especies. Al reconstruir las totalidades orgánicas mediante la combinatoria de sus partes, tanto los géneros como las especies (entendidos en su acepción actual) son posteriores a la división, no anteriores, como sucedía en el esencialismo taxonómico. Es más: la elección de las partes como objeto de estudio se reveló esencial para construir la primera biología teórica de la historia, pues permite desbordar la abundancia de las formas vivas para descubrir la ‘lógica de la forma’ orgánica, es decir, el número limitado de combinaciones

¹⁵⁶ O. Rieppel, “‘Type’ in morphology and phylogeny,” *Journal of Morphology* 267, nº. 5 (2006): 528.

¹⁵⁷ Woodger, “On biological transformations,” 99.

¹⁵⁸ Aristóteles, *GA*, II. 732b, 15-30.

¹⁵⁹ Furth, “Aristotle’s biological universe: an overview.”

de las partes y de sus variaciones¹⁶⁰. Por eso dicen Crubellier y Pellegrin que la biología aristotélica está más próxima a Mendeleiev que a Linneo, pues al abordar el problema de la diversidad animal no lo hace “en términos de *constatación*, como harán los viajeros y los taxónomos a partir del siglo XVI, sino en términos de construcción de un cuadro de casos posibles”¹⁶¹.

En la actualidad, ciertos autores han recuperado la aproximación aristotélica a la lógica de la forma orgánica. Así, Valentine y Hamilton¹⁶² definen el plan corporal como una combinatoria única de partes: los rasgos que caracterizan a un plan corporal—advierten—pueden encontrarse en más de un filo; la unicidad de los *Baupläne* no reside, por tanto, en los caracteres en sí mismos sino su singular ensamblaje.

Ahora bien: la morfología no concibe las totalidades orgánicas como meros conglomerados de partes; la definición morfológica de los planes corporales exige comprender cómo se disponen y articulan los módulos morfológicos. El establecimiento de *Baupläne* requiere aplicar, por tanto, el criterio topológico: así como las partes se particionan en subestructuras independientes y se definen por las conexiones entre sus elementos, la identificación de los grandes planes corporales en los que puede resolverse la diversidad animal exige dividir el organismo en partes cuyas posiciones relativas y conexiones nos permiten descubrir las semejanzas que subyacen a las variaciones morfológicas.

Una de las manifestaciones nucleares del orden morfológico se revela en la simetría de las partes: en la mayor parte de organismos, la heterogeneidad está simétricamente distribuida alrededor de uno o más centros, de modo que (en uno o más planos) los cuerpos son simétricos. La simetría puede comprenderse como un efecto de la modularidad morfológica en la construcción de las partes, cuando estas se repiten siguiendo uno o más ejes, lo cual genera, a su vez, una constricción geométrica respecto a las variaciones posibles¹⁶³. La homología interna permite, así, reconstruir ciertas regiones del cuerpo, sistemas orgánicos e incluso totalidades corporales en función de los distintos ejes de simetría.

La identificación de los ejes de simetría como principios de organización de los Bilateria aparece ya en las *Partes de los animales*¹⁶⁴ de Aristóteles, aunque es en la morfología trascendental cuando las simetrías orgánicas cobran un papel verdaderamente protagonista en la organización de la diversidad animal; de hecho, la morfología como disciplina nace a partir de la fascinación que provoca entre los naturalistas el desarrollo de la cristalografía y la aplicación del ‘principio de simetría’ al reino vegetal. El programa de investigación inaugurado por la morfología pura permite, así, por vez primera, reconstruir los planes corporales animales a partir de la multiplica-

¹⁶⁰ M. Crubellier y P. Pellegrin, *Aristote: le philosophe et les savoirs*, Seuil. (Paris, 2002), 288-289.

¹⁶¹ Ibid.

¹⁶² J. W. Valentine y H. Hamilton, “Body plans, phyla and arthropods,” en *Arthropod relationships*, ed. R. A. Fortey y R. H. Thomas (Springer, 1998).

¹⁶³ D. Rasskin-Gutman, “Organized mayhem in Bilateria Baupläne: symmetry and animal complexity,” *Coloquios de Paleontología* Ext. 1 (2003): 559-567.

¹⁶⁴ Aristóteles, *PA*, III 669a 18-26.

ción simétrica de ciertas partes. Es el caso del arquetipo vertebrado de Owen¹⁶⁵, que deriva la totalidad del esqueleto a partir de la repetición, a lo largo del eje antero-posterior, de una sola parte: la vértebra. No obstante, no es hasta la publicación de los *Materiales sobre el estudio de la variación*¹⁶⁶ cuando encontramos un estudio sistemático de la repetición de las partes alrededor de la idea de simetría. En la morfología contemporánea, la simetría es un criterio fundamental para la definición de los planes corporales animales, dado que la mayoría de ellos exhibe alguna forma de simetría, ya sea radial o bilateral.

La *simetría radial* se define por un eje heteropolar (es decir, distinto en sus dos extremos: el que contiene la boca—oral—y su opuesto—aboral) a partir del cual se establecen los planos de simetría: los dos planos perpendiculares definen las posiciones per-radiales, mientras las estructuras en otros planos (bisectrices de los per-radiales) quedan en posiciones inter-radiales. Los cnidarios, los ctenóforos y algunas esponjas presentan simetría radial primaria. No obstante, la simetría radial perfecta es rara, pues, en general, está sujeta a diversas modificaciones que dan lugar a la simetría birradial, tetrarradial, pentarradial, hexamérica u octamérica.

La mayoría de especies animales tiene *simetría bilateral* y pertenece, por tanto, al grupo Bilateria. Como apuntábamos arriba, Aristóteles fue el primer naturalista en reconocer que en los animales bilaterales las partes heterogéneas son simétricas en relación a un plano de simetría bilateral (izquierda/derecha) y asimétricas en virtud de la distribución de los órganos a lo largo de dos ejes: el antero-posterior, por el que los animales son asimétricos con respecto al ‘arriba y el abajo’, y el dorso-ventral, en relación al ‘delante y el detrás’¹⁶⁷. En términos modernos, la simetría bilateral se define por único plano (plano sagital) que divide el cuerpo en dos mitades (izquierda y derecha) especularmente idénticas, mientras un plano perpendicular al sagital (plano frontal) separa las mitades dorsal y ventral. No obstante, el eje derecha-izquierda oculta asimetrías sutiles que afectan a la mayor parte de órganos internos¹⁶⁸.

Junto con el criterio de la disposición simétrica de las partes, las relaciones de conectividad entre los elementos morfológicos que conforman las totalidades orgánicas permiten definir los grandes *Baupläne* animales: los planes corporales se definen por el modo en el que las partes están dispuestas y conectadas entre sí, de modo que pueden representarse como una red donde se muestran las conexiones entre los elementos que componen el sistema morfológico (Cfr. Fig. 8).

¹⁶⁵ R. Owen, *On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton* (London: R. and JE Taylor, 1848).

¹⁶⁶ Bateson, *Materials for the study of variation*.

¹⁶⁷ Aristóteles, *PA*, III 669a, 18.

¹⁶⁸ Rasskin-Gutman, “Organized mayhem in Bilateria Baupläne.” Algunos caracteres externos de los vertebrados muestran asimetrías, como los peces planos (*Pleuronectiformes*), con los dos ojos a uno de los lados.

2.3.2. Filos, *Baupläne* y arquetipos

La idea de tipo aplicada a los planes corporales ha recibido diversos nombres: ‘arquetipo’, ‘morfortipo’, ‘Bauplan’, ‘filotipo’... Nosotros aquí vamos a hablar de *Bauplan* en el sentido acuñado por Woodger¹⁶⁹, para referirnos al plan corporal compartido por los miembros de un filo, reservando el término ‘arquetipo’ para designar las estructuras morfológicas compartidas por varios *Baupläne* o, de otro modo, aquellas relaciones que se demuestran invariantes en el mayor número de formas.

En general, suelen distinguirse alrededor de treinta y cinco filos en virtud de su plan corporal¹⁷⁰, aunque la mayoría de los animales pertenece a sólo nueve de ellos (Cfr. Tabla 2). Treinta de estos filos son bilaterales, que, a su vez, se dividen en protostomos (desarrollan la boca cerca del blastoporo y tienen un cuerda nerviosa ventral) y deuterostomos (desarrollan el blastoporo cerca del ano y tienen un sistema nervioso dorsal). Ante la falta de consenso en torno al número preciso de filos en los que puede organizarse la diversidad del reino animal, muchos autores han concluido que el reconocimiento de filos es subjetivo o arbitrario¹⁷¹. Partiendo de esta convicción, Gerhardt Scholtz ha objetado que los conceptos de *Bauplan* y filo incurren en un razonamiento circular¹⁷²: el *Bauplan* hace a un filo, que, a su vez, se define como “cualquier conjunto de vidas determinado por un *Bauplan*”¹⁷³. El problema—dice Scholtz—es de tipo metodológico: al enfatizar tanto la semejanza dentro de los filos como las diferencias entre ellos, ambos conceptos parecen diferentes, pero, en realidad, “no existe una frontera metodológica objetiva y clara entre el uso de la semejanza y la diferencia”¹⁷⁴.

Ahora bien: si tenemos en cuenta la diferencia esencial entre la organización morfológica y taxonómica de la diversidad, la acusación de circularidad se desvanece. Desde nuestra perspectiva, las definiciones de *Bauplan* y filo no incurren en circularidad alguna porque se refieren a objetos distintos: el *Bauplan* denomina una estructura morfológica, mientras que el filo es una categoría taxonómica que hace referencia a un grupo de organismos. La extensión del concepto es indiferente a la definición morfológica de un plan corporal y, por lo tanto, no resulta sorprendente que taxones pequeños como *Cycliophora* (compuesto por sólo dos especies) se consideren filos por su peculiar plan corporal. Naturalmente, la definición de la semejanza y la

¹⁶⁹ Woodger, “On biological transformations.”

¹⁷⁰ Valentine y Hamilton, “Body plans, phyla and arthropods.”

¹⁷¹ C. Nielsen, “Defining phyla: morphological and molecular clues to metazoan evolution,” *Evolution and Development* 5, n.º. 4 (7, 2003): 386-393; G. E. Budd y S. Jensen, “A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla,” *Biological Reviews* 75, n.º. 2 (2000): 253-295.

¹⁷² G. Scholtz, “Baupläne versus ground patterns, phyla versus monophyla: aspects of patterns and processes in evolutionary developmental biology,” en *Evolutionary developmental biology of Crustacea*, 2004, 3-16.

¹⁷³ Woodger, “On biological transformations,” 105.

¹⁷⁴ Scholtz, “Baupläne versus ground patterns,” 6.

diferencia es complicada, pero en ningún caso—como comprobamos arriba—puede acusársele de arbitraria. Como advierte Pérez Herranz, [e]l problema es, en todo caso, alejarse de la especulación y dar con un método matemático adecuado, que pueda describir el fenómeno¹⁷⁵.

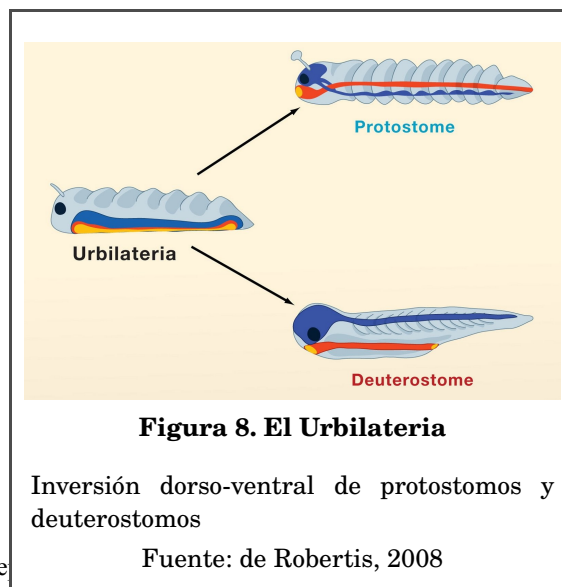
Filos	Características del plan corporal
<i>Arthropoda</i>	invertebrados caracterizados por tener un exoesqueleto, un cuerpo segmentado y apéndices articulados.
<i>Mollusca</i>	invertebrados no segmentados y con simetría bilateral.
<i>Porifera</i>	invertebrados cuyos cuerpos consisten en una matriz gelatinosa emparedada entre dos capas de células.
<i>Cnidaria</i>	al igual que las esponjas y los ctenoforos, los cnidarios tienen dos capas celulares principales que emparedan una capa intermedia gelatinosa, por lo que suelen describirse como diblásticos. No obstante, tanto los cnidarios como los ctenoforos tienen un tipo de músculo que, en animales más complejos, se deriva de la capa intermedia, lo que ha hecho que algunos autores los consideren triblásticos.
<i>Platyhelminthes</i>	invertebrados bilaterales no segmentados de cuerpo blando, sin cavidad corporal ni órganos circulatorios y respiratorios especializados, lo que los convierte en formas aplanadas que permiten que pase oxígeno y nutrientes a través de sus cuerpos por difusión.
<i>Nematoda</i>	gusanos redondos de cuerpo alargado, cilíndrico y no segmentado con simetría bilateral. El extremo anterior del adulto puede tener ganchillos orales, dientes, o placas en la cápsula bucal, que sirven para la unión a tejidos, y pequeñas proyecciones de la superficie corporal (cerdas o papilas) que se creen de naturaleza sensitiva.
<i>Annelida</i>	cuerpos largos cubiertos por una cutícula con segmentos divididos externamente por constricciones anilladas (annuli) e internamente por particiones (septa). La mayoría de segmentos contiene el mismo conjunto de órganos, aunque comparten un intestino, un sistema circulatorio y nervioso que los hace interdependientes.
<i>Echinodermata</i>	deuterostomos marinos y bentónicos caracterizados por un esqueleto interno formado por osículos calcáreos. Poseen simetría pentarradial secundaria (caso único en el reino animal) y un sistema vascular acuífero característico.
<i>Chordata</i>	deuteróstomos, simetría bilateral, cuerpo segmentado, triblásticos y celoma desarrollado (se pierde en algunos grupos). Esta caracterizado por poseer: (1) <i>Notocorda</i> : estructura de sostén (formada por células vacuolizadas) en posición dorsal respecto al tubo digestivo y extendida a lo largo de todo el cuerpo. En algunos grupos persiste durante toda la vida, pero en la mayor parte es reemplazado durante el desarrollo por columna vertebral; (2) <i>Cordón nervioso</i> hueco, tubular y dorsal al tubo digestivo y a partir del cual, en animales más complejos, se desarrolla el encéfalo y la médula espinal; (3) <i>Faringotremia</i> en alguna etapa del desarrollo, sacos o hendiduras a lo largo de la faringe; (4) <i>Endostilo</i> (urocordados y cefalocordados) o glándula tiroidea (vertebrados); (5) <i>Cola postanal</i> en algún momento del desarrollo.

Tabla 2. Principales filos del reino animal y características de su plan corporal (Bauplan)

¹⁷⁵ F. M. Pérez Herranz, "El "giro morfológico": la forma, condición del sentido," *Quaderns de filosofia i ciència*, n.º. 36 (2006): 61-72.

Una de las cuestiones más controvertidas entre los morfólogos ha radicado en el número de tipos básicos o *arquetipos* al que pueden reducirse los planes corporales o *Baupläne*. Como subraya Hervé Le Guyader¹⁷⁶, el contexto general en el que se sitúa el problema general de la organización de los sistemas vivos viene conformado por la clásica dialéctica entre lo discreto y lo continuo, que se concreta en anatomía comparada en dos modos de pensar la diversidad que, aparentemente, se revelan lógicamente irreconciliables. En la morfología pre-evolucionista, esta cuestión enfrentó a la anatomía fisiológica con la morfología pura. Frente a la idea de la escala de los seres y de la unidad de plan, Cuvier apostó por un modelo ‘geográfico’¹⁷⁷, una pluralidad de cuatro planes estructurales de organización independientes e irreductibles (vertebrados, moluscos, articulados y radiados) caracterizados por una economía particular en virtud de las relaciones de su sistema neuromuscular¹⁷⁸. En el extremo opuesto, Geoffroy Saint Hilaire acabó postulando un solo organismo primigenio a partir del cual se derivarían todos los planes de organización. Tras reducir el esqueleto de peces y vertebrados superiores, Geoffroy homologó el exoesqueleto de los articulados al arquetipo vertebrado, así como los órganos internos, arguyendo que también estos mantienen las mismas relaciones (pero invertidas) entre sí: el sistema nervioso es dorsal en los vertebrados y ventral en los artrópodos. Finalmente, Geoffroy conectó cefalópodos y vertebrados, reduciendo la totalidad de las estructuras animales a un solo tipo: si todos los animales poseen los mismos elementos, en el mismo número e idéntica posición relativa, y puesto que la diversidad morfológica resulta de la atrofia cuantitativa de ciertas partes, no existen diferencias cualitativas entre los organismos; de otro modo: no existe más que un animal.

En la anatomía contemporánea, la tensión entre lo discreto y lo continuo todavía persiste entre los morfólogos: por un lado, como vimos arriba, los planes corporales



¹⁷⁶ Le Guyader, “Le conce

¹⁷⁷ B. Balan, *L'Ordre et le temps: l'anatomie comparée et l'histoire des vivants au XIXe siècle* (J. Vrin, 1979), 171.

¹⁷⁸ G. Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée*, 5 vols. (Crochard et cie, 1800).

animales se organizan en un número múltiple aunque limitado de *Baiüplane*; por otro lado, después del ostracismo académico vivido por la idea geoffriana de ‘animalidad’, en los últimos años la hipótesis del ‘arquetipo animal’ ha vuelto a recuperarse en el marco de la biología evolucionista (Cfr. Fig. 9). Robertis y Sasai¹⁷⁹ argumentan que los planes corporales protostomo y deuterostomo pueden, en efecto, transformarse el uno en el otro mediante la inversión del eje dorso-ventral, de modo que las regiones ventral y dorsal se revelan homólogas, permitiendo definir un plan corporal común a todos los Bilateria. Como veremos más adelante, el llamado *Urbi-lateria* se postula como el ancestro común a los filos animales, pero desde la perspectiva de la morfología pura, nos es suficiente con advertir aquí cómo la unidad de plan sólo puede lograrse mediante una transformación discontinua que imposibilita la construcción de una serie gradual que conecte la totalidad de los planes corporales animales.

2.4. El concepto morfológico de tipo y la lógica del morfoespacio

Los teóricos de la Síntesis Moderna no sólo han vetado a la morfología pre-darwinista por considerarla ligada al anti-evolucionismo, sino también a la morfología tal y como fue practicada una vez se asumió el *factum* de la evolución. Tanto la morfología evolucionista de la segunda mitad del siglo XIX como aquella que siguió ejerciéndose en Alemania durante la primera mitad del XX fueron acusadas de protagonizar un retorno al “pensamiento pre-evolucionista”¹⁸⁰ y suele asumirse que, en general, la morfología está necesariamente contaminada de algún tipo de teleología divina¹⁸¹. Dado que el ‘descubrimiento’ de la variación intrapoblacional se considera la gran conquista teórica del darwinismo, muchos autores han localizado en la preocupación por la ‘unidad de plan’ el factor responsable de la ausencia de las disciplinas morfológicas en la constitución de la Síntesis Moderna; empeñada en las semejanzas —dice Coleman— la morfología fue incapaz de conectar el ‘universo morfológico’ con los mecanismos genéticos responsables de su generación¹⁸². El énfasis en la singularidad individual característico del pensamiento poblacional se presenta, así, como el único motor capaz de promover un evolucionismo legítimo.

Sin embargo, desde nuestra perspectiva, el problema no reside en que la morfología niegue la variación. La cuestión clave radica en que la definición morfológica de la forma implica una concepción de la semejanza y la diferencia entre las morfológi-

¹⁷⁹ E. M. De Robertis y Y. Sasai, “A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria,” *Nature* 380, n.º. 6569 (1996): 37-40.

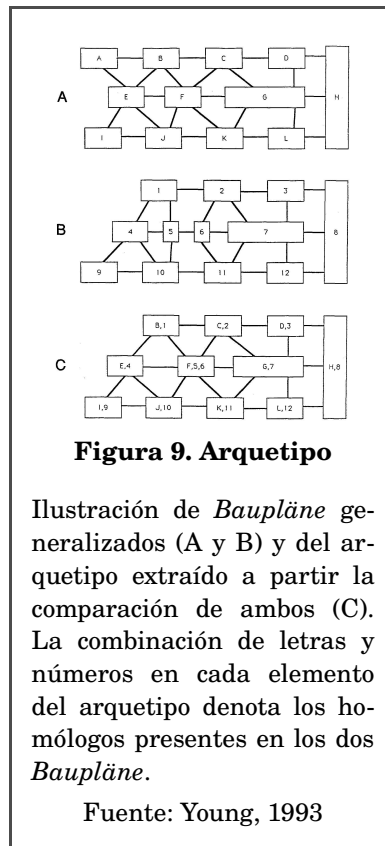
¹⁸⁰ R. Zangerl, “The methods of comparative anatomy and its contribution to the study of evolution,” *Evolution* 2, n.º. 4 (1948): 371.

¹⁸¹ Ghiselin, *El triunfo de Darwin*, 100-101.

¹⁸² W. Coleman, “Morphology in the evolutionary synthesis,” en *The Evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*, ed. E. Mayr y W. B. Provine (Harvard University Press, 1998), 174.

as orgánicas muy distinta a la que se deriva de la definición taxonómica y poblacional de las entidades biológicas.

Como vimos en el primer epígrafe, la concepción taxonómica de los organismos y los taxones como colecciones de rasgos permite que la biología poblacional conciba la variación como variación de rasgos y exija, en el marco del evolucionismo darwinista, que esta sea isotrópica y gradual. Sin embargo, la aplicación de los criterios morfológicos para definir la forma y comprender sus variaciones revela que el morfoespacio está gobernado por una lógica caracterizada por propiedades muy distintas¹⁸³: (i) los fenotipos son *discretos*, es decir, no aparecen distribuidos de un modo uniforme en el espacio fenotípico, sino que tienden a agruparse en grandes ‘temas’ o tipos morfológicos cuya variación es limitada; (ii) cuando aparecen nuevos temas, las transiciones entre ellos *no son aleatorias*.



¹⁸³ G. Oster y P. Alberch, “Evolution and bifurcation of developmental programs,” *Evolution* (1982): 444. Véase también S. J. Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución* (Metatemas, 2004), 1084-1085, 1129-1130.

2.4.1. La unidad de plan: descripción, clasificación y teoría de la forma

El *concepto morfológico de tipo* es el gran instrumento utilizado explícita o implícitamente por la morfología para abordar el problema de la unidad de plan que subyace tanto a las partes como a las totalidades corporales¹⁸⁴. Se trata de una concepción del tipo radicalmente distinta de la noción taxonómica que analizamos en el capítulo anterior, pues juegan roles epistemológicos muy diferentes: por un lado, la morfología no se ocupa meramente de describir la forma, sino que la aborda desde un punto de vista teórico, definiéndola en virtud de ciertas propiedades organizativas¹⁸⁵; por otro lado, mientras el concepto taxonómico está ligado al objetivo de identificar y agrupar taxones mediante el establecimiento de diferencias en las distribuciones de caracteres, a la morfología le interesa la unidad morfológica en sí misma, no subordinada a la identificación de grupos de organismos. Este objetivo epistemológico tiene consecuencias teóricas de radical importancia: en primer lugar—como vimos al examinar la homología serial, el concepto morfológico de tipo no sólo se aplica a la identidad intraespecífica, sino también a las correspondencias intraorgánicas; en segundo lugar, desde la perspectiva de las correspondencias interorgánicas, las relaciones de identidad no se establecen entre los individuos de una especie, sino entre estructuras compartidas por grandes grupos taxonómicos¹⁸⁶. Para la morfología, las especies no son tipos sino manifestaciones o instanciaciones de un tipo morfológico primario, lo cual niega precisamente la individualidad de las especies al afirmar las relaciones entre ellas¹⁸⁷.

Si bien el concepto morfológico de tipo no se introdujo en las ciencias biológicas hasta el siglo XVIII, la idea de tipo puede remontarse a la biología aristotélica. Como vimos arriba, el objetivo de la *Investigación de los animales* no consiste ni en describir ni en clasificar los organismos sino en definir la forma animal. En este contexto, el término *eidos* aparece como la primera formulación de la concepción morfológica de tipo: a diferencia de la noción de especie, definida por las propiedades necesarias y suficientes compartidas por un grupo de organismos, el *eidos* se define como una organización morfológicamente idéntica a partir de la cual pueden derivarse otras formas.

Ya en el siglo XVIII, el concepto de tipo de Buffon ilustra de un modo particularmente evidente la distancia entre la taxonomía y la emergente ciencia de la morfología y se revela de gran interés para nosotros, porque contrasta con la ontología defendida en la misma *Historia Natural* al enfrentarse a la problemática taxonómica: si—como vimos arriba—al abordar el problema de definir las especies Buffon defiende la perspectiva individualista, a la hora de comparar las formas animales, el concepto

¹⁸⁴ Rieppel, “‘Type’ in morphology and phylogeny,” 528.

¹⁸⁵ Rasskin-Gutman y Buscalioni, “Affine transformations as a model of virtual form change for generating morphospaces,” 170.

¹⁸⁶ Russell, *Form and function*, 81.

¹⁸⁷ R. Amundson, “Typology Reconsidered: Two Doctrines on the History of Evolutionary Biology,” *Biology and Philosophy* 13, n.º. 2 (1998): 153-177.

de tipo se utiliza en un sentido muy distinto: la comparación de distintas especies—dice Buffon—permite postular un “diseño primitivo y general” en el que están basadas todas las formas animales¹⁸⁸. En el contexto de la idea de *scala naturae* encontramos también las primeras formulaciones explícitas de la unidad del mundo animal. Tanto Jean-Baptiste René Robinet¹⁸⁹ (1735-1820) como Johann Gottfried von Herder (1744-1803)¹⁹⁰ reconocieron una sola forma animal, un “prototipo” con respecto al cual todas las diferencias se revelan variaciones o metamorfosis y que se manifiesta con una claridad creciente en una serie ascendente de formas.

Si en las formulaciones del tipo previas a la constitución de la morfología como disciplina la contraposición entre la metodología taxonómica y la morfológica sólo puede establecerse a posteriori, en la morfología idealista el tipo se plantea explícitamente como un instrumento que sirve a objetivos muy distintos de los que guían la praxis de la historia natural y la taxonomía. La nueva anatomía se presenta como una ciencia general y filosófica que, al remontarse a los principios, permite sustituir la anatomía humana como sistema de referencia por la idea de un plan morfológico común a un amplio grupo de animales y distinguir la morfología tanto de la historia natural descriptiva como de la clasificación de la forma¹⁹¹. Frente a la preocupación dieciochesca por la descripción y la clasificación de la diversidad, la morfología se propuso identificar la unidad de los planes de organización animal. Geoffroy planteó la distancia entre la taxonomía y la morfología como una disyuntiva filosófica irreconciliable: mientras para Cuvier la clasificación es “toda la ciencia”, para Geoffroy no es “ni la parte más importante ni la más elevada”¹⁹². Y es que las nociones taxonómica y morfológica de tipo sirvieron a fines epistemológicos muy diferentes: el concepto taxonómico de tipo fue una herramienta muy útil en taxonomía para la estandarización de la nomenclatura y la clasificación¹⁹³; a lo largo de los siglos XVIII y XIX, el concepto morfológico de tipo fue un principio organizativo para la anatomía comparada, en el sentido de que permitiría llevarla más allá del estadio descriptivo hacia

¹⁸⁸ Buffon y Daubenton, *Histoire naturelle*, T. IV, 379.

¹⁸⁹ J. B. Robinet, *Vue philosophique de la gradation naturelle des formes de l'être, ou Les essais de la nature qui apprend a faire l'homme* (Chez E. van Harrevelt, 1768).

¹⁹⁰ J. G. Herder, *Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit* (Vol. I, 1784)

¹⁹¹ Es en el marco del mecanicismo cuando la voluntad de comprender la lógica de la forma empieza a vislumbrarse. Así, Claude Perrault (1613-1688) distingue dos grandes enfoques en las ciencias naturales: el método *histórico* describe la infinita diversidad de los seres vivos y de sus modos de vida; el método *filosófico*, por el que se decanta, pretende determinar “por el razonamiento, las causas y las razones ocultas de todas estas particularidades”. El método filosófico, del que Lamarck y Geoffroy se reclamarán herederos, será el punto de partida de la anatomía comparada moderna.

¹⁹² No obstante, el vínculo entre la clasificación y la morfología funcional es muy laxo, como demuestra una contradicción fundamental en la obra de Cuvier: cuando establece los cuatro planes básicos de organización utiliza el concepto morfológico de tipo, pero en escalas taxonómicas más finas recupera el concepto clasificatorio. Cfr. Farber, “The type-concept in zoology during the first half of the nineteenth century,” 102.

¹⁹³ L. Hammen, “Type-concept, higher classification and evolution,” *Acta Biotheoretica* 30, n.º. 1 (1981): 14.

una comprensión de las leyes naturales que regulan la forma orgánica¹⁹⁴. El carácter abstracto y trascendente de la idea de organización hace que la búsqueda de ‘leyes racionales’ (es decir, las relaciones que revelan las leyes generales de la organización) se presente como una actividad superior al ‘empirismo’ de la historia natural o la zoología, dedicadas a “observar, describir y clasificar”¹⁹⁵ las especies a partir del estudio de sus diferencias.

La morfología contemporánea ha vuelto a subrayar la necesidad de investigar la identidad morfológica frente al énfasis en las diferencias enarbolado por la biología poblacional y la cladística. El renovado interés por los planes corporales y la homología vuelve a revelar la distancia entre los objetivos epistemológicos de la taxonomía, preocupada por las diferencias que permiten demarcar a los taxones, y la preocupación morfológica por la unidad de plan. La formalización matemática de la idea de tipo persigue el mismo objetivo; como señaló D’Arcy Thompson, “[d]espués de todo, la virtud de las matemáticas es [...] mantener el tipo en mente e ignorar el caso particular con todos sus accidentes”¹⁹⁶.

La naturaleza no descriptiva del concepto morfológico de tipo se reconoce también en la morfología teórica contemporánea. El tipo—dice Thompson—es ‘inaprensible’: al comparar las morfologías y “reconocer en una forma una permutación definida de otra” lo hacemos “completamente al margen de una comprensión precisa y adecuada del ‘tipo’ original o estándar de la comparación”¹⁹⁷. La concepción de la forma como estructura refleja también la naturaleza no fenoménica del tipo; como señala Benson, “filosóficamente, la forma no tiene realidad”, pues “[s]e especifica como el conjunto de condiciones abstractas que permiten al contorno existir”¹⁹⁸.

2.4.2. Relaciones y transformaciones

En el epígrafe anterior hemos delimitado el concepto morfológico de tipo contraponiéndolo tanto al interés taxonómico por las diferencias que permiten clasificar a los organismos como a la exploración descriptiva de la diversidad característica de la historia natural. Ahora bien: la morfología no sólo se ocupa de las identidades entre las formas, sino que, desde sus orígenes, ha concebido la unidad de tipo como una ‘unidad en la diversidad’. En palabras de Vicq d’Ayr:

la naturaleza [...] parece haber impreso en todos los seres dos caracteres de ningún modo contradictorios: el de la constancia del tipo y el de la variabilidad

¹⁹⁴ Farber, “The type-concept in zoology during the first half of the nineteenth century.”

¹⁹⁵ Balan, *L'Ordre et le temps*, 170-171.

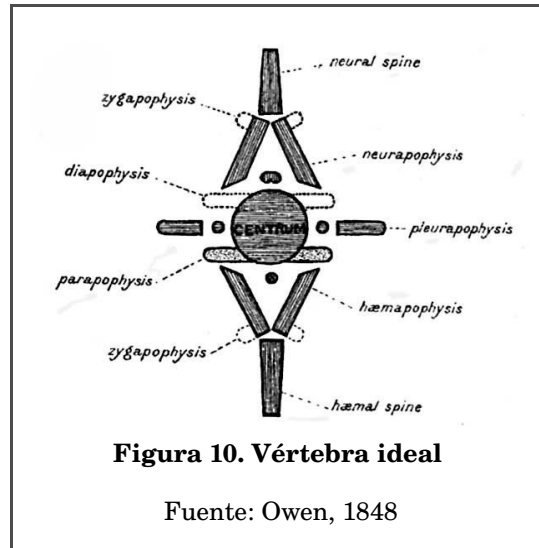
¹⁹⁶ Thompson, *On growth and form*, 1032.

¹⁹⁷ *Ibid.*

¹⁹⁸ R. H. Benson, “Deformation, Da Vinci's concept of form, and the analysis of events in evolutionary history,” *Palaeontology, Essential of Historical Geology* (1982): 241–77. Cit. en Rasskin-Gutman and Buscalioni, “Affine transformations as a model of virtual form change for generating morphospaces.”

en las modificaciones de este último¹⁹⁹.

La investigación morfológica del tipo implica, por definición, la comprensión de sus transformaciones, de modo que la identidad y la variación morfológicas se reve-



lan indisociables. La exigencia metodológica de la morfología a la hora de caracterizar la diversidad dentro del tipo, el criterio esencial que han de cumplir las partes y los planes corporales homólogos, es la invarianza con respecto a ciertas transformaciones. La vinculación entre las relaciones y las transformaciones morfológicas es, de hecho, el objetivo que define a la morfología desde su fundación: “establecer las reglas de transformación mediante las cuales la naturaleza puede producir las formas más variadas mediante la modificación de un solo órgano”²⁰⁰. Por eso el estatus atemporal que la morfología pura atribuye a los tipos no implica, en absoluto, la inmutabilidad de las especies, pues su investigación conlleva el estudio de sus transformaciones²⁰¹. La forma, por tanto, sólo puede concebirse a través de la transformación lógica de un elemento trascendental. De ahí que en la morfología goethiana, los conceptos de tipo y metamorfosis que articulan tanto la teoría de la metamorfosis de las plantas como la del arquetipo vertebrado sean indisociables: el concepto de tipo implica una identidad morfológica que se mantiene a través de todas las modificaciones estructurales (‘metamorfosis’) que lo ocultan, pero del que dependen sistemáticamente. El ‘arquetipo anatómico’ se define como “un esquema general que contiene

¹⁹⁹ F. Vicq-d'Azyr, *Oeuvres*, vol. 4 (Paris: Duprat-Duverger, de l'Impr. de Baudouin, 1805), 516, <http://www.archive.org/details/oeuvresdevicqdaz04vicq>.

²⁰⁰ Goethe, *Metamorphosis of plants*, § 3. En J. W. von Goethe, *Scientific Studies*, ed. D. Miller, vol. 12, *The Collected Works* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 1995), 76.

²⁰¹ Amundson, *The Changing Role of the Embryo*.

todas las formas de los animales en potencia, y que nos guiará hacia una descripción ordenada de cada animal”²⁰².

Las concepciones del tipo de Geoffroy y Owen capturan de modos distintos la misma idea. Para Geoffroy, el tipo está compuesto por las partes que en diversas especies han alcanzado un mayor desarrollo, de modo que al mostrar todas sus potencialidades realizadas, ofrece el esquema de las transformaciones posibles de cada órgano²⁰³. También Owen define el arquetipo como la unidad sobre la cual la ley de la forma (la metamorfosis) opera, pero para representarlo opta por la estrategia contraria a la de Geoffroy. A pesar de que muchos autores lo han presentado como la ilustración paradigmática del ‘platonismo’ supuestamente característico de la morfología idealista, el arquetipo vertebrado no es más perfecto que las formas que lo instancian, sino todo lo contrario: está conformado por los elementos morfológicos en su estado más primitivo (cuatro unidades elementales articuladas alrededor de un espacio central), partes muy sencillas y similares entre sí cuyos derivados se obtienen añadiéndoles complejidad (Cfr. Fig. 10). La vértebra oweniana es ideal porque se define de un modo lo suficientemente abstracto (un segmento de una serie cuya esencia se limita a la unidad de su composición, es decir, al número y la posición de los elementos que la conforman) que le permite integrar la variedad en la forma y el tamaño de las vértebras reales, modificaciones o metamorfosis de la vértebra ideal debidas a las distintas funciones que desempeñan tanto a lo largo del eje corporal como en distintas especies²⁰⁴.

El concepto morfológico de tipo implica, en suma, la variedad de sus manifestaciones. Reformulando la distinción de Charles Sanders Peirce (1839-1914) entre *type* y *token* en el campo biológico, la pertenencia de una parte a un homólogo o de un organismo a un plan corporal “no se define por propiedades distintivas, sino por conformidad con un modelo”. Los tipos son plásticos y cualitativos, y sus variantes individualizadas se determinan por la conformidad con su tipo. Es este esquema lógico morfológico el que permite unificar en la morfología lo genérico y lo específico: “Si un tipo puede tener una diversidad abierta de variantes, entonces todas ellas están vinculadas mediante transformaciones”²⁰⁵.

La variación correlativa

²⁰² Goethe, ‘Outline for a general introduction to comparative anatomy commencing with osteology’. En Goethe, *Scientific studies*, 118-119.

²⁰³ Russell, *Form and function*, 56.

²⁰⁴ N. Rupke, *Richard Owen Victorian Naturalist* (New Haven: Yale University Press, 1994); G. Camardi, “Richard Owen, Morphology and Evolution,” *Journal of the History of Biology* 34, n.º. 3 (2001): 481-515. Como ha señalado Rupke, el panteísmo con el que se asoció a la morfología trascendental forzó a Owen a justificar el arquetipo como una idea platónica (en el sentido neoplatónico en el que los tipos se conciben como ideas en la mente del Creador), pero su uso del concepto no permite considerarlo tal.

²⁰⁵ Pérez Herranz, “El “giro morfológico”: la forma, condición del sentido.”

Si la taxonomía y la biología poblacional conciben la variación como el cambio de aquellos rasgos que se utilizan para definir o describir los taxones, en morfología la formalización de las variaciones que suceden en el interior de un tipo ha de tener en cuenta la integridad de la forma. La morfología pura fue ya perfectamente consciente de la distancia entre los modos taxonómico y morfológico de interpretar las correlaciones entre los rasgos. Hasta la fundación de la morfología—dice Geoffroy,

se hacía consistir la zoología en la observación de ciertas partes [...] Sólo se admitían las relaciones necesarias para establecer un buen carácter específico, pues el propósito era introducir en el gran catálogo de los seres los animales recién descubiertos²⁰⁶.

Al contrario, la investigación morfológica de la unidad de plan convierte a la variación de los tipos en variación correlativa.

Aristóteles fue el primer naturalista en postular ‘la ley del equilibrio’ como uno de los grandes principios rectores de las variaciones morfológicas que distinguen las totalidades orgánicas: “siempre la naturaleza frente al exceso de una parte ingenia una ayuda asociada de la parte contraria, para que una equilibre el exceso de la otra”²⁰⁷. Con el fin de investigar las variaciones que tienen lugar en el interior de un tipo, la morfología pura recuperó el principio aristotélico. Goethe fue pionero en expresar con claridad la ley del equilibrio: “ninguna parte puede añadirse sin que algo se sustraiga de otra parte, y viceversa”²⁰⁸. Del mismo modo, para Geoffroy todas las formas animales son, en esencia, la misma forma, cuyo crecimiento desigual está regulado por “la variación recíproca de todas o alguna de sus partes”²⁰⁹. En el marco de la morfología funcional, el principio cuveriano de la subordinación de caracteres, al margen de su interpretación fisiológica, responde a la misma lógica. Michel Foucault, al caracterizar la anatomía de Cuvier, expresó magistralmente la diferencia entre la concepción taxonómica y morfológica de las relaciones entre las partes: si “[l]a historia natural [y la taxonomía] recorre un espacio de variables visibles, simultáneas, concomitantes, sin relación interna de subordinación o de organización”²¹⁰,

Cuvier liberó la subordinación de los caracteres de su función taxonómica, para hacerla entrar, más acá de toda clasificación eventual, en los diversos planes de organización de los seres vivos. El lazo interno que hace depender las estructuras unas de otras no se sitúa ya en el nivel único de las frecuencias, se convierte en el fundamento mismo de las correlaciones²¹¹.

²⁰⁶ Geoffroy Saint-Hilaire, *Philosophie Anatomique*, 2, X11J.

²⁰⁷ Aristóteles, *PA*, 652a30

²⁰⁸ Goethe, *Cotta ed.*, ix, 466. Cit. en Russell, *Form and function*, 49.

²⁰⁹ E. Geoffroy Saint-Hilaire, *Cours de l'histoire naturelle des Mammifères* (1829), Leçon 16, 12. Cit. en Russell, *Form and function*, 73

²¹⁰ Foucault, *Las palabras y las cosas*, 137.

²¹¹ *Ibid.*, 258.

Ahora bien: la integridad morfológica no implica que la correlación de las partes sea simétrica. Como reconociera Cuvier²¹², existen partes, como la médula espinal, cuya transformación implica la variación drástica de las otras partes del cuerpo, pero que permanecen constantes si otras partes varían.

Ante la concepción genética del organismo como un conglomerado de rasgos genéticamente determinados, la concepción del organismo como una unidad infragamentable y la importancia de la correlación de las partes ha vuelto a ponerse de manifiesto en la morfología contemporánea²¹³. Como advirtiera D'Arcy Thompson,

Cuando el morfólogo compara un animal con otro, punto por punto o carácter por carácter, estos son muy a menudo el mero fruto de la disección artificial y el análisis. Más bien, el cuerpo vivo es una totalidad integrada e indivisible donde no podemos encontrar, cuando la buscamos, ninguna línea divisoria estricta incluso entre la cabeza y el cuerpo, el músculo y el tendón, el tendón y el hueso. Los caracteres que hemos diferenciado insisten en integrarse de nuevo, mostrando la reunificación de los aspectos del organismo que sólo nuestro análisis mental había podido particionar²¹⁴.

El diagrama de coordenadas muestra precisamente “la solidaridad integral del organismo”, permitiendo capturar la simplicidad de las correlaciones morfológicas que aparentan ser extremadamente complejas²¹⁵. La morfometría geométrica nace de la voluntad de analizar las formas biológicas de modo que se preserve su integridad, convencida de que sólo a través la geometría del todo, y no del análisis de medidas desconectadas (distancias lineales que atraviesan fronteras anatómicas), podrá responderse a las cuestiones de la morfología, la filogenia y el desarrollo²¹⁶.

Las series morfológicas y los morfoespacios

La morfología ha utilizado dos grandes instrumentos teóricos que permiten visualizar la diversidad inherente al concepto de tipo: las series morfológicas y los morfoespacios.

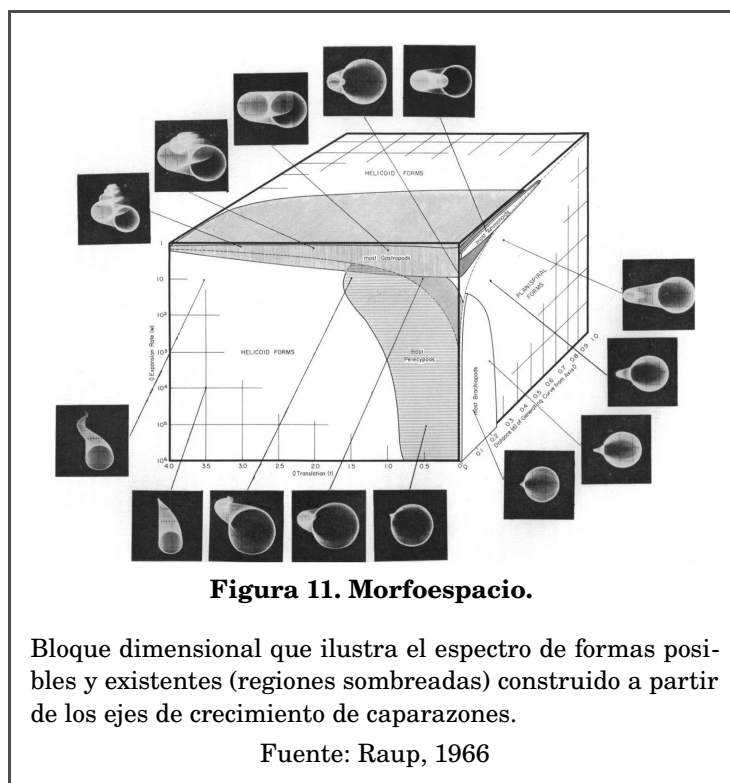
²¹² Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée*, pt. I.

²¹³ Zangerl, “The methods of comparative anatomy,” 372.

²¹⁴ Thompson, *On growth and form*, 1036-1037.

²¹⁵ *Ibid.*

²¹⁶ J. T. Richtsmeier, S. R. Lele, y T. M. I. Cole, “Landmark morphometrics and the analysis of variation,” en *Variation*, ed. B. K. Hall y B. Hallgrímsson, 2005, 50.



La concepción serial de las morfologías se remonta a la idea de *scala naturae*, cuyo origen puede localizarse ya en Platón y Aristóteles²¹⁷, aunque no es hasta finales del siglo XVII cuando, condensada en la fórmula ‘Natura non facit saltus’, alcanza su máxima expresión. Ampliamente desarrollado por Gottfried Wilhelm Leibniz (1646-1716) y asimilado por naturalistas franceses como Lamarck o Charles Bonnet (1720-1793) y, más tarde, por la morfología trascendental alemana, el principio de la continuidad natural implica que toda división entre los objetos naturales es arbitraria: la unidad de plan reside precisamente en la continuidad gradual que conecta a unas formas con otras. En este sentido, la ordenación escalar de la diversidad morfológica topa frontalmente con la concepción geográfica de los planes de organización, donde la linealidad y la continuidad se truncan radicalmente entre las grandes formas, pero también con la idea general de tipo, que, a diferencia de la ordenación lineal de las morfologías, reconoce la identidad en las diferencias sin importar el orden de su disposición.

²¹⁷ La idea de *scala naturae* se remonta al *Timeo* platónico, donde la totalidad del reino animal se deriva de la degradación progresiva del Hombre, concebido como la cima de una jerarquía funcional. Aristóteles avanza en la idea de la distribución escalar de las especies, que aparece en un orden ascendente, inverso al platónico, y donde se concretan ciertas conexiones orgánicas, como los seres intermedios entre plantas y animales. Cfr. Balan, *L'Ordre et le temps*, 41; Arthur O. Lovejoy, *The great chain of being: a study of the history of an idea* (Harvard University Press, 1976).

El diálogo que se establece en la morfología trascendental entre las dos grandes ideas en las que se desdobra la unidad de plan es, pues, complejo²¹⁸, pero el conflicto entre la ordenación geográfica y lineal de la diversidad morfológica no fue, en realidad, tan definitivo: por un lado, el tipo morfológico puede ‘manifestarse’ en una serie de formas gradualmente conectadas; por otro, la representación escalar de la naturaleza fue, más bien, un principio regulativo; incluso los más firmes defensores de la idea de *scala naturae* reconocieron la imposibilidad de una ordenación íntegramente lineal de la diversidad orgánica y admitieron que las relaciones entre los seres vivos estaban plagadas de ramificaciones, lo que hace que proliferen otras metáforas como el mapa, la red o el árbol²¹⁹. El concepto de serie morfológica se demostró especialmente fructífero cuando se aplicó a series de órganos y no tanto a totalidades orgánicas. Y así es como sigue utilizándose en la morfología contemporánea, donde la secuenciación de las transformaciones morfológicas continúa siendo un criterio importante de homología. Zangerl²²⁰ volvió a conectar el concepto de morfotipo con las series morfológicas, y Remane²²¹ incluye explícitamente el criterio de las formas intermedias en el test de homología.

Desde que fueran introducidos por el paleontólogo David M. Raup (1933-)²²², los *morfoespacios* se han convertido en el gran instrumento teórico de la morfología contemporánea. Formalmente, los morfoespacios se definen como “hiperespacios geométricos de n dimensiones producidos al variar sistemáticamente los valores paramétricos de un modelo geométrico de forma”²²³. A su vez, los espacios morfológicos pueden construirse de dos grandes modos: mediante un conjunto de reglas que generan formas (morfoespacios generativos), o mediante variables que representan abstracciones de caracteres (morfoespacios combinatorios). No obstante, aunque el término no se acuñó hasta 1966, la idea de morfoespacio, comprendido como el espacio ocupado por las formas que resultan de la transformación de un tipo, se ha utilizado implícitamente a lo largo de toda la historia de la morfología.

²¹⁸ Balan, *L'Ordre et le temps*, 171; Schmitt, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties*, 90.

²¹⁹ Como señala Balan (*L'Ordre et le temps*, 50), la función regulativa de la idea de la escala de los seres explica precisamente su persistencia; sólo entre sus adversarios (como Cuvier) toma un carácter constitutivo capaz de convertirla en un obstáculo metodológico.

²²⁰ Zangerl, “The methods of comparative anatomy.”

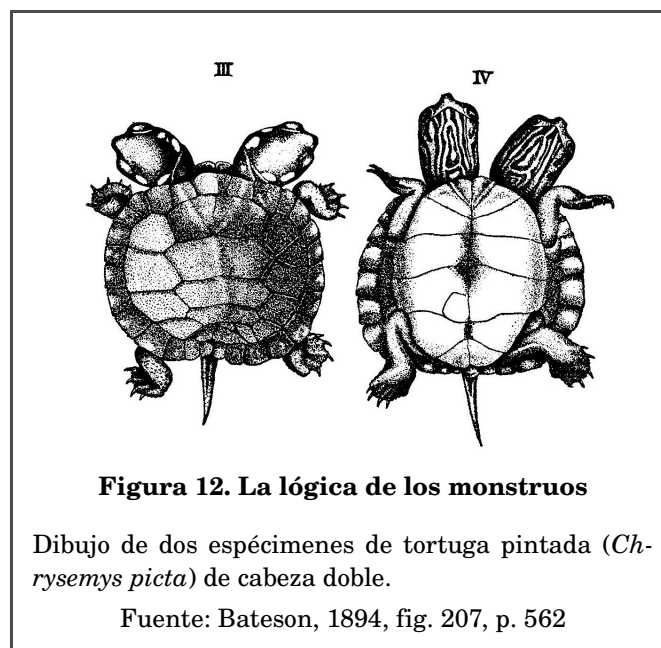
²²¹ A. Remane, *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. (Leipzig, 1956).

²²² G. P. Wagner y L. Altenberg, “Perspective: Complex Adaptations and the Evolution of Evolvability,” *Evolution* 50, n.º. 3 (1996): 967-976; W. Fontana y P. Schuster, “Shaping space: The possible and the attainable in RNA genotype-phenotype mapping,” *Journal of Theoretical Biology* 194, n.º. 4 (1998): 491-515; G. Webster y B. C. Goodwin, *Form and transformation: generative and relational principles in biology* (Cambridge: Cambridge University Press, 1996); S. A. Kauffman, *The origins of order: Self organization and selection in evolution* (Oxford University Press, USA, 1993).

²²³ G. R. McGhee, *The geometry of evolution* (Cambridge University Press, 2007), 2.

La investigación de las transformaciones morfológicas que se derivan de la manipulación de la forma permite dar el salto a la morfología teórica, que trabaja con las formas posibles, un espacio de morfologías mayor que el subconjunto de formas realizadas en la naturaleza. De nuevo, aunque no se estableciera como disciplina hasta los años sesenta, la investigación de lo posible ha fascinado a los morfólogos desde Aristóteles. Tanto la pre-topología aristotélica como la morfología racional decimonónica pueden considerarse morfologías teóricas cualitativas, pues a pesar del carácter cualitativo de las transformaciones aristotélicas y del desprecio explícito de naturalistas como Goethe por el ‘número y la cantidad’, inauguran un programa de investigación dedicado a descubrir las variaciones posibles de las partes morfológicas y su lógica combinatoria, constatando el *factum* esencial revelado por la morfología teórica: la variación es limitada²²⁴.

El problema de lo posible vuelve a poner de manifiesto la distancia radical entre el orden taxonómico y morfológico: por un lado, la voluntad taxonómica de imponer orden a la diversidad existente ignora el universo de lo posible; por otro lado, los elementos que componen una estructura morfológica no pertenecen a una libre combinatoria, como sucede en la formalización lógica o estadística de los taxones como clases de caracteres; el espacio de variedades que se deriva según las reglas y principios de la geometría es, como venimos insistiendo, limitado²²⁵.



²²⁴ Eble, “Morphological modularity and macroevolution.”

²²⁵ Pérez Herranz, “El “giro morfológico”: la forma, condición del sentido.”

2.4.3. Los vacíos morfológicos

Las disciplinas morfológicas no sólo se interesan por la variación que sucede en el interior de los tipos, sino también por los tránsitos entre las distintas regiones densamente pobladas del morfoespacio. Se trata de dos cuestiones intrínsecamente ligadas: el *factum* morfológico por el que las morfologías se encuentran agrupadas en ciertas regiones del morfoespacio implica la existencia de ‘vacíos’ entre ellas y, por lo tanto, de variaciones o transformaciones discontinuas entre los ‘temas’ morfológicos. En este sentido, la concepción morfológica de la variación se opone al *gradualismo*, uno de los componentes del darwinismo que más resistencia encontró entre las disciplinas morfológicas.

En el próximo capítulo comprobaremos cómo desde la publicación del *Origen* muchos paleontólogos insistieron en subrayar la ausencia de formas transitorias en el registro fósil. Sin embargo, la identificación de ‘vacíos morfológicos’ no requiere una visión macroevolutiva del proceso evolutivo; la investigación de la variación intraorgánica e intraespecífica es suficientemente reveladora.

Como reconoció Bateson²²⁶, la variación de las homologías internas ilustra el carácter discontinuo de ciertas variaciones morfológicas. En el caso de las variaciones merísticas (aquellas relacionadas con el número, la división y la repetición de las partes), el cambio en el número y la simetría de las partes no puede describirse por el alejamiento gradual del valor medio de una curva de distribución normal de un carácter; a diferencia del tamaño y la forma, el número de homólogos seriales, por ejemplo, varía en pasos enteros. La *homeosis* representa uno de los fenómenos más extraordinarios de variación discontinua en el interior de las partes de un mismo organismo: en las variaciones homeóticas, uno de los miembros de una serie de partes homólogas (las extremidades artrópodos, por ejemplo) aparece con la apariencia de otro miembro de la serie (patas en el lugar donde normalmente aparecen alas y viceversa).

Las teratologías constituyen la evidencia más clarificadora del carácter discreto del morfoespacio. En la tradición taxonómica, los monstruos son individuos ‘incómodos’ para la clasificación; desde Linneo, los organismos teratológicos, aquellos que no pueden incluirse en ninguna especie, quedan fuera del ámbito de la sistemática. Los morfólogos, sin embargo (desde Aristóteles, pasando por Étienne e Isidore Geoffroy Saint Hilaire hasta Bateson y Pere Alberch^{227 228}), han mostrado una particular fascinación por la ‘lógica de los monstruos’. Cada plan corporal tiene asociado

²²⁶ Bateson, *Materials for the study of variation*.

²²⁷ P. Alberch, “The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution,” *Geobios* 12 (1989): 21–57.

²²⁸ Sobre la obra de Alberch, véase A. Etxeberria y L. Nuño de la Rosa, “A world of opportunity within constraint: Pere Alberch’s early evo-devo,” en *Pere Alberch. The creative trajectory of an evo-devo biologist* (Valencia: Publicacions Universitat de València, 2009), 21–44.

un conjunto de ‘teratologías típicas’ que, agrupadas en ciertas regiones del espacio de lo morfológicamente posible, revelan los principios estructurales que gobiernan la formación de las ‘formas normales’. Así, la constricción geométrica que impone la bilateralidad se demuestra con particular evidencia en las teratologías de los Bilateria; cuando, por ejemplo, encontramos cabezas multiplicadas, hallamos dos pero nunca tres cabezas²²⁹ (Cfr. Fig. 12).

2.5. El estatus ontológico y epistemológico del concepto de tipo

Si simplemente hace girar la rueda, es álgebra; pero si contiene una idea, es topología

LEFSCHETZ

La historiografía sintética ha asumido que la apuesta idealista por la realidad de los tipos implicaba la creencia en ideas ontológicamente previas a los organismos realmente existentes, un patrón eterno con respecto al cual los individuos son copias imperfectas²³⁰. Como vimos al examinar los presupuestos escolásticos de la taxonomía linneana, la concepción de los tipos como ideas en la mente de Dios o de los hombres se remonta, en realidad, al neoplatonismo plotiniano, donde el término ‘Arquetipo’ aparece en el sentido metafísico de Idea: el original (en la mente de Dios) con respecto al cual todas las cosas son copias²³¹. En este sentido, el planteamiento epistemológico del problema de la forma orgánica aparece ya en la escolástica medieval, de modo que puede afirmarse que el célebre ‘giro copernicano’ que se atribuye a Kant no tanto inaugura como imprime un nuevo ciclo a una revolución que ya había sido puesta en marcha por el Cristianismo²³². Con la introducción de la idea de un dios antropomórfico cuyas ideas impone al Mundo, la forma puede hacerse dependiente del entendimiento, sea éste humano o divino, y la polémica sobre la posibilidad de una causalidad final se convierte en la discusión sobre la posibilidad de una ‘inteligencia arquetípica’²³³. El giro epistemológico que, en particular, tiene lugar en el análisis de la forma orgánica queda reflejado en la transformación de la metáfora del arte, donde los términos de la comparación no son ya los de materia y forma sino

²²⁹ Alberch, “The logic of monsters.”

²³⁰ La propia etimología del término ‘tipo’ remite a su acepción platónica: el término tipo se deriva del griego *typos*, que originariamente se refería a un molde, una forma hueca. Cfr. Hammen, “Type-concept, higher classification and evolution.”

²³¹ Ibid.

²³² G. Bueno, “Confrontación de doce tesis características del sistema del Idealismo trascendental con las correspondientes tesis del Materialismo filosófico,” *El Basilisco* 35, Segunda Época (2004): 3-40.

²³³ E. Cassirer, *Kant, vida y doctrina*, 2nd ed. (México D.F.: Fondo de Cultura Económica, 1974), 332-333.

los de sujeto y objeto²³⁴. Así, mientras que en Aristóteles la analogía escultórica se utiliza para ilustrar cómo la explicación de una escultura no puede confinarse al mármol que la compone, la teología metafísica centra la analogía en el sujeto que externamente imprime en la materia la forma de una obra de arte: según Tomás de Aquino (1225-1274), las obras de la naturaleza parecen el producto del diseño divino porque a través de ciertos medios se aspira a la consecución de ciertos fines. Kant lo planteará en los mismos términos: al igual que en los objetos artificiales descubrimos la técnica humana, los productos naturales insinúan una técnica de la naturaleza asociada a una inteligencia arquetípica²³⁵. En la misma línea se manifiestan las explicaciones de la unidad de tipo que precedieron a la morfología idealista. Así, Buffon concluye que “la semejanza oculta” que subyace al diseño de los vertebrados “parece indicar que al crear los animales, el Ser supremo quiso emplear una sola idea y variarla al mismo tiempo de todas las formas posibles”²³⁶. Entre los morfólogos decimonómicos, Louis Agassiz (1807–1873) se ha convertido en el representante más paradigmático del ‘tipologismo creacionista’. En efecto, partiendo de un rechazo radical por el materialismo (físico-químico y seleccionista), Agassiz apeló a la ‘causa primera’ para explicar el orden revelado por todas las disciplinas biológicas: la anatomía y la embriología comparadas, la distribución geográfica, el registro paleontológico y la ecología. La concepción neoplatónica de los tipos morfológicos como ideas en la mente de Dios ha vuelto a reivindicarse recientemente en el marco de la biología molecular para dar cuenta del carácter discreto del morfoespacio ocupado por las formas proteicas²³⁷.

Sin embargo, la concepción neoplatónica de la forma ha sido, en realidad, una posición relativamente rara entre los morfólogos. A pesar de ciertas declaraciones explícitas, las prácticas morfológicas implican una concepción muy distinta del tipo donde la relación entre la percepción y la teoría de la forma se plantea de un modo más próximo a la filosofía aristotélica que al idealismo platónico.

La percepción y el conocimiento han estado siempre ligados en la investigación de la forma. De hecho, la propia etimología indoeuropea del término *eidos* revela el vínculo entre el conocimiento de la idea de Forma y la escala humana de la percepción²³⁸. En la Grecia Clásica, las escuelas platónica y aristotélica plantean la relación entre la percepción y el conocimiento de la forma de modos muy distintos: mientras

²³⁴ L. Nuño de la Rosa y J. L. González Recio, *The role of Art in biological thought* (Madrid: Cersa, 2005).

²³⁵ I. Kant, *Crítica del juicio*, trad. M. G. García Morente, M. (Méjico D.F.: Porrúa, 1973).

²³⁶ Buffon y Daubenton, *Histoire naturelle*, 381.

²³⁷ M. J. Denton, C. J. Marshall, y M. Legge, “The protein folds as platonic forms: new support for the pre-Darwinian conception of evolution by natural law,” *Journal of theoretical biology* 219, n.º. 3 (2002): 325–342; M. Denton y C. Marshall, “Laws of form revisited,” *Nature* 410, n.º. 6827 (2001): 417–417.

²³⁸ El vocablo indoeuropeo de partida *wid/weid* da lugar a los verbos *Fidein*, y *Feidévai*, que se vierten al griego y al latín como ‘ver’ y ‘saber’ respectivamente. Cfr. A. Motte, C. Rutten, y P. Somville, eds., *Philosophie de la forme: Eidos, idea, morphe dans la philosophie grecque des origines à Aristote* (Peeters, 2004).

en la tradición platónica la percepción se presenta como el instrumento del alma²³⁹, en la filosofía aristotélica la visión y el conocimiento están profundamente entrelazados, pues se atribuye a la percepción el poder de juzgar: los objetos se perciben siempre como instanciaciones de términos universales²⁴⁰.

Como ha señalado Marjorie Grene, en gran parte la ciencia moderna rechazó la filosofía de la naturaleza aristotélica precisamente por primar la correlación de hechos brutos, susceptibles de manipulación cuantitativa y control experimental, y no de percepciones, dirigidas a objetos complejos²⁴¹. Como veremos enseguida, Kant legitimó filosóficamente esta concepción de la realidad natural al considerar el método analítico la única aplicación que el juicio determinante puede ejecutar sobre el objeto. La morfología habrá de rebelarse contra la censura epistemológica kantiana para volver a afirmar, desde distintas perspectivas, la ligazón entre el conocimiento y la intuición espacial: “Comprender significa [...], ante todo, geometrizar”²⁴².

2.5.1. La subjetividad de la forma: el tipo como principio regulativo

En la *Crítica de la Razón Pura*, Kant asentó las condiciones epistemológicas de la investigación científica tomando como modelo el mecanicismo newtoniano: el conocimiento científico es obra del Entendimiento, capaz de establecer juicios sintéticos a priori, resultado de la síntesis entre los conceptos puros de la razón y las intuiciones sensibles. Desde la perspectiva crítica, la articulación causal de los fenómenos no se deriva de su objetiva sucesión en el espacio-tiempo, sino que aparece como el único medio del que dispone nuestro entendimiento para objetivar una cadena de percepciones: todo eslabón de la serie de la experiencia necesita, para poder ser comprendido científicamente, de otro que le señale como su ‘causa’ el lugar que le corresponde en el tiempo y el espacio.

Ahora bien: en la segunda parte de la *Crítica del Juicio*²⁴³, dedicada al “Juicio Teleológico”, Kant reconoce que existe una región de la naturaleza que desafía este esquema: los organismos aparentan estar regidos por leyes particulares a las que sólo accedemos por medio de la experiencia y que parecen contradecir la causalidad mecánica, lo que incluye tanto la determinación del todo por sus partes como la causalidad eficiente que rige la sucesión de los fenómenos en el espacio-tiempo²⁴⁴. La teleología, es decir, el principio de estas leyes particulares—dice Kant—se distingue de todas las demás categorías porque, mediante ella, se afirma un nuevo tipo de ‘unidad

²³⁹ Los órganos de los sentidos—dice Platón en el *Teeto*—son “aquello por medio de lo cual” vemos. 184b-186d

²⁴⁰ Crubellier y Pellegrin, *Aristote*, 87-88.

²⁴¹ M. Grene, “Aristotle and modern biology,” *Journal of the History of Ideas* (1972): 417-418.

²⁴² R. Thom, *Parábolas y catástrofes: entrevista sobre matemáticas, ciencia y filosofía* (Barcelona: Tusquets, 1985), 10.

²⁴³ Kant, *KU*, pt. II.

²⁴⁴ Cfr. H. Ginsborg, “Kant's Aesthetics and Teleology,” en *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, ed. E. N. Zalta, 2008.

de lo múltiple' donde el todo aparece como el fundamento de las partes en todas las esferas de lo orgánico: (i) *en la relación entre las partes y las totalidades orgánicas*, donde el todo no es un conglomerado de partes sino su fundamento originario; (ii) *en la relación entre los estadios que atraviesa un organismo a lo largo de su ontogenia*, pues los procesos vitales no se conciben como una mera sucesión de formas causalmente entrelazadas, sino como modalidades de una misma sustancia, un 'sujeto' que permanece a través de todas las transformaciones; (iii) *en las afinidades entre las formas orgánicas*, pues al agrupar bajo los mismos términos partes y organismos distintos se reconoce una suerte de 'afinidad formal' entre ellos que los convierte en manifestaciones (partes) de una unidad morfológica subyacente²⁴⁵.

Planteada esta primera aproximación fenomenológica al conflicto entre las causalidades mecánica y final, la perspectiva crítica se opone a resolverlo en el terreno de la metafísica, el gran error—argumenta Kant—en el que han incurrido todos los sistemas filosóficos que dogmáticamente han pretendido dar cuenta de las formas organizadas. Si intentamos determinar la capacidad del mecanicismo y la teleología para explicar la fenomenología orgánica, es decir, si los convertimos en principios constitutivos de la posibilidad de los objetos mismos, nos topamos con una antinomia irresoluble: afirmaríamos que toda producción de cosas materiales es posible según leyes mecánicas y que, al mismo tiempo, alguna de ellas no lo es.

Convertidos el juicio y el objeto en conceptos correlativos, para Kant el problema de la organización vital sólo puede abordarse desde el punto de vista de la verdad del Juicio²⁴⁶, dictaminando la objetividad o subjetividad de la necesidad que nuestro juicio atribuye a los organismos cuando los juzga como formas ajustadas a un fin. Si no quiere disolverse en el fragmentario y caótico magma fenoménico, el Juicio aspira por definición a “un conocimiento conexo de la experiencia según una general conformidad de la naturaleza a leyes”²⁴⁷. Ahora bien: el ordenamiento de los fenómenos en conceptos y su entrelazamiento en leyes sólo es necesario cuando la Razón se funda en un principio objetivo que el entendimiento prescribe *a priori* a la Naturaleza. Esta es, precisamente, la condición necesaria para poder hablar de conocimiento científico.

En un breve pasaje de la *Crítica del Juicio*, Kant admite que, al menos negativamente, podemos concebir la posibilidad de un *entendimiento intuitivo* diferente al humano²⁴⁸, una facultad distinta e independiente de la sensibilidad que en lugar de ir de las partes al todo, iría de lo sintético-universal a lo particular, es decir, de la intuición del todo a la explicación de las partes. En tal caso, el principio teleológico sí sería constitutivo de los objetos organizados, puesto que la concordancia de las leyes parti-

²⁴⁵ I. Kant, “Sobre el uso de los principios teleológicos en la filosofía,” trad. N. Sánchez Madrid, *Logos. Anales del Seminario de Metafísica* (2004): 7-47.

²⁴⁶ El Juicio se define como “la capacidad de concebir lo especial [los fenómenos] como contenido dentro de lo general [los conceptos]” (Kant, *KU*, Introducción, IV)

²⁴⁷ Kant, *KU*, § 70.

²⁴⁸ *Ibid.*, § 77.

culares con nuestro juicio sería necesaria. La postulación de la posibilidad de un entendimiento intuitivo que permita al juicio determinar los fines naturales permite a Kant recuperar el planteamiento ontológico del problema de la teleología, pues en ese caso sí “[sería] posible considerar el mundo material como mero fenómeno, pensando algo como cosa en sí (que no es fenómeno) que sea su substrato...”²⁴⁹. Ahora bien: como de lo suprasensible no podemos tener más que el concepto indeterminado de un fundamento que posibilita el Juicio de la naturaleza orgánica, es decir, como se trata de un principio *trascendente*, no podemos hacer descansar en él la *explicación* de la posibilidad de los organismos según leyes dadas para el Juicio determinante, sino sólo la *exposición* de dicha posibilidad. Nuestro entendimiento—dice Kant—está “necesitado de imágenes”, y es esa necesidad la que le conduce a suponer un *intellectus archetypus*. La razón no puede pensar en el todo de modo que contenga el fundamento de la posibilidad de su forma y del enlace de las partes, sino sólo en su *representación*. Cuando el Juicio no dispone de una ley dada por el entendimiento y se ve obligado a servirse de sí mismo como principio para buscar una ley que le sirva de hilo conductor, nos encontramos ante el *juicio reflexionante*²⁵⁰. En este caso, no es el todo, sino su imagen, la que actúa como causa, es decir, el fin no se refiere a una entidad sino a cómo nos orientamos en su representación; es un principio reflexionante, porque no opera en la determinación del objeto; simplemente nos guía, ayudándonos a pensar los objetos organizados, de modo que el orden que impone sobre la multiplicidad empírica no es objetivo ni necesario, sino subjetivo y contingente.

Si en lugar de afirmar que todo suceso natural responde a la causalidad mecánica, sostenemos que *debe* ser investigado atendiendo a ella, la antinomia entre mecanicismo y teleología se diluye, pues con ello no estaremos negando que en el fondo incognoscible de la naturaleza, las causalidades mecánica y final estén conectadas en un solo principio, sino que su objetividad es indemostrable para nuestro entendimiento. De este modo, podemos juzgar coherentemente la naturaleza según dos tipos de principios: aquello que es necesario como objeto de los sentidos lo consideramos según leyes mecánicas, mientras que aquello que lo es como objeto de la razón lo pensaremos según leyes teleológicas.

La legitimidad epistemológica de la investigación teleológica de la forma queda, pues, descartada, aunque el carácter subjetivo del principio teleológico no impide a Kant reconocerle una función radical en la investigación científica; una función regulativa que no se opone a la explicación causal, “sino que la prepara, señalándole los fenómenos y los problemas sobre los que ha de proyectarse”, generando las unidades que habrán de enlazarse mecánicamente. Queda así justificada la necesidad de que el Juicio reflexionante, en su legítima búsqueda de la regularidad natural, subordine al juicio determinante (los medios a los fines)²⁵¹ y trame en la praxis de la observación empírica el ‘hilo conductor’ que, orientado por la finalidad, entreteja las formas en

²⁴⁹ Ibid.

²⁵⁰ Ibid., § 70.

²⁵¹ Ibid., § 78.

las que se nos presentan los seres organizados. Desde una perspectiva metafísica, el concepto de fin sigue siendo aquel *asylum ignorantiae* del que hablaba Spinoza (1632-1677), pero metodológicamente se convierte en el medio para un conocimiento cada vez más exhaustivo de los engarces estructurales de la naturaleza orgánica²⁵².

La poderosa influencia ejercida por la filosofía kantiana se bifurca durante el Romanticismo en dos direcciones²⁵³ que encuentran su traducción más preclara en las dos grandes líneas en las que se dividirá la interpretación del problema de la ‘unidad en la diversidad’: por un lado, en la breve exploración de la posibilidad de un entendimiento intuitivo capaz de aprehender la unidad en la multiplicidad germinará el movimiento entero de la morfología trascendental²⁵⁴ que—inspirado en el idealismo postkantiano de Fichte (1762-1814), Schelling (1775-1854) y Hegel (1770-1831)—tratará de reducir la diversidad orgánica a un número limitado de tipos morfológicos; por otro, la historia de la naturaleza legitimada por la *Crítica* y consolidada por el neokantismo de Fries (1773-1843) y Apelt (1812-1859) en el entorno germano, y de Herschel (1792-1871) y Whewell en el mundo anglosajón, se convierte en seña filosófica de la teoría celular y de la teoría darwinista de la evolución. Las posibilidades epistemológicas exploradas en la *Crítica del Juicio* determinarán, de hecho, la reflexión epistemológica en torno a la aprehensión de la forma orgánica que ha tenido lugar hasta ahora: la asociación de la investigación morfológica a la imaginación y la concepción de la idea de tipo como un concepto regulativo, por un lado, y la reivindicación de la posibilidad de intuir la unidad en la multiplicidad morfológica, por otro.

La interpretación epistemológica de la forma ha encontrado un renovado interés en la biología y la filosofía de la biología actual. Paralelamente, en los últimos años, diversos historiadores y filósofos de la biología han tratado de salvar el concepto de tipo de ciertas figuras clave de la morfología trascendental interpretándolo como un principio regulativo. Philippe Huneman ha argumentado que el carácter abstracto del concepto geoffriano de tipo permite que el principio de las conexiones pueda interpretarse como un principio cognitivo²⁵⁵. Giovanni Camardi había ofrecido una interpretación similar del arquetipo oweniano. Según Camardi, cuando Owen define el “tipo ideal” como un “artificio”, imprescindible “para todos aquellos que se comprometen a hacer inteligible la ‘unidad en la variedad’ que impregna cualquier grupo de organismos”²⁵⁶, el término ‘artificio’ evidencia que los arquetipos no son esencias, sino construcciones teóricas o modelos contrafácticos²⁵⁷ necesarios para representar

²⁵² Cassirer, *Kant, vida y doctrina*, 400-402.

²⁵³ A. Albarracín, *La teoría celular, historia de un paradigma* (Alianza Universidad, 1983), 39.

²⁵⁴ Cassirer, *Kant, vida y doctrina*, 410.

²⁵⁵ P. Huneman, “Naturalising purpose: From comparative anatomy to the ‘adventure of reason’,” *Studies in History and Philosophy of Biol & Biomed Sci* 37, n.º. 4 (2006): 649-674.

²⁵⁶ R. Owen, 1866-68. *On the Anatomy of Vertebrates*, 3 Vols. London: Longmans Green, 788-789.

²⁵⁷ Camardi, “Richard Owen, Morphology and Evolution.”

las partes comunes que subyacen a la extrema variabilidad de las estructuras orgánicas.

En efecto, tanto Goethe como Geoffroy y Owen reconocieron que los arquetipos eran ‘artificios’ en el sentido kantiano, es decir, principios regulativos que permiten al naturalista localizar las semejanzas ocultas entre las formas orgánicas. De hecho, a lo largo de la segunda mitad del siglo XIX, los morfólogos se decantaron por la interpretación epistemológica del concepto de tipo, adoptando una actitud crítica relativamente generalizada hacia la concepción idealista del tipo²⁵⁸. El propio Carus, antaño máximo exponente del trascendentalismo alemán, negó que el esquema del arquetipo vertebrado pudiera interpretarse como una realidad subyacente a la multiplicidad fenoménica y lo describió como una ayuda metodológica. En la misma línea, Thomas Henry Huxley (1825-1895), tras proponerse reducir la complejidad de las formas de *Gastropoda* y *Cephalopoda* a un solo tipo, niega explícitamente que este pueda identificarse con “ninguna ‘idea’, imaginaria o real, a partir de la cual se moldeen las formas animales”; el arquetipo—concluye—hace referencia a

la concepción de una forma que encarna las proposiciones más generales que pueden afirmarse con respecto al *Cephalous Mollusca*, manteniendo con ellas una relación como la del diagrama con el teorema geométrico, y, como ella, a la vez imaginaria y real²⁵⁹.

Ahora bien: la reconocida ‘artificiosidad’ de los tipos no implica su inexistencia. Como argumentaremos en el próximo epígrafe, si distinguimos entre la idea de tipo y su representación, la artificiosidad de los tipos no implica su inexistencia.

2.5.2. La objetividad de la forma: el tipo como principio generativo o como principio abstracto

El reconocimiento kantiano de un sustrato ontológico inaprensible a la investigación analítica y la postulación hipotética de un entendimiento intuitivo demostrarán una fertilidad que impregnará gran parte de la cultura espiritual del siglo XIX y anuncia el tipo de aproximación conceptual que, en nuestro siglo, está dando paso a “una nueva ontología, esta vez no mecanicista, como en Newton, sino morfologista”²⁶⁰.

Geoffroy defiende que su método está basado en una inducción que luego se erige en principio y se impone a los hechos y “lleva a reproducir como un hecho adquirido a posteriori, la idea a priori, la idea madre y fundamental de la filosofía de Leibniz [...] *la variedad en la unidad*”. Esta idea no se interpreta, de ningún modo, como un principio cognitivo; la unidad de composición orgánica se describe como la “mani-

²⁵⁸ Russell, *Form and Function*, 204

²⁵⁹ T. Huxley, “On the Morphology of the Cephalous Mollusca,” *Phil. Trans.*, 1853, *Sci. Memoirs*, i., pp. 152-92. Cit. en Russell, *Form and Function*, 204.

²⁶⁰ Pérez Herranz, F. M., *Árthra Hê Péphiken. Las articulaciones naturales de la Filosofía* (Alicante: Publicaciones de la Universidad de Alicante, 1998), 184.

festación más elevada de la esencia de las cosas”²⁶¹. Es también el caso de Cuvier, quien, en sus *Lecciones de anatomía comparada*, aspira a que la comparación de todas las especies permitirá al anatomista “levantar el velo misterioso que cubre la esencia”²⁶².

No obstante, fue en el marco de la filosofía natural alemana donde se llevó a cabo una investigación más rigurosa de la epistemología de la forma, abonando el suelo filosófico en el que arraigan las investigaciones morfológicas de la *Naturphilosophie*. Para la filosofía natural romántica, el único modo de recuperar la cognoscibilidad del noúmeno y devolverle a la forma la entidad ontológica perdida consiste en ‘rehumanizar’ la intuición y disolver así las antinomias kantianas entre sujeto y objeto, fenómeno y esencia. Goethe fue, sin duda, el autor que llevó a cabo una batalla más decidida a favor de la cognoscibilidad de los tipos morfológicos. Enfrentándose a la disociación kantiana entre fenómeno y teoría, la filosofía goethiana se opone a la metodología de la física en sus dos frentes nucleares: la hipótesis teórica y el experimento, interpretados como un doble yugo al que el científico somete a la Naturaleza. El método hipotético-deductivo presume que la mente humana opera en una esfera separada de los fenómenos, concebidos como la prueba empírica que ha de confirmar o refutar un modelo teórico. De ahí que Goethe se oponga a la defensa newtoniana del *experimentum crucis*: el experimento único, aislado de otros experimentos, carece de valor y nunca debería considerarse prueba de una hipótesis, pues simplemente crea las condiciones en las que se producen ciertos fenómenos. Si el método científico se limita a trasladar al laboratorio el análisis matemático, el objeto investigado sólo revelará su aspecto cuantitativo. El método analítico legitimado por la mecánica clásica es, por tanto, incapaz de ofrecer una visión completa de la Naturaleza, porque su dimensión cualitativa, objeto de la morfología, no es susceptible de medición. La forma orgánica no es el resultado aditivo de sus partes, como pretende el reduccionismo físico-químico, ni un conjunto de caracteres, como pretende la taxonomía, sino una totalidad indivisible que requiere una aproximación holista. La anterioridad ontológica del todo con respecto a las partes se traduce en la prioridad epistemológica de la razón (intuitiva y sintética) frente al entendimiento analítico.

El “delicado empirismo” de Goethe propone dirigir una serie de experimentos en los que un conjunto de fenómenos, contemplados desde varias perspectivas y manifestándose en distintas condiciones, nos revelen el ‘fenómeno primigenio’, una idea, una coherencia interna a la multiplicidad fenoménica que es aprehendida por la intuición²⁶³. Esta (y no la explicación del fenómeno en base a una teoría) es la experiencia más elevada a la que—según la filosofía goethiana—puede aspirar el naturalista. En este sentido, la propia percepción ha de sufrir una transformación que le permita ‘ver’ las formas que para Kant sólo eran ‘representaciones’ de un intelecto necesitado de imágenes. Es necesario emplear la percepción intuitiva para aprehender a través

²⁶¹ Geoffroy Saint-Hilaire, *Philosophie Anatomique*, 2, XXXIV.

²⁶² Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée*, xxxii.

²⁶³ J. W. von Goethe, *Goethe y la ciencia*, ed. J. Naydler (Siruela, 2002), cap. 6.9, 7.9.

de lo cristalizado, de las *Gestalten* perceptibles, los principios formativos subyacentes²⁶⁴. El morfólogo necesita emplear una imaginación no sólo *recreativa* (limitada a “repetir los objetos”), sino también *productiva* (“al animar, desarrollar, extender, transformar los objetos”) y *perceptiva* (“que aprehende identidades y semejanzas”)²⁶⁵.

Legitimada la intuición, que, contrariamente al entendimiento discursivo, es capaz de ir de la aprehensión del todo a la explicación de las partes, la filosofía natural pudo salvar la entidad ontológica de la forma, volviendo a articular la dimensión fenoménica y esencial de la Naturaleza. El noumeno no es ya un sustrato oculto más allá de los fenómenos, sino que se manifiesta en ellos mismos: a través de la observación de las estructuras y procesos, es posible alcanzar una percepción más íntima del principio formativo del que éstos no son más que manifestaciones.

En el marco de la teoría goethiana de la forma, el tipo y la metamorfosis son conceptos ideales, sin realidad temporal, que, sin embargo, permiten describir morfologías y transformaciones reales. La metamorfosis es una transformación ideal y, por tanto, adireccional donde no importa la secuencia real de eventos. De este modo, la morfología trascendental hace posible la investigación de la unidad de plan porque no es necesario el mismo tipo de evidencia empírica exigido por la embriología: la generación de una u otra forma no tiene porqué haber sido observada, pues la producción de tipos a partir de un arquetipo trascendental no es un proceso físico, al igual que los homeomorfismos que nos permiten relacionar topológicamente dos figuras, aunque no se hayan utilizado para producirlas²⁶⁶.

A lo largo del siglo XX, los morfólogos han vuelto a defender, desde distintas perspectivas, la legitimidad epistemológica de la investigación teórica de la forma orgánica, rebelándose contra la concepción neodarwinista de la morfología.

Por un lado, ciertos biólogos y filósofos de la naturaleza han recuperado la distinción trascendental entre el método analítico y el método morfológico. En un retorno explícito a la teoría goethiana del conocimiento, Adolf Naef (1883-1949)²⁶⁷, Agnes Arber (1879-1960)²⁶⁸ y, más recientemente, Ronald Brady o Malte Ebach^{269 270} han reivindicado la capacidad de la intuición para aprehender la multiplicidad de las formas, comprendida como un ‘desarrollo’ ideal del tipo o, de otro modo, como una transformación reglada de entidades trascendentales.

²⁶⁴ Naydler, “Notas,” 3.1, pp. 84-85.

²⁶⁵ von Goethe, *Goethe y la ciencia*, cap. 9.7.

²⁶⁶ Huneman, “Naturalising purpose,” 666.

²⁶⁷ A. Naef, *Idealistic Morphology and Phylogeny* (1919)

²⁶⁸ A. B. Arber, *The natural philosophy of plant form* (University Press, 1950).

²⁶⁹ M. C. Ebach, “Die Anschauung und the archetype: the role of Goethe’s delicate empiricism in comparative biology,” *Janus Head* 8 (2005): 254-270.

²⁷⁰ R. Classen-Bockhoff, “Plant Morphology: The Historic Concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber,” *Ann Bot* 88, n.º. 6 (2001): 1155.

Por otro lado, a partir de finales de los cuarenta, voces procedentes de diversas disciplinas morfológicas—Rainer Zangerl (1912-2004) en paleontología, Remane en sistemática, Woodger en embriología y biología teórica—se alzaron contra la visión neodarwinista de la morfología, reivindicando el arraigo empírico de las generalizaciones estructurales. En el marco del empirismo lógico, Zangerl y Woodger defendieron el carácter empírico de las relaciones morfológicas y la relevancia de la observación: los conceptos morfológicos son generalizaciones factuales derivadas de relaciones estructurales que pueden ser verificadas por cualquier observador²⁷¹. Desde esta perspectiva, tanto el método experimental como el morfológico permiten obtener datos que después han de ser interpretados²⁷².

En este contexto, es especialmente reseñable el trabajo filosófico de Woodger en torno a la definición de la propia idea de ‘dato’ y sus consecuencias para la conceptualización de los ‘objetos’ morfológicos. Según Woodger, los hechos no son cosas sino complejos construidos a partir de las propiedades y relaciones de los objetos. Esta posición general permite concebir la morfología como una ciencia de relaciones, pues el método morfológico consiste precisamente en el establecimiento de posiciones relativas y conexiones entre las partes. En este sentido, tanto los organismos como sus partes se definen como sistemas compuestos de partes jerárquicamente organizadas donde no importa su fundamento material, sino las relaciones entre ellas²⁷³.

La morfología teórica, a través de la caracterización topológica del espacio morfológico, permite superar las resistencias de Kant sobre la imposibilidad de matematizar las morfologías, incorporando los componentes intuitivos de las matemáticas frente a los formalismos de la lógica. Y es que—como advierte René Thom y, con él, los filósofos que han denunciado la fundamentación lógica de la filosofía para reivindicar un ‘giro morfológico’,

Frente a la lógica, la topología posee una característica antiformalista: las funciones con las que trabajaba son representables a la intuición, lo que las hace conectar con el planteamiento kantiano de los esquemas transcendentales de la imaginación²⁷⁴.

Las consecuencias ontológicas que se derivan de las distintas configuraciones del mundo que nos ofrecen la lógica y la morfología se demuestra con particular evidencia en las ciencias biológicas: frente a la ontología darwinista, que al no permitir lugar alguno para los tipos o las clases naturales, nos devuelve la imagen de un mundo atomizado en “individuos desnaturalizados”²⁷⁵, la forma se convierte, en la ontología morfologista, en condición de sentido de las entidades biológicas²⁷⁶.

²⁷¹ Rieppel, “‘Type’ in morphology and phylogeny.”

²⁷² Zangerl, “The methods of comparative anatomy,” 352.

²⁷³ Woodger, “On biological transformations.”

²⁷⁴ Pérez Herranz, “El ‘giro morfológico’: la forma, condición del sentido.”

²⁷⁵ Rieppel, “‘Type’ in morphology and phylogeny.”

²⁷⁶ Pérez Herranz, “El ‘giro morfológico’: la forma, condición del sentido.”

Tipos y figuras

Desde la perspectiva de la morfología pura, el tipo se define como un patrón geométrico abstracto, un concepto lógico que sólo existe instanciado en las formas que habitan la naturaleza y que, sin embargo, permite comprender la lógica que gobierna la multiplicidad morfológica e imaginar las formas que pueden poblar el morfoespacio. Esta idea puede representarse mediante ilustraciones, pero la representación del tipo no es el tipo. Como subrayara Farber, el concepto de tipo característico de la anatomía comparada tiene un carácter abstracto y suele representarse por un diagrama o una fórmula²⁷⁷. Es el caso del arquetipo vegetal de Goethe: el arquetipo se concibe como un patrón generativo que contiene todas sus potencialidades, mientras el modelo es una representación visual de este patrón. Así sucede también con las nociones de arquetipo manejadas en la morfología contemporánea. Tanto Young como Hammen, por ejemplo, defienden el carácter abstracto de la noción de arquetipo, que en ambos casos se representa mediante diagramas (Cfr. Fig. 8)²⁷⁸. No obstante, la distinción entre el tipo y su representación se demuestra especialmente evidente cuando el tipo se identifica con una fórmula, como en el caso de los *morfoespacios generativos* de la morfología teórica contemporánea, donde el tipo equivale a las ecuaciones que lo generan: dado que el valor de las variables puede ser cualquiera, el tipo en sí mismo no es gráficamente representable.

En definitiva: para comprender el estatus ontológico y epistemológico del concepto morfológico de tipo es indispensable distinguir entre el *estatus ontológico* del concepto de tipo que, estrictamente, no puede ser representada, y su *representación* que, en efecto, ha de interpretarse epistemológicamente como una ayuda metodológica.

A lo largo de este epígrafe hemos comprobado cómo el concepto morfológico de tipo rara vez se ha concebido como una idea platónica. La formulación de la idea de tipo como un principio regulativo, abstracto o generativo es perfectamente compatible con el reconocimiento de la variación y, como veremos en el próximo capítulo, de la dimensión temporal de las formas. Ahora bien: al margen de la interpretación de su estatus epistemológico y ontológico, la dimensión morfológica de la organización vital es lógicamente separable de su constitución material, su función y su génesis embriológica e histórica, y puede, por tanto, estudiarse con diferentes propósitos y aprehenderse con distintas herramientas²⁷⁹. La caracterización de la forma y el desvelamiento de la causalidad que la gobierna son estadios epistemológicos conceptual e históricamente dissociables. De aquí que, en el caso de la llamada ‘morfología idea-

²⁷⁷ Farber, “The type-concept in zoology during the first half of the nineteenth century.”

²⁷⁸ Hammen, “Type-concept, higher classification and evolution.”

²⁷⁹ S. F. Gilbert, *Developmental biology*, 6th ed. (Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., 2000).

lista' preferamos—con Remane—hablar de 'morfología pura', porque de este modo distinguimos las prácticas de los morfólogos de sus convicciones metafísicas: la filosofía trascendental fue una “superestructura interpretativa”, muy influyente en filosofía de la naturaleza, pero ineficaz en el terreno metodológico²⁸⁰.

3. CONCLUSIONES

- Muchos de los malentendidos en historia y la filosofía de la biología en relación a los grandes conceptos morfológicos, como el de tipo y homología, proceden de la confusión de las dos grandes disciplinas encargadas de organizar la diversidad morfológica: la morfología y la taxonomía.
- El 'concepto tipológico de especie' no puede aplicarse a todas las estrategias taxonómicas que se ensayaron en la era previa al evolucionismo para ordenar la diversidad orgánica; el tipologismo, tal y como lo define la Síntesis Moderna, sólo puede imputarse al esencialismo taxonómico, que, en efecto, concibe los taxones como clases de organismos cuyos miembros comparten una serie de propiedades definitorias. En este sentido, la importancia de la obra del primer Linneo no reside en la aplicación de la filosofía aristotélica a la clasificación de la diversidad morfológica, sino en que sus sistemas de clasificación condensan las transformaciones que el llamado esencialismo sufriera de la mano de la escolástica.
- Al contrario de la tesis que presenta el 'anti-esencialismo' taxonómico como una ruptura ontológica radical en relación con la metodología linneana, el esencialismo taxonómico ha de considerarse un caso de una ontología más primaria fundada en la idea de clase y ligada a los objetivos epistemológicos de la taxonomía: la descripción y la clasificación de las especies. En la ontología que asumen y formalizan las prácticas taxonómicas y que acaba de institucionalizarse en la Síntesis Moderna, tanto los organismos como los taxones se convierten en colecciones de rasgos; ya sea como clases lógicas, agrupaciones estadísticas o clases naturales, las especies se conciben como conjuntos de individuos, comprendidos, a su vez, como agrupaciones de caracteres más o menos similares.
- El objetivo de la morfología no es clasificar las especies sino definir la forma orgánica: los criterios morfológicos para la definición y la comparación de la forma (como figura y estructura) permiten identificar las partes y los planes corporales y establecer las relaciones entre ellos.
- La irreductibilidad de la taxonomía y la morfología no las vuelve mutuamente excluyentes ni niega los vínculos entre ellas; al contrario, la taxonomía necesita los criterios morfológicos para clasificar los organismos.
- De los distintos objetivos epistemológicos de la taxonomía y la morfología se derivan diferentes concepciones del organismo y de formas de organización superiores: por un lado, la definición de la forma no se plantea en términos de clases

²⁸⁰ Remane 1956, 12-13. Cit. en I. Brigandt, “A Theory of Conceptual Advance: Explaining Conceptual Change in Evolutionary, Molecular, and Evolutionary Developmental Biology,” 2006.

y propiedades, sino en virtud de la relación entre todo y parte; por otro, la organización de la diversidad alrededor del concepto morfológico de tipo se opone tanto a la investigación taxonómica de las diferencias como a la mera descripción de las formas inmediatamente perceptibles: (a) frente a la historia natural y la taxonomía descriptiva, la morfología no se ocupa meramente de describir la forma, sino que la aborda desde un punto de vista teórico, definiéndola en virtud de ciertas propiedades organizativas; (b) frente al interés taxonómico por las diferencias entre rasgos o propiedades que distinguen a los taxones, la morfología permite aprehender la lógica que gobierna la unidad en la diversidad mediante el establecimiento de relaciones entre las partes y los planes corporales, caracterizando la unidad de plan que, a través de sus transformaciones, subyace a amplios grupos taxonómicos; (c) el concepto morfológico de tipo se aplica tanto a los planes de organización como a las partes animales; a su vez, las relaciones entre las partes se establecen tanto en el interior de un mismo individuo como entre distintos organismos, especies y taxones; (d) si la taxonomía y la biología poblacional conciben la variación como el cambio de aquellos rasgos que se utilizan para definir o describir los taxones, en morfología la formalización de las variaciones que suceden en el interior de un tipo ha de tener en cuenta la integridad de la forma: la variación se concibe como variación correlativa.

- La investigación de la variación fenotípica revela la lógica estructural que gobierna el morfoespacio: los fenotipos son discretos (tienden a agruparse en grandes temas morfológicos cuya variación es limitada) y cuando aparecen nuevos temas, las transiciones entre ellos no son aleatorias.
- La investigación de las transformaciones morfológicas que se derivan de la manipulación de la forma permite dar el salto a la morfología teórica, que trabaja con las formas posibles, un espacio de morfologías mayor que el subconjunto de formas realizadas en la naturaleza.
- El concepto de tipo se ha interpretado en sentidos epistemológicos y ontológicos muy distintos. A pesar de que la morfología suele asociarse al idealismo neoplatónico, la concepción de los tipos como ideas en la mente divina ha sido una posición minoritaria en la tradición morfológica, donde el tipo se ha interpretado, o bien como un principio regulativo que permite establecer relaciones entre las formas, o bien como un principio abstracto que captura una identidad ontológicamente existente entre las formas.
- Al margen de la interpretación del estatus epistemológico y ontológico del concepto morfológico de tipo, la dimensión morfológica de la organización vital es lógicamente separable de su constitución material, su función y su génesis embriológica e histórica, lo cual permite estudiarla con diferentes propósitos y aprehenderse con distintas herramientas.

Forma y tiempo

La transformación de la descripción de la naturaleza en una historia de la naturaleza estuvo profundamente influida por la legitimación epistemológica kantiana del método genealógico. En su ensayo “Sobre el uso de los principios teleológicos en la filosofía”¹, Kant se enfrenta al problema de la ‘unidad en la diversidad’ a partir del desafío análogo planteado por las formas geométricas. En geometría—dice Kant—la ‘unidad de lo múltiple’ resulta inteligible cuando comprendemos que la variedad geométrica no es una variedad *dada*, sino constructivamente *creada* a partir de un conjunto limitado de principios simples que permiten obtener resultados cada vez más variados y complejos. Kant razona que si trasladamos el proceso de construcción de un sistema geométrico a la transformación de las especies, entonces será posible para nuestro entendimiento aprehender el problema de la unidad en la diversidad. Desde la perspectiva crítica, la única vía de legitimar el estatus científico de la historia natural consiste en convertir la ‘descripción de la naturaleza’ en una ‘historia de la naturaleza’ que trace el proceso por el que unas formas se han transformado en otras. En la *Crítica del Juicio*, Kant explora esta posibilidad hasta sus últimas consecuencias, analizando la legitimidad epistemológica de una ‘arqueología de la naturaleza’ que derive la totalidad de las formas a partir de un origen común. Esta historia de la naturaleza—continúa Kant—no puede comenzar por el surgimiento primero de plantas y animales, pues sería “una ciencia para dioses [...], no para hombres”². El mecanicismo puede enseñarnos las reglas que permiten pasar de una estructura a otra, pero “[l]a tarea de cómo haya surgido ese tronco mismo yace enteramente fuera de los límites de toda física posible para el hombre”³. La comprensión de un sistema teleológico pertenecería no al ámbito de la ciencia sino de la Metafísica, pero si hacemos *epojé* de este origen concediéndolo como premisa, podemos explicar mecánicamente la evolución⁴. Sin embargo, si invertimos el relato y, en lugar de arrancar de la Creación, partimos de las semejanzas y diferencias que aproximan y separan a las

¹ Kant, “Sobre el uso de los principios teleológicos en la filosofía.”

² Kant, *KU*, § 80.

³ Kant, *KU*, § 80.

⁴ Kant, “Sobre el uso de los principios teleológicos en la filosofía,” 26

formas actuales, será posible, dentro de los límites impuestos por la inaprehensibilidad de la organización, acatar la máxima según la cual hemos de explicar mecánicamente los productos naturales. La ordenación de la diversidad biológica en géneros y especies—argumenta Kant—no deja de ser un postulado que nuestra imaginación formula a la experiencia, pero tiene una función regulativa esencial en la construcción de una arqueología de la naturaleza que investigue la variedad morfológica como el producto generado en una evolución histórica:

La concordancia de tantas especies animales en un esquema común, que parece estar a la base no sólo de su esqueleto, sino también de la disposición de las demás partes, en donde una sencillez de contorno, digna de admiración, ha podido producir, por achicamiento de unas y alargamiento de otras [...] tan gran diversidad de especies, deja penetrar en el espíritu un rayo, aunque débil, de esperanza de que se pueda obtener aquí algo con el principio del mecanismo de la naturaleza [...] Esa analogía de las formas, en cuanto, a pesar de toda la diversidad, parecen ser producidas según un prototipo común, fortalece la sospecha de una verdadera afinidad de las mismas en la producción de una madre común primitiva, por medio de la aproximación gradual de una especie animal a otra...⁵.

Kant consideró su especulación evolucionista como “una audaz aventura de la razón”⁶ frustrada, en gran parte, por la ausencia de datos paleontológicos. En las décadas previas a la publicación del *Origen*, el avance del materialismo y el pensamiento histórico, sumado a la constatación geológica de la inmensidad de la edad de la Tierra y el registro paleontológico de una abundante extinción, ofrecerán suficiente material empírico para adentrarse con éxito en la aventura de la razón.

Tanto la clasificación de las especies como la construcción del morfoespacio encontrarán en la evolución su fundamento, pero su repercusión en la conceptualización de la forma dependerá de cómo se organice la diversidad orgánica: si la organización es taxonómica, serán las clases animales y vegetales las que habrán de disponerse en una secuencia histórica, dando lugar a la taxonomía evolucionista; si es morfológica, serán los tipos y sus transformaciones los que se desplieguen en el tiempo histórico, fundando así la morfología evolucionista. De ahí que podamos hablar de la morfología idealista como precursora del evolucionismo, pero no del evolucionismo darwinista. Y no porque, como dice Ghiselin, “llamar a Goethe o a Oken precursor de Darwin [sea] como equiparar a los curanderos con los practicantes de la medicina psicosomática”⁷, sino porque considerar a la morfología pura el ancestro disciplinario de la sistemática evolucionista sería un error histórico-conceptual equivalente a contemplar en la geometría la predecesora de la estadística.

⁵ Kant, *KU*, § 80.

⁶ Ibid.

⁷ Ghiselin, *El triunfo de Darwin*, 100-101.

1. TAXONOMÍA Y FILOGENÉTICA

Nuestras clasificaciones se convertirán en [...] genealogías

DARWIN, 1859

Según Hull⁸, si bien el transformismo negó tanto la existencia de las formas como la tesis metodológica según la cual la taxonomía ha de dedicarse a discernir las esencias específicas, ni Lamarck ni Darwin cuestionaron el método definitorio, inadecuado para definir especies sujetas a evolución: a diferencia de las entidades investigadas por las ciencias físico-químicas, que al estar sujetas a leyes universales en el espacio-tiempo pueden agruparse en clases, las especies son *individuos*, singularidades radicalmente históricas, entidades coherentes y continuas localizadas en el espacio y el tiempo que, por tanto, no pueden regirse por leyes universalmente verdaderas. Desde la perspectiva individualista, cualquier carácter puede cambiar o desaparecer a lo largo de la evolución sin que la especie pierda su individualidad; sólo los individuos, no las clases, pueden evolucionar. En la resistencia a replantear la definición de las entidades biológicas desde la perspectiva individualista localiza Hull la tardanza de la taxonomía en experimentar la revolución científica que sólo a partir de mediados del siglo XX se desataría con la sistemática evolucionista y la cladística.

Sin embargo, desde nuestra perspectiva, la revolución darwinista no consiste en eliminar el concepto de clase de la organización de la diversidad biológica, sino que, muy al contrario, sólo puede comprenderse como una revolución lógica relativa al origen de las clases. A lo largo de esta sección trataremos de demostrar, en primer lugar, que el concepto de clase es esencial a la lógica darwinista, pues tanto el transformismo lamarckiano como el darwinista arrancan de la problemática ontológica característica de la taxonomía y no de la morfología; en segundo lugar, examinaremos las consecuencias conceptuales de la introducción de las relaciones filogenéticas en la organización taxonómica de la diversidad llevada a cabo en el marco de la sistemática filogenética y la cladística.

⁸ Hull, "The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I)."

1.1. La dinámica de las clases: de la taxonomía a la biología poblacional

Ni Lamarck ni Darwin eran, ni por formación ni por inclinación, morfólogos; ambos partían de las cuestiones que se debatían en el seno de la sistemática y no de la morfología: Lamarck planteó su investigación a partir de los problemas suscitados por la praxis clasificatoria en el Museo de Historia Natural y Darwin fue fundamentalmente un naturalista de campo que, si bien utilizó muchos de los argumentos de la morfología para demostrar el *factum* de la evolución, no dedujo de ella su teoría explicativa. Para ambos, “el principal problema no era la evolución y diferenciación de tipos de estructura, sino el modo de origen de las especies”⁹. La cuestión de partida es, por tanto, el problema de las especies, concebidas como clases de organismos caracterizados por un determinado grado de semejanza y diferencia en sus propiedades observables, no por las relaciones posicionales que caracterizan el concepto morfológico de tipo. Por eso—como subraya Russell—“es cuestionable que la teoría de la selección natural sea propiamente aplicable a los problemas de la forma”¹⁰, pues fue ideada para dar cuenta de la evolución de las diferencias específicas y las adaptaciones ecológicas (las cuestiones características de la taxonomía y la sistemática), no de los problemas clásicos de la morfología. La revolución darwinista es una revolución lógica relativa al origen de las clases, es decir, a la especiación: puesto que se define en función de la taxonomía linneana, donde las categorías taxonómicas se concebían como clases lógicas, el giro teórico planteado por Darwin se centra formalmente en las cuestiones relativas a tales clases¹¹. *La revolución darwinista se ejecuta, por tanto, sobre el sistema de clasificación linneano, donde los taxones se conciben como clases, y no sobre la morfología, que organiza la pluralidad morfológica en tipos.*

Tanto el esencialismo y el fijismo taxonómicos como su cuestionamiento en el campo de la taxonomía fueron esenciales para la postulación del evolucionismo lamarckiano y darwinista: por un lado, el establecimiento de un sistema jerárquicamente ordenado sentó las bases sobre las que se construyó el evolucionismo: la filogenia se convierte en el ‘principio unificador’ que permitirá establecer una clasificación natural; por otro, la crisis del método divisorio a la que condujo la práctica taxonómica permitirá plantear la hipótesis de la transformación de las especies.

Si bien el reconocimiento de la heterogeneidad de los taxones (y la consiguiente crisis del esencialismo lógico) es independiente del evolucionismo, la consciencia de la vaguedad de las fronteras específicas será fundamental para plantear la posibilidad de su variabilidad temporal¹². De hecho, ya en el siglo XVIII los cambios procedimentales sufridos por la taxonomía llevaron asociada la revisión del fijismo. Es el

⁹ Russell, *Form and function*, 216.

¹⁰ Russell, *Form and function*, 232.

¹¹ G. Bueno, “Los límites de la evolución en el ámbito de la Scala Naturae,” en *Conferencia Internacional sobre Evolucionismo y Racionalismo*, 1998, 57.

¹² Hull, “The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I);” Ghiselin, *El triunfo de Darwin*, 114.

caso del propio Linneo, quien desde la publicación de su *Species plantarum*¹³ empieza a reconocer que ciertas especies han de ser “hijas del tiempo”: Dios habría creado una sola especie de cada orden de plantas y, por hibridación, habrían surgido las demás especies que, a su vez (por entrecruzamiento azaroso), habrían dado lugar a las variedades.

También los transformismos lamarckiano y darwinista se formulan a partir del reconocimiento de la variación de los taxones, aunque planteada a mayor escala. Ambos arrancan de una situación límite en taxonomía, cuyo espectacular desarrollo acabó topando con los dos grandes escollos en relación al problema de las especies: la cuestión de la *definición* de las especies y las discusiones teóricas entre nominalistas y realistas, y el problema de su *designación*, dadas las dificultades prácticas para distinguir entre especies y variedades¹⁴.

Tanto Lamarck como Darwin¹⁵ parten de la definición de especie característica del esencialismo taxonómico. En ambos casos, la imposibilidad de encontrar un criterio que permita definir las especies y distinguir las de las variedades les conduce a negar la existencia de líneas de separación naturales y apostar por un nominalismo que sólo salva la realidad de los individuos^{16 17}, un razonamiento muy asentado en el empirismo británico¹⁸; la clasificación, aunque no exenta de utilidad pragmática, es puramente convencional.

En ambos casos, la borrosidad de las especies se atribuye a la variación de sus propiedades en el tiempo, separando así la realidad de las especies de su permanencia temporal. De este modo, las transiciones graduales que, desde un punto de vista sincrónico, reflejan las dificultades de la clasificación, se convierten en transiciones diacrónicas. Lamarck y Darwin coinciden en considerar que el carácter gradual de las diferencias específicas se debe a que su constancia es relativa a la de las circunstancias ambientales. Sin embargo, si para Lamarck esta relatividad de la especie afecta “a la duración de las circunstancias en las que se encuentran *todos* los individuos que la representan”¹⁹, Darwin añade un individualismo más radical por el que las diferen-

¹³ *Disquisition de sexu plantarum* (1760), *Fundamenta fructificationis* (1782), *Genera plantarum* (1764), *Ordines naturales* (1764), *Systema vegetabilium* (1774)

¹⁴ D. Alvargonzález, “El darwinismo visto desde el materialismo filosófico,” *El Basilisco* 20 (1996): 3-46; Gayon, “The individuality of the species,” 230.

¹⁵ El concepto darwinista de especie ha sido objeto de gran controversia, favorecida por la ambigüedad del propio Darwin al respecto. Para unos (Mayr, *Una larga controversia*, 42-43.), Darwin consideraba a la especie como una categoría arbitraria y no como una unidad natural; para otros, su noción de especie se aproxima a su concepción como unidades evolutivas: lo que hace Darwin no es negar la realidad de la especie sino el criterio por el que se afirma, que identifica la realidad de la especie con la constancia de sus caracteres (Ghiselin, *El triunfo de Darwin*, 100-122.)

¹⁶ J. B. M. Lamarck, *Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux* (F. Savy, 1873), 20-22.

¹⁷ C. Darwin, *El origen de las especies*, 6th ed., 1859, 107-108.

¹⁸ M. Ereshefsky, “Species,” en *Stanford Encyclopedia of Philosophy*, ed. E. N. Zalta, 2010th ed., s.d., <http://plato.stanford.edu/archives/spr2010/entries/species/>.

¹⁹ Lamarck, *PZ*, 55.

cias individuales (“de escaso interés para el sistemático”) adquieren una importancia radical, pues son el primer paso hacia las variedades²⁰. De este modo, a partir de las diferencias individuales, el *Origen* logra integrar toda la gama de escalas taxonómicas: las diferencias individuales se convierten en fuente de las variedades y estas en especies incipientes.

La Síntesis Moderna ha localizado en el gradualismo uno de los núcleos teóricos de la revolución darwinista: dado que las especies se originan, evolucionan y desaparecen gradualmente, el nexa genealógico forma un continuo donde las diferencias sólo pueden ser de grado, nunca de clase. En este contexto, el esencialismo se identifica no ya con el fijismo sino con el saltacionismo: al requerir estrictas barreras entre las clases naturales—argumenta Mayr, el esencialismo sólo puede concebir una evolución puntuada por producciones repentinas de nuevos tipos²¹. En realidad—como vimos arriba, el gradualismo taxonómico no requiere formularse en el contexto del evolucionismo: el método de los ejemplares implica un entrelazamiento de las clases naturales que difumina las fronteras entre ellas. En este sentido, el ‘salto ontológico’ de Darwin ha de interpretarse, más bien, como un paso más en el progresivo reconocimiento de la heterogeneidad de las clases iniciado por la taxonomía pre-evolucionista.

La consideración de las clases naturales como poblaciones compuestas de *individuos variables* conectados reproductivamente representa la gran vuelta de tuerca de la revolución lógica instaurada por Darwin. Según Mayr, la biología hubo de luchar contra los físicos y los filósofos esencialistas hasta lograr instaurar “una filosofía distinta” donde los organismos (las únicas entidades reales frente al carácter abstracto de las medias estadísticas) se caracterizan por su irreductible singularidad²². De este modo, el concepto de forma sufre un serio revés: el núcleo ontológico del darwinismo no es ya la forma sino la especie, y la evolución no puede plantearse como una transformación o metamorfosis, sino como resultado de la variación intrapoblacional²³. Mientras en la perspectiva transformista la especiación se concibe como la transformación temporal de un linaje, “en la evolución variacional las especies no sólo evolucionan en el tiempo sino que también se multiplican.”²⁴

La perspectiva poblacional y genealógica permite explicar tanto las identidades como las diferencias entre los taxones: por un lado, el contacto reproductivo actúa como principio de *conservación* de las clases, pues por él se produce la multiplicación distributiva de los individuos y, con ella, de las propiedades definitorias de los taxones, mientras que la vía de composición entre organismos de clases distintas queda cerrada por el aislamiento reproductivo; por otro lado, el principio genealógico actúa como principio de *transformación*: las especies no surgen independientemente

²⁰ Darwin, *Origen*, 52.

²¹ Mayr, *Una larga controversia*, 56.

²² *Ibid.*, 110.

²³ Gayon, “La marginalisation de la forme dans la biologie de l’évolution,” 141.

²⁴ Mayr, *Una larga controversia*, 44.

unas de otras, sino a través de la relación reproductiva entre individuos de la misma clase²⁵. Desde esta perspectiva, el concepto de especie se define por la especiación que resulta del proceso selectivo. Continuando con el lenguaje de la teoría de conjuntos, en un proceso de especiación, el ‘abierto’ (la variedad) se desplaza hasta el borde del conjunto (la especie de origen). En el trayecto, la variedad adquiere propiedades distintas a las del conjunto de origen hasta que se convierte en ‘cerrado’ por la barrera de esterilidad y forma un nuevo conjunto (una nueva especie). Como resultado, las especies que se producen en el proceso son conjuntos disjuntos, puesto que la cualquier intersección entre ellas (por la imposibilidad de hibridismo) es el conjunto vacío. El darwinismo no niega, por tanto, la concepción de la especie como clase característica de la taxonomía, sino que subordina la definición o el reconocimiento de las clases naturales a la teoría de la selección natural, mediante la cual se explica el origen de las clases (la especiación) y, por lo tanto, la discontinuidad de las formas²⁶.

La concepción taxonómica de la identidad y la diferencia entre las formas orgánicas se convierte en el lugar natural desde donde construir la nueva visión de la diversidad biológica que inaugura la biología poblacional: si la concepción taxonómica de las especies como colecciones de rasgos permite pensar las variedades como subconjuntos de individuos de una especie caracterizados por ciertos rasgos que los distinguen de los otros miembros que la conforman, la biología poblacional concebirá las variedades como subconjuntos de individuos de una población caracterizados por ciertos rasgos que (si son heredables) pueden convertirse en fuente de procesos de especiación. Y aquí añade el neodarwinismo una constrictión fundamental: dado que la selección se considera el único factor que determina el subconjunto de variantes que prevalece en virtud de la distribución de los picos adaptativos en el paisaje ecológico, la variación ha de cumplir dos grandes condiciones: (i) puesto que en genética de poblaciones la variación fenotípica se vincula directamente con la variación genotípica, y dado que esta última se supone aleatoria, la variación ha de ser *isotrópica*, es decir, ha de estar potencialmente disponible en todas las direcciones del morfoespacio; (ii) la variación de los rasgos intrapoblacionales que conduce a las diferencias específicas debe ser *gradual*, de modo que si fuera posible contemplar la transformación histórica de un linaje, observaríamos un proceso continuo.

A lo largo de esta sección hemos comprobado cómo la organización taxonómica de la diversidad biológica permite dar el salto a la interpretación poblacional de la transformación de las especies. En el siguiente epígrafe abordamos las consecuencias de la introducción del tiempo evolutivo en taxonomía, o cómo el sistema natural se convierte, en el marco del evolucionismo darwinista, en un sistema genealógico.

²⁵ P. Insua Rodríguez, “Biología e individuo corpóreo: el problema del «sexto predicable» 1. Sentido darwinista de la evolución,” *El Catoblepas* 41 (2005); Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución*, 175.

²⁶ Gayon, “The individuality of the species.”

1.2. El sistema natural como sistema genealógico

Los heráclidas pertenecen al mismo género, no porque se asemejen entre sí, sino porque todos descienden de un mismo tronco

PLOTINO, Enéadas

La reinterpretación del concepto de *sistema natural* es el núcleo articulador de la conversión de la taxonomía a la filogenética. Desde mediados del XVIII, la apuesta nominalista por los sistemas artificiales no convencía a la mayoría de los taxónomos²⁷. Los defensores del realismo taxonómico sostenían, en general, que las relaciones naturales entre los taxones respondían a leyes eternas instauradas por la Divinidad, pero algunos taxónomos (como el segundo Linneo) habían empezado a interpretar las relaciones naturales entre las clases taxonómicas como relaciones genealógicas.

Tanto Lamarck como Darwin denuncian la taxonomía como mera recopilación de hechos y abogan por que las clasificaciones reflejen el ‘sistema natural’. La clasificación jerárquica de los seres vivos a partir de sus grados de semejanza—dice Darwin—no es arbitraria, “como el agrupar las estrellas en constelaciones”²⁸, pero el carácter natural de la taxonomía tampoco puede identificarse con el plan divino, a no ser que se especifique si por este “se entiende el orden en el tiempo o en el espacio, o en ambas cosas, o qué otra cosa se entiende.”²⁹ Lamarck y Darwin identifican la legalidad natural con el orden temporal, “aquel que es más apropiado para hacernos conocer su marcha, sus medios y sus leyes”³⁰. La clasificación será natural cuando ‘represente’ la filogenia, la secuencia que ha seguido la naturaleza para generar las formas que hoy observamos en las clasificaciones. Éste es el gran giro que ejecuta el transformismo al aplicar a la evolución el concepto de ley natural heredado de la física y legitimado por la *Crítica* kantiana: la causalidad biológica no es ya resultado de la disposición espacial de las partes, sino el producto del encadenamiento de sucesos en el tiempo³¹. Al igual que el nexo genealógico (“la única causa cierta de semejanza en los seres orgánicos conocida con seguridad”) ha sido utilizado para clasificar las estructuras diversas de los sexos, las edades y las variedades de una misma especie, si extendemos su uso se hace evidente el significado de ‘sistema natural’: “este sistema es genealógico en su tentativa de clasificación, señalando los grados de diferencia adquiridos mediante los términos variedades, especies, géneros, familias, órdenes y

²⁷ Farber, “The type-concept in zoology during the first half of the nineteenth century,” 118.

²⁸ Darwin, *Origen*, 552?

²⁹ *Ibid.*, 55.

³⁰ Lamarck, *PZ*, 269.

³¹ J. L. González Recio, *Teorías de la vida* (Madrid: Síntesis, 2004), 231.

clases”³². Asumiendo que “toda clasificación verdadera es genealógica”—argumenta Darwin, se explican tanto los éxitos como las dificultades de la metodología clasificatoria³³. La revolución lógica inaugurada en el *Origen* puede definirse, así, como la sustitución de la lógica de clases porfiriana (que organiza a conjuntos de elementos en virtud de relaciones de semejanza referida a algún parámetro, como la forma) por la lógica de clases plotiniana (donde la semejanza se define por la relación genealógica)³⁴. La postulación darwinista del principio genealógico como fundamento del sistema natural implica la reorganización del campo linneano³⁵: dado que el origen de las especies se produce por la transformación de unas especies en otras, los términos género y especie se vuelven relativos: el género es la especie ancestral común por la que se explican las relaciones de semejanza entre los individuos de las especies descendientes.

En este nuevo marco teórico, la distinción kantiana entre descripción e historia de la naturaleza vuelve a reconocerse en la demarcación que se establece entre ‘clasificacionistas’ (donde la clasificación se funda en la semejanza y la unidad de clasificación es la unidad de identificación) y ‘filogenetistas’ (donde la clasificación se funda en la genealogía y la unidad de clasificación es la unidad de evolución)³⁶. La primera—se argumenta—utiliza la memoria o la intuición y tiene por objetivo ordenar a los seres orgánicos bajo rúbricas; la segunda hace uso del entendimiento, que trata de hacerlo según leyes, en este caso, aquellas provistas por las teorías evolucionista y genética. La taxonomía descriptiva se admite como primer paso de la investigación, pero se advierte que su anterioridad es sólo epistemológica: las verdaderas clasificaciones naturales se fundan en relaciones filogenéticas.

A pesar de la reinterpretación semántica de la sistemática linneana, por la que las relaciones lógicas se conciben como relaciones filogenéticas, hasta los años cincuenta la taxonomía apenas sufrió los efectos del evolucionismo. No obstante, la redefinición de las categorías taxonómicas en virtud de relaciones genealógicas y no estructurales siembra el germen de la reorganización de la sistemática que, de modos muy distintos, llevaron a cabo las escuelas evolucionista y cladista en la segunda mitad del siglo XX.

1.2.1. La sistemática evolucionista

Durante los años sesenta y principios de los setenta, la sistemática evolucionista, liderada por destacados fundadores de la Síntesis Moderna como George Gaylord Simpson (1902-1984), Julian Huxley (1887-1975) y Ernst Mayr³⁷, se convierte en la

³² Darwin, *Origen*, 576?

³³ *Ibid.*, 560.

³⁴ Bueno, “Los límites de la evolución en el ámbito de la Scala Naturae,” 87.

³⁵ Insua Rodríguez, “Biología e individuo corpóreo.”

³⁶ Hull, “The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I),” 324.

³⁷ G. G. Simpson, *Principles of animal taxonomy* (Columbia University Press, 1961); J. S. Huxley,

teoría ortodoxa de la clasificación biológica. Con el objeto no sólo de clasificar las especies sino de explicar su origen, la ‘nueva sistemática’ se propone reflejar tanto la filogenia como el propio proceso evolutivo. En este sentido, la sistemática evolucionista trata de reducir la taxonomía descriptiva no sólo a la filogenética sino también a la biología poblacional³⁸. Aplicando la teoría de la descendencia con modificación a la clasificación, la sistemática evolucionista identifica los taxones basándose en dos criterios: la ascendencia común y el cambio adaptativo:

– La *ascendencia común* se infiere a partir del grado de semejanza y diferencia entre los organismos, pero los conceptos taxonómicos se redefinen en términos filogenéticos: los taxones se definen como grupos monofiléticos y los homólogos como rasgos derivados del rasgo correspondiente en un ancestro común³⁹.

– La *cantidad de cambio adaptativo* trata de medir el grado de ‘divergencia adaptativa’ que separa a unos taxones de otros. De ahí que la sistemática evolucionista admita grupos parafiléticos⁴⁰, pues se asigna un mayor rango a aquellos taxones monofiléticos que han sufrido una mayor ‘divergencia adaptativa’ a partir del ancestro común. Así, aunque tanto las aves como los reptiles se derivan del mismo ancestro, la sistemática evolucionista considera a *Reptilia* un grupo independiente de las aves, dada su divergencia adaptativa.

El estatus de ortodoxia de la sistemática evolucionista fue breve debido precisamente a su voluntad de explicar la especiación y clasificar las especies al mismo tiempo: la dificultad para definir y medir la ‘divergencia evolutiva’ y el ‘nivel adaptativo’, así como la arbitrariedad en la clasificación y delimitación de la parafilia, hacían cada vez más urgente el desarrollo de una metodología taxonómica rigurosa, objetiva y reproducible que se limitara a la reconstrucción de la filogenia.

La taxonomía numérica nació con el objetivo de separar la determinación objetiva de la semejanza de la especulación asociada a las hipótesis evolutivas; la ‘semejanza global’—argumenta la fenética—puede utilizarse para inferir relaciones filogenéticas, pero no a la inversa: las relaciones genealógicas no pueden constituir el fundamento de la taxonomía, pues no son ni objetivas ni reproducibles⁴¹. Sin embargo, paralelamente al desarrollo de la taxonomía numérica, Willi Hennig⁴² sentaba los fundamentos de la cladística, una nueva metodología taxonómica que, por primera vez, ofrecía criterios objetivos para la construcción de una sistemática fundada en las rela-

The new systematics (Oxford: Clarendon Press, 1940); E. Mayr y P. D. Ashlock, *Principles of systematic zoology* (McGraw-Hill New York, 1969).

³⁸ E. Mayr, “What Is a Species, and What Is Not?,” *Philosophy of Science* 63, no. 2 (1996): 268.

³⁹ E. Mayr, *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance* (Belknap Press, 1982), 45?

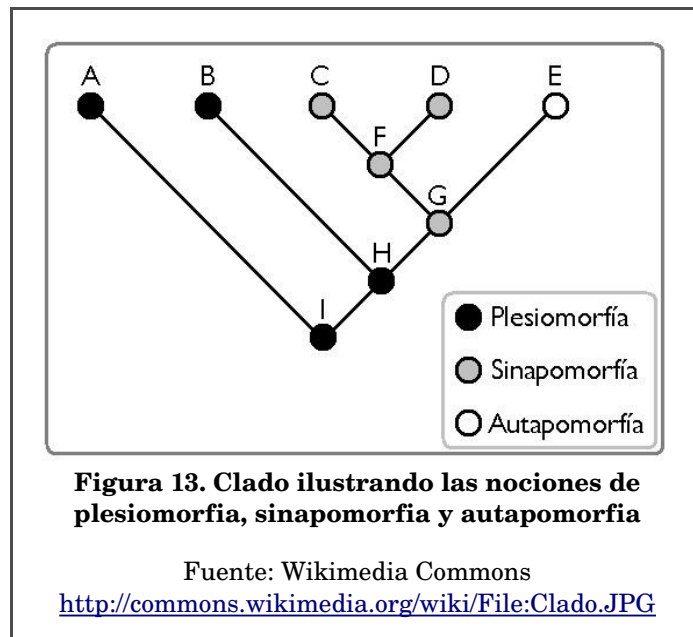
⁴⁰ Los ‘grupos parafiléticos’ incluyen al antepasado común de sus miembros, pero no a todos los descendientes de este último.

⁴¹ Sokal y Sneath, *Principles of numerical taxonomy*, 56-57.

⁴² W. Hennig, *Phylogenetic Systematics*, trad. D. Davis y R. Zangerl (University of Illinois Press, 1966).

ciones filogenéticas y que, a partir de los años setenta, se impuso progresivamente hasta ser aceptada por la amplia mayoría de los taxónomos.

1.2.2. La cladística: las relaciones taxonómicas como relaciones filogenéticas



A diferencia de la sistemática evolucionista, la cladística no se propone ni definir las especies ni explicar su evolución, sino que se limita a construir un sistema clasificatorio fundado en las relaciones filogenéticas.

La cladística agrupa a los organismos en grupos monofiléticos llamados ‘clados’ (conformados por una especie ancestral y sus especies descendientes) (Cfr. Fig. 13). El método para su establecimiento consiste en formular hipótesis sobre relaciones filogenéticas a partir de ‘semejanzas derivadas compartidas’, distinguiendo entre caracteres y estados de carácter. Así, en la base de un árbol filogenético encontramos *plesiomorfias*, caracteres compartidos por la totalidad de los miembros de un clado que permiten postular su presencia en un antepasado común. A su vez, el carácter compartido por el ancestro común más antiguo ha evolucionado, manifestando distintos estados de carácter en cada uno de los grupos derivados (*apomorfias*). El carácter plesiomórfico o apomórfico de un rasgo es, pues, relativo al grupo taxonómico; la posesión de cuatro extremidades, por ejemplo, es una apomorfía para los vertebrados y una plesiomorfía para los tetrápodos. Como resultado del análisis cladístico se obtienen diagramas de relación en árbol llamados ‘cladogramas’ donde se representan las relaciones filogenéticas hipotéticas. De este modo, resulta un sistema cla-

sificatorio en el que tanto los taxones como las homologías están jerárquicamente anidados.

Los objetivos epistemológicos de la cladística tienen consecuencias radicales para la reconceptuación del problema de la diversidad orgánica, distinguiéndola tanto de la taxonomía numérica como de la sistemática evolucionista. Por un lado, el abandono del interés por la definición de la forma hace que en la construcción de cladogramas no sea necesario comparar todos los caracteres que caracterizan a una especie: a diferencia de la taxonomía numérica, a la cladística le basta tener en cuenta aquellos rasgos que difieren cualitativamente entre las especies. Por otro lado, la limitación de la clasificación a la reconstrucción del árbol filogenético distingue a la cladística de la sistemática evolucionista: puesto que la caracterización de los linajes o patrones evolutivos es lógicamente anterior a cualquier hipótesis sobre el proceso evolutivo, la cladística elimina de la taxonomía las asunciones sobre los procesos causales que han regido la evolución. En esta acotación de sus objetivos epistemológicos reside la fuerza de la cladística, capaz de ofrecer taxonomías más estables y falsables que las arrojadas por la sistemática evolucionista. En este sentido, la cladística va más allá que esta última en su definición filogenética de la semejanza. La cladística inaugura un nuevo *concepto taxonómico de homología* según el cual, los homólogos se definen como series de estados de carácter que permiten reconstruir el árbol filogenético; puesto que la reconstrucción de la filogenia es independiente de la causalidad subyacente, la homología no se opone a la analogía sino a la *homoplasia*, que no se atribuye a ninguna causa, sino que se define negativamente como la semejanza *no* debida a la ascendencia común. Los taxones se definen como grupos monofiléticos y no se admiten, por tanto, grupos parafiléticos. Incluso el concepto de plan corporal ha sido redefinido en términos cladísticos como un conjunto de rasgos compartidos plesiomórficamente por un grupo de taxones en un clado monofilético⁴³.

La filosofía de la ciencia a la que se acoge la cladística es el *falsacionismo popperiano*⁴⁴. No en vano, el método científico legitimado por Popper se opone precisamente al método esencialista: en lugar de pretender descubrir la verdadera naturaleza de las cosas, el ‘nominalismo metodológico’ trata de describir cómo estas se comportan según las circunstancias. Según Popper⁴⁵, lo que cuenta en la ciencia moderna no son las palabras y las cosas, que juegan un rol puramente pragmático, sino las relaciones capturadas por proposiciones hipotéticas (es decir, enunciados refutables por la experiencia que formulamos con la ayuda de los términos) y su capacidad para resistir pruebas empíricas. Desde esta perspectiva, los cladogramas constituyen hipótesis sobre filogenias posibles y los caracteres juegan el rol de evidencias o falsificadores potenciales de las hipótesis evolutivas, cuyo grado de confirmación se evalúa en

⁴³ Budd y Jensen, “A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla.”

⁴⁴ O. Rieppel, “The language of systematics, and the philosophy of ‘total evidence’,” *Systematics and biodiversity* 2, n.º. 1 (2004): 9–19; Patterson, “Morphological characters and homology.”

⁴⁵ Popper, “The Poverty of Historicism, I..” Cfr. Gayon, “Pourquoi définir? La question de l’essentialisme.”

virtud de su distribución en un árbol filogenético mediante los principios de congruencia⁴⁶ (consistencia interna) y parsimonia (de entre todos los cladogramas posibles, ha de escogerse el más simple, es decir, aquel con el mínimo número de nodos y homoplasias)⁴⁷. La robustez de un cladograma puede, por tanto, variar conforme se acumulan nuevas evidencias. El nombre de un taxón es, desde esta perspectiva, una notación pragmática para hacer referencia a una hipótesis sobre la distribución discontinua de una combinación única de atributos entre poblaciones, especies u otros taxones. De ahí que la nomenclatura binomial continúe siendo el sistema de denominación aceptado por consenso entre los cladistas⁴⁸, pues asegura la estabilidad nomenclatural en el proceso de comprobación de las hipótesis evolutivas⁴⁹.

El nominalismo contemporáneo ha ido todavía más lejos que la cladística en la reducción de la diversidad a las relaciones genealógicas, proponiendo una *taxonomía sin rangos* que pone en duda la misma utilidad pragmática de las categorías taxonómicas⁵⁰. Desde esta perspectiva, si los taxones son clases de entidades heterogéneas, no tiene sentido discutir sobre la definición de la categoría ‘especie’ ni mantener las reglas de nomenclatura linneanas: si no existen las categorías taxonómicas, el nombre de los taxones no debería contener información sobre su posición taxonómica. En este contexto, algunos taxónomos han propuesto una nueva nomenclatura fundada exclusivamente en las relaciones filogenéticas, con el fin de que los nombres funcionen como una referencia por ostensión: los nombres de los taxones habrán de señalar un ancestro común y todos sus descendientes. Filosóficamente, el llamado *PhyloCode* se fundamenta en dos tesis imbricadas: los taxones han de concebirse como individuos y la taxonomía ha de fundamentarse en las relaciones naturales entre las especies, en lugar de agruparlas en clases de inclusión creciente en virtud de sus caracteres compartidos. No obstante, el *PhyloCode* ha recibido escaso apoyo entre los taxó-

⁴⁶ Patterson, “Morphological characters and homology.”

⁴⁷ El ‘test de homología’ de Remane (*Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*, Leipzig, 1956) tiene un espíritu similar. Según Remane, el grado de confirmación de la homología es proporcional al número de criterios que convergen y el grado en el que se satisfacen: una homología es muy probable cuando convergen los criterios primarios establecidos por la morfología, es decir, cuando existe semejanza entre las posiciones relativas de los caracteres en un plan estructural común (criterio posicional), en los detalles estructurales (criterio de cualidad especial) y cuando existen formas transicionales (criterio de conexión por formas intermedias). Como reconoció Remane y han subrayado otros autores, tanto el criterio de la cualidad especial como el de la conexión por formas intermedias están subordinados al criterio topológico. Estos criterios habrán de complementarse con los criterios secundarios ofrecidos por la cladística.

⁴⁸ Cfr. K. de Queiroz y J. Gauthier, “Phylogeny as a Central Principle in Taxonomy: Phylogenetic Definitions of Taxon Names,” *Syst Biol* 39, n.º. 4 (Diciembre 1, 1990): 307-322; K. De Queiroz y M. J. Donoghue, “Phylogenetic systematics and the species problem,” *Cladistics* 4, n.º. 4 (1988): 317-338.

⁴⁹ Q. D. Wheeler, “Taxonomic triage and the poverty of phylogeny,” *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359, n.º. 1444 (2004): 577.

⁵⁰ Ereshefsky, *The poverty of the Linnaean hierarchy*, cap. 7.

nomos, dada la inestabilidad que conllevaría nombrar a las especies en virtud de relaciones filogenéticas constantemente sujetas a revisión⁵¹.

1.2.3. Morfología, taxonomía y filogenética

La definición de la semejanza

Con la institucionalización de la Síntesis Moderna, el concepto de tipo se vinculó al fijismo y se exigió una concepción de la unidad de plan basada exclusivamente en la comunidad de descendencia. En el marco de este ‘reduccionismo filogenético’, articulado por la sistemática evolucionista y más tarde por la cladística, sucede el verdadero efecto demoledor sobre el concepto de forma orgánica: en ambos casos, la ascendencia común no sólo *explica* la identidad morfológica, sino que la *define*, de modo que los criterios morfológicos dejan de pertenecer a la definición de las partes y los planes corporales para convertirse en criterios meramente metodológicos de reconocimiento de la ascendencia común. Al definirse los taxones como clases de especies derivadas de una especie ancestral, la única propiedad exclusivamente compartida por las especies que los componen es la ascendencia común, lo que explica, a su vez, que compartan ciertas propiedades⁵². De este modo, la homología se independiza no sólo de la función sino también de la forma de los órganos⁵³. De ahí que en cladística tanto las apomorfias como las simplesiomorfias puedan incluir la ausencia de un carácter, variaciones cuantitativas de tamaño y forma o combinaciones de rasgos, algo inconcebible para la morfología.

Tanto la taxonomía numérica⁵⁴ como muchos teóricos de la cladística⁵⁵ han denunciado la circularidad que implica definir la semejanza en términos de ascendencia común: las inferencias filogenéticas son posteriores a la determinación de la semejanza. En este sentido, de Pinna⁵⁶ distingue dos grandes estadios en la formulación de las hipótesis de homología en el marco de la cladística: la ‘homología primaria’ establece una correspondencia entre caracteres que a continuación se evalúa (por congruencia) en el marco de un patrón filogenético (‘homología secundaria’). Así, un ‘carácter’ se define como “una relación lógica establecida entre atributos intrínsecos de dos o más organismos que está arraigada en la observación y que, si es corroborada por con-

⁵¹ Wheeler, “Taxonomic triage and the poverty of phylogeny”

⁵² P. E Griffiths, “Squaring the circle: natural kinds with historical essences,” *Species: New interdisciplinary essays* (1999): 208–228.

⁵³ Mayr, *The growth of biological thought*.

⁵⁴ Sokal y Sneath, *Principles of numerical taxonomy*, 56-57.

⁵⁵ O. Rieppel, *Interpreting the Hierarchy of Nature: From Systematic Patterns to Evolutionary Process Theories*, 1st ed. (San Diego: Academic Press, 1994).

⁵⁶ M. C. C. de Pinna, “Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm,” *Cladistics* 7, no. 4 (1991): 373-374. Véase también O. Rieppel and M. Kearney, “Similarity,” *Biological Journal of the Linnean Society* 75 (2002): 59-82.

gruencia, se explica hipotéticamente como una relación histórica⁵⁷. Del mismo modo, el ‘clado’ se concibe como una hipótesis comprobable a partir de la cual se predicen observaciones futuras que determinarán su corroboración o refutación⁵⁸.

Ahora bien—como denuncian Rieppel y Kearney, el estadio inicial en el que se definen las unidades a comparar o, de otro modo, el estadio en el que el sistemático conjetura una homología, se ha trivializado⁵⁹; los sistemáticos delimitan los caracteres de manera muy distinta y no suelen ser explícitos sobre la metodología utilizada a tal efecto. En general, el reconocimiento de la semejanza morfológica se considera sospechoso de subjetividad, la ‘bête noir’ de la sistemática. De ahí que algunos autores hayan argumentado que habría que utilizar “cualquier cosa” o incluso “medidas arbitrarias”⁶⁰ como caracteres potenciales, y de ahí también la tendencia a construir matrices de datos cada vez mayores con el fin de que el test de congruencia separe a la homología de la homoplasia y los errores en la inferencia de relaciones filogenéticas se cancelen.

Sin embargo—como han insistido Patterson⁶¹ y otros cladistas, si queremos verificar las hipótesis de homología primaria han de utilizarse criterios explícitos para comprobar las hipótesis de carácter antes de incluirlos en matrices de datos. Estos criterios son precisamente los establecidos por la morfología, que demuestra, por tanto, una prioridad epistemológica con respecto tanto a la organización taxonómica de la diversidad como a la inferencia de relaciones filogenéticas.

No obstante, incluso los cladistas más conscientes de la importancia radical de la morfología para la taxonomía filogenética subordinan el fenómeno de la semejanza estructural a la reconstrucción de la filogenia, defendiendo una concepción empirista de homología que niega toda pertinencia al concepto morfológico de tipo. Así, Rieppel define los homólogos como linajes de caracteres⁶²: la evidencia de relaciones filogenéticas—argumenta—no viene provista por la correspondencia estructural, sino por las series de transformaciones entre estados de carácter, pero dado que no podemos acceder al pasado, el único modo de reconstruirlo consiste en identificar estados de carácter e interpretarlos como estadios de transformación evolutiva mediante los criterios de la cladística. Como veremos, la morfología evolucionista abordará de un modo muy distinto la relación entre la semejanza morfológica y la filogenia.

⁵⁷ Rieppel y Kearney, “Similarity,” 61.

⁵⁸ Wheeler, “Taxonomic triage and the poverty of phylogeny,” 574-575.

⁵⁹ Rieppel y Kearney, “Similarity.”

⁶⁰ Griffiths, “Squaring the circle,” 225.

⁶¹ Patterson, “Morphological characters and homology.”

⁶² O. Rieppel, “Modules, kinds, and homology,” *Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution* 304, n.º. 1 (2005): 18–27. La concepción de los homólogos como linajes de caracteres aparece ya en la obra pionera de Hennig, al definir los homólogos como “series transformacionales”, y es, en general, la posición de consenso de muchos cladistas. Cfr. e.g. T. Grant y A. G. Kluge, “Transformation series as an ideographic character concept,” *Cladistics* 20, n.º. 1 (2004): 23–31.

La filogenética molecular

Junto con el reduccionismo filogenético, que reduce la identidad morfológica a la identidad genealógica, el reduccionismo molecular se ha convertido en la mayor amenaza para el rol de la morfología en la clasificación. Desde mediados de la década de los setenta⁶³, la cladística ha encontrado en la biología molecular una aliada tan poderosa como controvertida. Basada en la sospecha de la ambigüedad de la delimitación de los caracteres morfológicos y la supuesta objetividad de los datos moleculares, la filogenética molecular infiere la ascendencia común y la evolución morfológica a partir de filogenias moleculares. En este contexto, la relación entre morfología, filogenia y clasificación se disuelve por completo, pues la morfología (limitada al mapeo de caracteres morfológicos en cladogramas moleculares) ni siquiera interviene en la reconstrucción de las filogenias⁶⁴.

Algunos taxónomos han reaccionado contra el doble reduccionismo molecular y filogenético practicado por la filogenética molecular, reivindicando la importancia de la morfología y la taxonomía descriptiva. Una vez más, nos encontramos ante una disyuntiva entre los fines epistemológicos de la investigación taxonómica: si la clasificación se limita a la reconstrucción del árbol filogenético, entonces tiene sentido hacer un uso extensivo de los datos moleculares; sin embargo, a los taxónomos no sólo les interesa la filogenia, sino “explorar y comprender la diversidad biológica”⁶⁵. El valor de la morfología no reside en que nos ayude a comprender la filogenia, sino a la inversa: la filogenética importa porque permite interpretar el significado de la distribución de rasgos complejos; los datos moleculares son útiles al reconstruir la filogenia, pero no tienen interés en sí mismos, sino siempre en el contexto de los caracteres complejos cuya existencia ayudan a interpretar⁶⁶.

Al margen de la importancia de la descripción de la forma para otras disciplinas biológicas, la taxonomía descriptiva es, por tanto, un fin en sí mismo. Como ha denunciado Wheeler, en una época en la que los desarrollos computacionales permitirían comunicar los datos visuales de la morfología con una precisión y a una velocidad sin precedentes, es de lamentar que la obsesión por el análisis experimental haya desplazado el interés por la taxonomía descriptiva:

Es intelectualmente estimulante, visualmente apasionante y simplemente divertido conocer y apreciar la morfología [...] El ser humano se ha maravillado e interrogado sobre la diversidad morfológica durante miles de años. Ahora tenemos la oportunidad de poner en perspectiva siglos de erudición en

⁶³ E. Suárez-Díaz y V. H. Anaya-Muñoz, “History, objectivity, and the construction of molecular phylogenies,” *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 39, n.º. 4 (2008): 451–468.

⁶⁴ Wheeler, “Taxonomic triage and the poverty of phylogeny,” 571; L. C. S. Assis, “Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics,” *Cladistics* 25, n.º. 5 (2009): 528-544.

⁶⁵ Wheeler, “Taxonomic triage and the poverty of phylogeny,” 580.

⁶⁶ Rieppel y Kearney, “Similarity,” 374.

morfología y compartirla con el mundo. ¿Por qué renunciar a todo lo intelectualmente atractivo y estéticamente hermoso para conformarse con lo clínicamente eficiente?⁶⁷

2. LA MORFOLOGÍA DINÁMICA

Explorados los efectos del evolucionismo en la tradición taxonómica, examinamos ahora las consecuencias de la introducción del tiempo (ontogenético y filogenético) en la conceptualización morfológica de la diversidad orgánica. Dedicamos esta sección a la que podemos denominar *morfología dinámica*, que, a diferencia de la morfología pura, se ocupa de las formas que, de hecho, se suceden en la ontogenia de un individuo (morfología del desarrollo) y que han poblado el morfoespacio a lo largo del tiempo geológico (morfología evolucionista).

2.1. La morfología evolucionista

A la hora de analizar (histórica y conceptualmente) el problema de la evolución de la forma, hemos de distinguir dos cuestiones radicalmente distintas que a menudo se confunden: la genealogía de la forma y la evolución morfológica. La exploración de ambas problemáticas nos permitirá abordar las dos grandes razones que volvieron a la morfología irrelevante para la articulación de la teoría moderna de la evolución y cuyo cuestionamiento ha permitido su actual renacimiento, a saber: la identificación de la identidad morfológica con la identidad genealógica y el abandono del problema del morfoespacio.

2.1.1. La genealogía de la forma: unidad de tipo y comunidad de descendencia

Si bien el desarrollo de la anatomía y la embriología comparadas permitió que en las décadas previas a la publicación del *Origen* algunos morfólogos empezaran a someter el plan de organización al decurso temporal, no es hasta entonces cuando empieza a asimilarse el *factum* de la evolución a gran escala y la morfología se convierte verdaderamente al evolucionismo. Liderada por Carl Gegenbaur y Ernst Haeckel (1834-1919) en sus vertientes anatómica y embriológica, la morfología evolucionista nació en Jena en la década de los sesenta, convirtiéndose a una velocidad sin precedentes en la disciplina biológica más influyente de la segunda mitad del siglo XIX.

La postulación del evolucionismo no se planteó, por tanto, en el campo de la morfología; como vimos arriba, Lamarck y Darwin proponen la transformación de las especies como solución a los problemas de la taxonomía y la historia natural, a saber: la clasificación de las especies y la adaptación ecológica. Sin embargo, a la hora de

⁶⁷ Ibid., 580.

demostrar el *factum* de la evolución, Darwin se nutrió de las dos grandes dialécticas conceptuales que habían mantenido en tensión a la morfología continental.

Por un lado, la dualidad entre la unidad de tipo y las condiciones de existencia preparó el terreno para la postulación de una teoría de la descendencia con modificación. Las regularidades morfológicas establecidas por la anatomía y la embriología comparadas al margen de sus funciones habían abonado ya la sospecha de un parentesco genético entre las formas⁶⁸: Christian Pander (1794-1865) había concluido que las afinidades morfológicas entre las formas vivas y extintas indicaban un origen común⁶⁹, y el propio Geoffroy consideró en su obra tardía que la unidad de tipo de ciertas especies podía deberse a su descendencia de especies antediluvianas⁷⁰. En ambos casos, las ‘desviaciones’ de la unidad de plan se atribuyeron al cambio en las condiciones ambientales.

Por otro lado, el conflicto entre los modelos escalar, geográfico y divergente de la diversidad orgánica jugaron un papel esencial en la configuración de la idea darwinista de la divergencia histórica de las especies. La vinculación leibniziana entre los conceptos de gradación, progreso y desarrollo⁷¹ fue fundamental para empezar a plantear la transformación histórica de la forma, aunque no es hasta el siglo XIX cuando la concepción auténticamente morfológica y dinámica de la *scala naturae* empieza a formularse, en el marco del epigenetismo y gracias a la vía de investigación abierta por Herder y desarrollada por la *Naturphilosophie*⁷². La interpretación dinámica de la escala de los seres y la proliferación de metáforas alternativas como el mapa, la red o el árbol para ordenar la diversidad morfológica fueron esenciales para empezar a plantear la divergencia histórica de la organización animal. Es más: como veremos en la próxima sección, la embriología comparada había propuesto ya un modelo divergente del desarrollo para explicar las semejanzas y diferencias entre los animales, asociando las semejanzas a la comunidad de desarrollo y las divergencias a las condiciones de existencia. Aunque limitada al interior de los tipos, el desarrollo de la embriología comparada acabó permitiendo la postulación de una ‘epigénesis histórica’ de las especies. Extendiendo el concepto goethiano de metamorfosis a la escala filogenética, Pander postula que a partir de una materia indiferenciada, las transformaciones morfológicas pueden dar lugar a distintas formas tanto en la ontogenia como en su transformación geológica. También von Baer reconoció la posibilidad de una transformación histórica de las especies análoga a la diferenciación embriológica, aunque fue Owen quien llevó más allá la analogía entre las divergencias

⁶⁸ Farber, “The type-concept in zoology during the first half of the nineteenth century,” 111; Ruse, *La revolución darwinista*, 189-190.

⁶⁹ S. Schmitt, “From eggs to fossils: epigenesis and transformation of species in Pander's biology,” *The International Journal of Developmental Biology* 49, n.º. 1 (2005): 1-8.

⁷⁰ E. Geoffroy Saint-Hilaire, “Le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales,” *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France* 12 (1833): 63-92.

⁷¹ Cfr. “Prefacio” a los *Nouveaux essais sur l'entendement humain*, 1703-1705.

⁷² Russell, *Form and function*, 215.

embriológica y filogenética⁷³, concibiendo la evolución como el proceso de divergencia creciente que observamos en los cuatro arquetipos animales, tanto en el desarrollo como en el registro fósil.

La elegante solución de la teoría de la descendencia con modificación a los problemas de la morfología permitió que el único capítulo del *Origen* dedicado a las “afinidades mutuas de los seres orgánicos”⁷⁴ fuese suficiente para convertir a la embriología y la anatomía comparadas al evolucionismo^{75 76}: por un lado, admitiendo la impotencia de las consideraciones funcionales para dar cuenta de las afinidades formales reveladas por la morfología (“Nada puede ser más desesperanzador—dice Darwin—que intentar explicar esta similitud de patrón en los miembros de la misma clase por su utilidad, o por la doctrina de las causas finales”), “la unidad de tipo se explica por la comunidad de descendencia”; por otro, la teoría de la selección natural da cuenta de la diversidad morfológica en virtud de la adaptación de los organismos a sus *condiciones de existencia*⁷⁷.

De este modo, la teoría de la descendencia con modificación introduce entre los conceptos de forma y función una distancia que la propia morfología trascendental no había podido trazar de un modo definitivo: por vez primera, la unidad de tipo y las condiciones de existencia no intentan reducirse entre sí; ambas se aceptan como fenómenos igualmente existentes pero absolutamente distintos, dadas las distintas causalidades a las que responden; en palabras de Gegenbaur: “La Adaptación y la Transmisión son [...] alternativamente efectivas, la primera representa el principio modificador, la segunda el conservador”⁷⁸. Si bien la selección natural se postula como la causa última de todos los rasgos homólogos, la separación entre las teorías del origen común y la selección natural permitió que la anatomía y la embriología comparadas conservaran la definición de sus conceptos básicos y la metodología para el establecimiento de la identidad estructural en el nuevo marco filogenético. Puesto que la unidad morfológica y la diversidad funcional respondían a causalidades independientes, el objeto de la morfología permaneció intacto, y la morfología evolucionista pudo concentrarse en la caracterización de las correspondencias y transformaciones morfológicas, ignorando tanto las analogías como los mecanismos adaptativos responsables de las variaciones sufridas por un mismo órgano. Como señaló Haeckel, la diferencia oweniana entre homología y analogía podía plantearse en virtud de las causalidades asociadas a cada caso: los órganos homólogos son aquellos

⁷³ Camardi, “Richard Owen, Morphology and Evolution.”

⁷⁴ Darwin, *Origen*, cap. 14.

⁷⁵ S. F. Gilbert, “The morphogenesis of evolutionary developmental biology,” *International Journal of Developmental Biology* 47, n.º. 7 (2003): 467-478.

⁷⁶ El caso más ilustrativo es el de la obra de Gegenbaur: *Elementos de Anatomía Comparada*, que en tan sólo una reedición pasaron de ser un perfecto ejemplar de la morfología idealista a convertirse en el texto clásico de la morfología evolucionista.

⁷⁷ Darwin, *Origen*, 206

⁷⁸ C. Gegenbaur, *Elements of comparative anatomy*, trad. F. J. Bell y E. R. Lankester (London: Mac-Millan and Co., 1878), 8-9; Russell, *Form and function*, 264.

“adquiridos por medio de la ascendencia común” y los análogos los “originados debido a una adaptación similar a las condiciones ambientales”⁷⁹. La morfología evolucionista debía ocuparse (como lo hiciera la morfología pura) de la homología de las partes. Así, la homología entre las extremidades de los vertebrados, el hecho de que todas ellas (“la mano del hombre, hecha para coger; la del topo, hecha para minar; la pata del caballo, la aleta de la marsopa y el ala de un murciélago”) estén “construidas según un mismo patrón y encierren huesos semejantes en las mismas posiciones”⁸⁰ se explica por su descendencia de un antepasado común a todos los mamíferos, aves y reptiles cuyos miembros estaban “construidos según el plan actual, cualquiera que fuese el fin para que sirviesen”⁸¹. Un asunto posterior y conceptualmente distinto vendrá dado por la variación de las estructuras morfológicas (la longitud de los dígitos o las membranas interdigitales), que habrán de explicarse como resultado de la selección de adaptaciones individuales. El valor fisiológico de un órgano—dice Gegenbaur—sólo debe considerarse en segundo lugar, al reconstruir las transformaciones sufridas por un mismo órgano⁸². Los órganos rudimentarios muestran ejemplarmente la independencia funcional de la genealogía, pues “pueden compararse con las letras de una palabra que se conservan todavía en la escritura, pero que son inútiles en la pronunciación, aunque sirven de guía para su etimología”⁸³.

Al igual que el concepto de homología, la noción de plan corporal se interpretó como resultado de la ascendencia común y los arquetipos se convirtieron en los ancestros comunes a los grandes *Baupläne* en los que la morfología trascendental había agrupado la diversidad orgánica. El principio de la monofilia hizo posible, además, establecer vínculos entre tipos que se habían creído irreductibles: las formas generalizadas de Owen, los tipos proféticos de Agassiz o las conexiones que Gegenbaur había imaginado entre los tipos primitivos, se convirtieron en “eslabones intermedios”⁸⁴.

Como acabamos de comprobar, la morfología evolucionista interpretó la teoría darwinista como una explicación de los problemas caracterizados por la morfología pura. Con la Síntesis Moderna, sin embargo, la identidad morfológica se redefine en términos genealógicos: dos estructuras pueden llamarse homólogas si y sólo si proceden de un mismo antepasado. La definición filogenética de la identidad morfológica tuvo efectos devastadores para la morfología, poniendo en peligro su propia existencia y, con ello, el valor conceptual del pasado de la disciplina: si las relaciones entre

⁷⁹ Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte u Descendenz-Theorie*. Jena: Georg Reimer. Vol. 1: 204. Cit. en Brigandt, “A Theory of Conceptual Advance,” 186.

⁸⁰ Darwin, *Origen*, 578.

⁸¹ *Ibid.*, 580?

⁸² *Grundzüge der vergleichenden Anatomie*, 2ª ed. (1870), 6. Cit. en Russell, *Form and Function*, 261.

⁸³ Darwin, *Origen*, 606.

⁸⁴ *Ibid.*, 469.

los organismos se definen exclusivamente como genealógicas, la investigación morfológica de las semejanzas y diferencias entre las partes y los planes corporales pierde toda pertinencia. De hecho, muchos teóricos de la Síntesis interpretaron la ausencia de propuestas evolucionistas en la morfología pre-darwinista como un síntoma evidente de la incapacidad esencial de la morfología para contribuir a la teoría evolutiva moderna. El ‘tipologismo’ fue, de nuevo, acusado de esta ‘ceguera’: hasta la publicación del *Origen*—sostiene Ghiselin, las relaciones naturales entre las formas se definían “mediante postulados metafísicos”⁸⁵.

En realidad, la morfología evolucionista estaba sumergida en una profunda crisis desde finales del siglo XIX, desatada, como veremos más adelante, por razones internas a la propia disciplina. Excluida de la integración disciplinaria que daría lugar a la Síntesis Moderna, la morfología evolucionista fue relegada definitivamente al ostracismo académico. No obstante, desde finales de los setenta del siglo pasado, en el contexto del renacimiento experimentado por la morfología, tanto biólogos como filósofos e historiadores de la biología han cuestionado el carácter excluyente de los conceptos de tipo y comunidad de descendencia⁸⁶, permitiendo reinterpretar el rol histórico jugado por la morfología pre-evolucionista y rescatar su actualidad.

Como señala Amundson, el gran error historiográfico y filosófico de la Síntesis Moderna radica en haber asumido que la creencia en algo ha de venir necesariamente acompañada de una explicación cuando (como demuestra el realismo de Galileo respecto a las órbitas planetarias o el de Mendeleiev respecto a la periodicidad de los elementos) el establecimiento del *explanandum* no exige el compromiso con ningún tipo de causalidad⁸⁷. Como ya apuntamos en el capítulo anterior, la definición de la forma y el establecimiento de la semejanza morfológica es un estadio epistemológico previo e independiente de su interpretación. Desde el punto de vista de la forma pura, mientras la definición de los sujetos del cambio se haga depender de su morfología, resulta indiferente que las transformaciones estructurales se interpreten como ideales, embriológicas o históricas. No en vano, la historia de la morfología decimonónica reproduce el orden conceptual que sigue la relación entre identidad y genealogía. En este sentido, puede decirse—parafraseando a Amundson—que la morfología pura desempeñó un rol análogo al jugado por Kepler en relación a la mecánica newtoniana: desvelar una legalidad geométrica que más tarde requeriría ser explicada por leyes causales⁸⁸. Al margen de su compromiso con el evolucionismo, la morfología ra-

⁸⁵ Ghiselin, *El triunfo de Darwin*, 102.

⁸⁶ Russell, *Form and function*, 302-303; Amundson, “Typology Reconsidered”; M. A Di Gregorio, “A wolf in sheep's clothing: Carl Gegenbaur, Ernst Haeckel, the vertebral theory of the skull, and the survival of Richard Owen,” *Journal of the History of Biology* 28, n.º. 2 (1995): 247-280; L. K. Nyhart, *Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900* (University Of Chicago Press, 1995); Camardi, “Richard Owen, Morphology and Evolution”; P. J. Bowler, *Life's splendid drama: evolutionary biology and the reconstruction of life's ancestry, 1860-1940* (University of Chicago Press, 1996); J. Maienschein, “Epistemic Styles in German and American Embryology,” *Science in Context* 4, n.º. 02 (1991): 407-427.

⁸⁷ Amundson, *The Changing Role of the Embryo*.

⁸⁸ Amundson, *The Changing Role of the Embryo*.

cional fue, de hecho, consciente de la irreductibilidad entre las ‘explicaciones’ morfológica y genealógica de la identidad: el “parentesco genético” entre las formas animales y vegetales—dice Röttimeyer—no es “un parentesco de consanguinidad directo por herencia” sino “un parentesco de las formas, análogo al que existe entre los diversos cristales de un mismo sistema cristalográfico, entre sí combinados, un parentesco morfológico basado en diferentes maneras de emplear elementos del mismo valor”⁸⁹. Cuando Darwin reduce la unidad de tipo a la semejanza entre los organismos de una misma clase⁹⁰, excluyendo la homología serial, el parentesco morfológico y el parentesco hereditario se ligan inextricablemente, permitiendo que, en última instancia, las relaciones morfológicas se subordinen a las condiciones de existencia.

Sin duda, el evolucionismo transformó los objetivos epistemológicos de la anatomía y la embriología comparadas, que no se proponían ya revelar afinidades estructurales y construir el arquetipo, sino reconstruir el árbol de la vida mediante el establecimiento de formas ancestrales, relaciones genealógicas y patrones de transformación filogenética. El ‘entusiasmo evolucionista’ hizo que en las definiciones de la semejanza de Gegenbaur, Haeckel o Huxley, las dimensiones fenoménica y causal de la identidad estructural acabaran confundándose. No obstante, si en lugar de atenernos al discurso explícito de los morfólogos examinamos sus prácticas, las identidades estructurales se establecieron por los criterios anatómico y embriológico, infiriendo de ellas la ascendencia común y no a la inversa⁹¹.

Cuando en la década de los cuarenta la imposición académica de la Síntesis Moderna amenazó la propia existencia de la morfología, la distancia entre los métodos morfológico y genealógico volvió a reivindicarse en un sentido muy similar al que lo hiciera la morfología trascendental. Como señalara Zangerl, “[l]a teoría morfológica explica cómo un complejo estructural puede derivarse, idealmente, de otro, pero no afirma que uno represente la condición ancestral del otro en el sentido de relaciones sanguíneas”⁹². Del mismo modo, para Woodger, las “transformaciones son relaciones”⁹³, y estas pueden ser de naturaleza lógico-matemática o material (histórica): en ambos casos, se establece una relación entre elementos que pueden transformarse entre sí, ya sea matemáticamente o mediante procesos naturales.

En definitiva: la labor de la biología comparada es epistemológicamente previa al establecimiento de relaciones genealógicas, pues estas se infieren a partir del reconocimiento de la semejanza entre las partes, y no a la inversa: *la identidad genealógica puede explicar, por tanto, la identidad estructural, pero no confundirse con ella*. Ahora bien: aceptando la irreductibilidad conceptual de las identidades morfológica

⁸⁹ L. Röttimeyer, *Morfología e Historia del esqueleto de los vertebrados*, 1856. En *Obras menores*, I, 58. Rádl, *Historia de las teorías biológicas*, vols. II, 22.

⁹⁰ Darwin, *Origen*, cap. 6.

⁹¹ Remane, *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*.

⁹² Zangerl, “The methods of comparative anatomy,” 371.

⁹³ Woodger, “On biological transformations,” 98.

y genealógica, ¿puede mantenerse que las semejanzas estructurales se explican siempre por la comunidad de descendencia?

Homologías y homogenias

La discusión contemporánea en torno a la relación entre la identidad estructural y genealógica se ha dirimido fundamentalmente en el terreno del debate sobre el concepto de homología. Desde los orígenes de la morfología evolucionista, se reconocieron tres grandes fenómenos relativos a la identidad entre las partes que cuestionaban la inferencia de la ascendencia común a partir de la homología estructural.

En primer lugar, dos grandes evidencias impiden atribuir un origen común a las partes homólogas en ausencia de evidencia paleontológica:

– Por un lado, existen convergencias morfológicas o semejanzas estructurales esenciales que no pueden atribuirse a un origen común porque han evolucionado de forma independiente en tipos filogenéticamente distantes. Es el caso de ciertas estructuras pertenecientes a distintos filos, como la palmación interdigital en aves acuáticas, anfibios y mamíferos, pero también a poblaciones reproductivamente aisladas de una misma especie, como las variaciones estructurales del patrón osteológico del autopodo en salamandras neotropicales⁹⁴.

– Por otro lado, muchas identidades morfológicas pueden deberse a la semejanza entre las leyes que gobiernan su desarrollo y no a su ascendencia común. Como veremos en detalle más adelante, las homologías ontogenéticas son particularmente abundantes entre las formas genéricas de los primeros estadios del desarrollo de filos muy diversos como el estadio de blástula, una bola esférica de células que puede considerarse resultado necesario de la mecánica de la división celular.

En segundo lugar, las homologías internas no pueden atribuirse a la comunidad de descendencia: si bien—como argumentara Darwin—la columna vertebral o el cuerpo segmentado de los insectos pueden retrotraerse a las respectivas partes ancestrales en un antepasado común⁹⁵, la propia identidad entre las partes no puede explicarse en virtud de una historia filogenética compartida. A diferencia de la sistemática evolucionista, que ignora la homología serial por ser inútil para los propósitos de la clasificación filogenética, la morfología se ocupa de la semejanza tanto intra como inter-específica. De hecho, al principio la morfología evolucionista consideró la metamería un subtipo de homología, ilustrando la continuidad entre la morfología idealista y evolucionista. Con el tiempo, cuando el término homología se identificó con la ascendencia común, los morfólogos continuaron investigando la homología serial, pero prefirieron acuñar nuevos términos para nombrarla, como ‘homonimia’ en el caso de Remane.

⁹⁴ P. Alberch, “Morphological variation in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*,” *Evolution* 37, n.º. 5 (1983): 906–919.

⁹⁵ Darwin, *Origen*, 581-582.

La identidad esencial entre las partes de organismos no relacionados filogenéticamente, las semejanzas morfológicas debidas a mecanismos ontogenéticos y las homologías seriales exigen recuperar la definición exclusivamente estructural de homología que manejara la morfología pre-evolucionista: son homólogos los órganos “que coinciden hasta cierto punto en estructura y composición, posición, disposición y relación con los órganos vecinos”⁹⁶. Según Roth, el hecho de que la homología exista a diferentes niveles y pueda deberse a distintas causas no significa que no sea un único fenómeno: “lo que se necesita no son definiciones distintas, sino diferentes explicaciones”⁹⁷. El establecimiento de la homología estructural es un paso epistemológico previo e independiente de la inferencia de relaciones filogenéticas. En este sentido, a la hora de definir la homología, la mayor parte de los morfólogos evolucionistas habla de ‘definiciones operacionales’, necesarias para alcanzar una explicación causal sin ser ellas mismas explicativas⁹⁸.

Dado que la identidad estructural no es suficiente para inferir la identidad genética, teniendo en cuenta la dimensión causal de la homología es necesario distinguir distintos fenómenos de semejanza estructural. Utilizando la terminología de Lankester⁹⁹, la homología filogenética (*homogenia*) hace referencia a la continuidad debida a comunidad de descendencia; la *homoplasia* es la homología debida a la acción de fuerzas ontogenéticas o ambientes similares e incluye, por tanto, a la homología serial. Desde el triunfo de la Síntesis Moderna, han sido muchos los paleontólogos, anatomistas y embriólogos que, denunciando la circularidad explicativa en la que incurre la reducción de la semejanza morfológica a la ascendencia común, han recuperado esta distinción¹⁰⁰.

La *homogenia* es, por tanto, un fenómeno más restringido que la homología donde la identidad morfológica se corresponde con la continuidad morfológica. Desde esta perspectiva, las partes son homólogas en tanto que unidades evolutivas. La función no puede ser criterio de homología, pues no se transmite evolutivamente, a diferencia de una estructura o un proceso¹⁰¹. Los enunciados de homología han de especificar

⁹⁶ Hertwig. “Ueber die Stellung der vergl. Entwicklungslehre zur vergl. Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie” *Handb. vergl. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, iii., 3, pp. 149-80, Jena, 1906, 151. Cit. En Russell, *Form and Function*, 356

⁹⁷ V. L. Roth, “Within and Between Organisms: Replicators, Lineages, and Homologues,” en *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*, ed. B. K. Hall (Academic Press, 2000), 310-337.

⁹⁸ J. A. Bolker, “Modularity in Development and Why It Matters to Evo-Devo,” *Amer. Zool.* 40, n.º. 5 (2000): 770-776.

⁹⁹ Las distinciones establecidas por Lankester para clarificar la relación entre las correspondencias morfológicas y las distintas causalidades asociadas a estas últimas continúan siendo el referente teórico en la morfología evolucionista contemporánea, jugando un rol análogo al de Owen en la morfología teórica.

¹⁰⁰ V. L. Roth, “On homology,” *Botanical Journal of the Linnean Society* 22, n.º. 1 (1984): 13-29; Roth, “Homology and hierarchies.” Cfr. referencias en de Pinna, “Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm,” 372.

¹⁰¹ Gilbert y Bolker, “Homologies of process and modular elements of embryonic construction.”

qué aspectos han sido conservados y a qué escala de la jerarquía taxonómica: las relaciones de identidad sólo pueden establecerse entre estructuras pertenecientes a la misma escala: aquella en la que demuestran ser estables¹⁰². Por un lado, la continuidad morfológica no es siempre equiparable con la continuidad genealógica; las alas del pájaro y del murciélago (en tanto que extremidades tetrápodos), por ejemplo, son homólogas en su posesión de una ulna, pero no de una superficie utilizada para el vuelo. Por otro lado, la biología comparada ha revelado que la evolución opera con unidades modulares a todas las escalas de organización: secuencias genéticas y motivos proteicos, tipos celulares, geometrías tisulares, configuraciones óseas... Las partes morfológicas demuestran una autonomía ontológica también desde una perspectiva diacrónica, pues en muchos casos se han conservado a lo largo de la evolución a pesar de la variación de sus componentes moleculares, celulares y tisulares.

Como vimos arriba, la distinción epistemológica entre el establecimiento de las semejanzas morfológicas y la inferencia de la ascendencia común es también fundamental en la construcción cladística de cladogramas. No obstante, la conceptualización de las partes en la taxonomía y la morfología evolucionistas se demuestran radicalmente irreductibles: en la sistemática evolucionista y la cladística, las partes orgánicas se identifican en virtud del lugar que ocupan en la filogenia de un linaje, lo que convierte a la estructura en un criterio siempre subordinado a la determinación de la ascendencia común y excluye la homología interna. Sin embargo, dado que en la morfología evolucionista la semejanza estructural es el fenómeno primario, la identidad morfológica es—al igual que en la morfología pura—objeto de investigación en todas sus manifestaciones, desde las convergencias morfológicas hasta las metamerías: ni las homologías intraorgánicas son entidades despreciables ni las homoplasias meras evidencias falsificadoras de la ascendencia común; al contrario: ambos fenómenos morfológicos son parte esencial del *explanandum* de la morfología evolucionista.

Baüplane y ancestros

La distinción entre identidad morfológica y continuidad genealógica es también fundamental en las controversias en torno al concepto de plan corporal. Como han señalado Jensen y Budd¹⁰³, gran parte de los equívocos relativos a la comprensión del origen evolutivo de los filos se habría derivado de las tensiones que resultan de pensar simultáneamente los filos como agrupamientos filogenéticos y morfológicos. Partiendo de la diferencia entre el plan corporal compartido por los miembros de un filo y sus afinidades filogenéticas, Jensen y Budd distinguen entre la cladogénesis y el origen de los rasgos: en la historia temprana de un clado, cuando los rasgos básicos del plan corporal de un grupo todavía tenían que emerger, los miembros de linajes her-

¹⁰² Roth, “Homology and hierarchies”; Brigandt, “Typology now”; Laubichler y Wagner, “Organism and Character Decomposition.”

¹⁰³ Budd y Jensen, “A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla.”

manos de diferentes clados debieron ser muy similares. De nuevo, por tanto, resulta imprescindible distinguir entre la identidad morfológica y genealógica si queremos comprender el origen de los planes corporales y el nacimiento evolutivo de los filos.

La mayor parte de biólogos evolucionistas ha censurado el carácter ahistórico y tipológico de las definiciones exclusivamente morfológicas de la semejanza¹⁰⁴. Desde esta perspectiva, la identidad estructural sólo se convierte en una entidad científicamente legítima cuando se desvela la causalidad filogenética que la gobierna. De hecho, Lankester opinaba que el concepto de homología debía desaparecer porque revelaba un idealismo platónico incompatible con el evolucionismo¹⁰⁵. Del mismo modo, Rieppel denuncia los proyectos estructuralistas de orientación matemática, que aprehenden las relaciones de sistemas lógicos en un contexto ahistórico, algo imposible en el caso de los organismos, “sistemas generativos por excelencia”¹⁰⁶. En esta misma línea, asumiendo la crítica sintética al pensamiento tipológico, muchos morfólogos han recuperado la concepción del plan corporal como una representación de un organismo realmente existente en el pasado:

la atención del morfólogo tiende a estar centrada en la forma e implica en cierta medida un aspecto tipológico—tipológico en el sentido de que hay alguna imagen visual concreta. Los estudiantes con esta perspectiva no son los villanos recalcitrantes del campo de la evolución que describe Mayr [...] Lo que a menudo puede parecer un punto de vista puramente tipológico no está, de hecho, basado en un desprecio o ignorancia de conceptos poblacionales y variabilidad sino en una preocupación inicial por los estadios evolutivos representados por algún género o especie...¹⁰⁷

En el extremo opuesto, algunos morfólogos han recuperado la perspectiva goethiana para negar toda pertinencia a la inclusión de la temporalidad evolutiva en la conceptualización del tipo, censurado el concepto filogenético de homología. Ebach¹⁰⁸ plantea el conflicto entre la visión morfológica y filogenética de la unidad de plan en los siguientes términos: mientras que desde la perspectiva *intuitiva* dos organismos están relacionados porque comparten la misma estructura, desde la perspectiva *analítica* los homólogos están relacionados por un mecanismo como la descendencia. Dado que la filogenia es un proceso inobservable por definición—argumenta Ebach, la

¹⁰⁴ Scholtz, “Baupläne versus ground patterns.”

¹⁰⁵ R. Lankester, “On the use of the term homology,” *The Annals and Magazine of Natural History* 6 (1870): 34-35.

¹⁰⁶ Olivier Rieppel, “Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes,” *Journal of the History of Biology* 23, n.º. 2 (Juillet 1, 1990): 294.

¹⁰⁷ E. C Olson, “Morphology, paleontology, and evolution,” *Evolution after darwin* 1 (1960): 535. Cit. en A. C Love, “Typology reconfigured: from the metaphysics of essentialism to the epistemology of representation,” *Acta Biotheoretica* 57, no. 1 (2009): 70.

¹⁰⁸ Ebach, “Die Anschauung and the archetype.”

perspectiva filogenética convierte al modelo (y no al fenómeno mismo) en objeto de atención, separando la experiencia del pensamiento.

Sin embargo, si definimos la homología filogenética como la identidad morfológica debida a la comunidad genealógica, esta objeción deja de ser pertinente: el fenómeno sigue siendo la identidad estructural, pero a esta se le añade otra dimensión fenoménica, a saber: la continuidad genealógica. No obstante, nuestra defensa de la posibilidad de articular las identidades morfológica y genealógica no implica que compartamos la censura al concepto morfológico de tipo que describíamos arriba. En el capítulo anterior argumentamos en detalle la legitimidad de la abstracción morfológica de las propiedades formales de los objetos biológicos. Por otro lado—como veremos en el próximo epígrafe, la reconceptuación de la dinámica de la forma permite reformular el concepto de tipo característico de la morfología pura, incluyendo un dinamismo ausente tanto en ciertas formulaciones de la morfología racional decimonónica como en la morfología teórica contemporánea.

2.1.2. La evolución morfológica

La independencia entre la identidad estructural y genealógica no implica que la introducción del tiempo evolutivo no tenga consecuencias radicales para la conceptualización del morfoespacio. De hecho, si la morfología quedó al margen de la Síntesis Moderna no fue sólo porque la identidad morfológica se redujese a la ascendencia común, sino fundamentalmente porque el tipo de *explananda* caracterizado por la investigación descriptiva y teórica de la forma resultaba inexplicable en el marco causal darwinista. Identificada con el pensamiento tipológico, la Síntesis Moderna vio en la morfología evolucionista una herencia indeseable de la morfología idealista y el dominio problemático de la biología evolutiva dejó de ser la evolución morfológica. El rol de las disciplinas morfológicas (a saber: la anatomía y la embriología comparadas y la paleontología) se redujo entonces al de meras transmisoras de la evidencia de la evolución e incluso se abogó por su desaparición; según Dobzhansky, la morfología había tenido su papel de ‘registradora’ del pasado en las décadas posteriores al nacimiento del darwinismo, pero se había vuelto innecesaria en un siglo que, convertido al evolucionismo, había de dedicarse a investigar las causas (genéticas) de la transformación de las especies¹⁰⁹.

Cuando a finales de los setenta, después del “largo período de letargo post-darwinista”¹¹⁰ la morfología comparada volvió a despertar en el marco de la biología evolucionista, el rol explicativo (y no meramente demostrativo) de la descripción de la forma empezó a reivindicarse. Desde esta perspectiva, la morfología no sólo ofrece evidencia para la construcción de los árboles filogenéticos, sino que define con nuevos conceptos teóricos el dominio problemático al que nos enfrenta la evolución mor-

¹⁰⁹ T. G. Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species* (New York: Columbia University Press, 1937).

¹¹⁰ G. V. Lauder, “Preface,” en *Form and Function* (Chicago: Chicago University Press, 1982), xi.

fológica, a saber: “¿Cuál es el patrón de cambio evolutivo que queremos explicar? ¿Cuáles son las unidades de cambio evolutivo a escala fenotípica?”¹¹¹.

De la identidad a la estabilidad morfológica

Frente a la ontología darwinista, articulada alrededor del cambio gradual y constante de los rasgos de los individuos que componen las poblaciones biológicas, la investigación morfológica de la *dinámica evolutiva*, es decir, “cómo la evolución se mueve de una región del morfoespacio a otra”¹¹², ha dado lugar a una concepción muy distinta de los patrones evolutivos: (i) la identidad entre las formas que se agrupan en ciertas regiones del espacio de formas posibles se convierte en el problema de la estabilidad morfológica¹¹³; (ii) los ‘vacíos morfológicos’ entre las regiones pobladas del morfoespacio se traducen en ‘saltos’ relativos en el tiempo.

Desde la perspectiva de la estabilidad morfológica y frente a la demonización sintética del ‘anti-evolucionismo’ de la morfología predarwinista, tanto el eternalismo aristotélico como ciertas formulaciones de la morfología trascendental aparecen bajo una nueva luz.

El postulado de la eternidad de las especies ha sido el blanco predilecto, junto a la teleología, de los detractores de la biología aristotélica. Sin embargo, la defensa aristotélica de la constancia de las morfologías no puede interpretarse como una apuesta por el eternalismo platónico (reflejo de la divina perfección del Cielo en el mundo sublunar) frente al evolucionismo empedoclíteo, pues la eternidad de las formas orgánicas no es una solución sino un problema. La potencia explicativa de la solución que ofrece Aristóteles en su teoría de la generación desbordaba tanto al idealismo platónico como al mecanicismo de los fisiólogos presocráticos¹¹⁴: la eternidad de las especies no radica en las propiedades que la caracterizan—como ha pretendido la historiografía sintética, sino que los individuos participan en ella a través de su reproducción¹¹⁵: a diferencia de las entidades artificiales, cuya persistencia es meramente material, los seres vivos reproducen su forma a través de un proceso estable de generación¹¹⁶. Por tanto, a la hora de comprender la cuestión de la eternidad de las formas, hemos de distinguir dos posiciones radicalmente distintas: la concepción atemporal

¹¹¹ G. P. Wagner y H. C. E. Larsson, “What is the promise of developmental evolution? III. The crucible of developmental evolution,” *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 300B, n.º. 1 (2003): 1-4.

¹¹² Rasskin-Gutman, “Morphological modularity and macroevolution,” 215.

¹¹³ M. Grene, “Two evolutionary theories,” *The British Journal for the Philosophy of Science* 9, n.º. 34 (1958): 110-127.

¹¹⁴ I. Düring, *Aristóteles*, trad. Bernabé Navarro (México D.F.: Universidad Autónoma de México, 1966), 821-826; Crubellier y Pellegrin, *Aristote*, 821.

¹¹⁵ Aristóteles, *DA*, II. 4, 415a 26b7. También en *GA*, II. 731b, 32-37a2. Cfr. Crubellier y Pellegrin, *Aristote*, 247.

¹¹⁶ Aristóteles, *Física*, 193b, 8-13.

característica del idealismo platónico y la preocupación aristotélica por la (eterna) estabilidad de las especies.

La misma distinción entre la concepción atemporal de la forma y la preocupación por la estabilidad morfológica mantenida a través de la reproducción ha de tenerse en cuenta a la hora de valorar las distintas posiciones teóricas que se manejaron en la morfología decimonónica pre-evolucionista. En el contexto del idealismo platónico, los *Naturphilosophen* contemplaron el morfoespacio como una realidad atemporal, pero aquellos naturalistas que, como Owen, desarrollaron su investigación en el marco interpretativo de la embriología, abordaron el problema del orden morfológico desde la perspectiva aristotélica de la reproducción de la forma¹¹⁷.

Naturalmente, la eternidad o la inmutabilidad de la estabilidad morfológica simplifica el dominio problemático, pues prescinde por definición del enigma del origen primero de las formas orgánicas y de su transformación evolutiva, pero como problema ontológico puede considerarse conceptualmente análogo al interrogante de partida de toda teoría de la forma contemporánea, a saber: porqué se genera, generación tras generación, el mismo tipo de organismos.

En el contexto evolucionista, la paleontología se revela la disciplina morfológica esencial en la articulación de esta nueva concepción de la estructura de los patrones evolutivos. Al considerar los patrones filogenéticos como el resultado esperado de los procesos evolutivos, para Darwin y más tarde para los teóricos de la Síntesis Moderna, la paleontología sólo aporta una fenomenología dedicada a documentar deficientemente los senderos del pasado. Desde el *Origen*, los hechos legados por los fósiles se consideran incompletos: los saltos en el tiempo geológico se interpretan como un producto derivado de la imperfección del registro fósil, no de los propios mecanismos evolutivos¹¹⁸. Sin embargo—como reconociera Simpson en la primera edición de *Tempo and mode in evolution*¹¹⁹, el acceso de la paleontología al tempo evolutivo le otorga una misión privilegiada en la aportación de nueva teoría (no sólo fenomenología) a la biología evolutiva: la caracterización de los patrones evolutivos y, muy en particular, de la lógica macroevolutiva, permite inferir el tipo de modos o procesos que los gobiernan.

Desde la publicación del *Origen*, muchos paleontólogos señalaron la ausencia de formas intermedias en el registro fósil. A partir de la década los setenta, la autonomía de la macroevolución se tomó seriamente en consideración con la postulación de la teoría del equilibrio puntuado o interrumpido¹²⁰, un modelo alternativo al gradualismo para dar cuenta del tempo de la especiación. Si aceptamos la fenomenología que depara la investigación paleontológica—argumentan Eldredge y Gould—el tempo

¹¹⁷ Camardi, “Richard Owen, Morphology and Evolution.”

¹¹⁸ S. J. Gould, “Tempo and Mode in the Macroevolutionary Reconstruction of Darwinism,” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91, n.º. 15 (1994): 6764-6771.

¹¹⁹ George Gaylord Simpson, *Tempo and mode in evolution* (New York: Columbia University Press, 1944).

¹²⁰ N. Eldredge y S. J. Gould, “Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism,” *Models in paleobiology* 82 (1972): 115.

estándar de la especiación se expresa a escala geológica como un origen instantáneo seguido de una larga persistencia morfológica (*estasis*) y marcado por puntuaciones de extinción y cambio. Si bien los ‘saltos’ en el registro fósil pueden atribuirse a la incompletitud del registro fósil, la estasis morfológica es un dato demasiado frecuente como para ser fruto del azar¹²¹. Desde esta perspectiva, dado que la estabilidad o el equilibrio morfológico es la norma, el cambio se concibe como una ruptura infrecuente de un estado esperado y no como una propiedad inherente a las estructuras biológicas. Las discontinuidades en el registro fósil no se deberían tanto a su imperfección como a la propia naturaleza del proceso de especiación.

En realidad, el fenómeno de la especiación no tiene mucho interés desde la perspectiva morfológica. De hecho, el tipo de las hipótesis causales formuladas para dar cuenta del equilibrio puntuado (a saber: la existencia de procesos selectivos a diversos niveles de la jerarquía taxonómica) se inserta perfectamente en el marco teórico darwinista. No obstante, la teoría del equilibrio puntuado nos interesa porque su generalización al tempo de la evolución morfológica nos permite adentrarnos en el tipo de fenomenología del que se ocupa la morfología evolucionista: la estabilidad evolutiva de las partes y los planes corporales, y el problema de las novedades evolutivas.

Los resultados arrojados por la paleontología en las últimas décadas han sido fundamentales en el renacimiento del interés por el fenómeno de la unidad de plan y el cuestionamiento de la adaptación gradual de los planes de organización animal¹²². El registro fósil documenta que al principio del Cámbrico (hace 580 millones de años), en un período de tiempo relativamente breve a escala geológica, aparecieron los grandes planes corporales bilaterales (anélidos, moluscos, nematodos, artrópodos y cordados), incluidos los treinta y cinco *Baupläne* característicos de los filos actuales. Desde entonces, no ha vuelto aparecer ningún plan corporal cualitativamente nuevo; siguiendo un patrón análogo a la distinción ontogenética entre morfogénesis y crecimiento¹²³, después del período morfogenético del Cámbrico, la diversidad morfológica se ha reducido a la variación dentro de estos grandes temas estructurales: una vez originados, los planes corporales han conservado su identidad morfológica a lo largo del tiempo evolutivo; son, de otro modo, evolutivamente *estables*. La misma lógica rige la evolución de las partes: las novedades evolutivas, como el caparazón de las tortugas o las plumas, tienen un origen discreto seguido de una larga estabilidad evolutiva.

Aunque ciertos autores han planteado la dialéctica entre la invarianza y la transformación de la forma como ‘la paradoja de la evolución’ (las estructuras deben mostrar algún tipo de invarianza, lo que—según Rieppel—se opone a su transformación)¹²⁴, como vimos en el capítulo anterior, el concepto morfológico de tipo implica,

¹²¹ Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución*, 790.

¹²² Rasskin-Gutman, “Organized mayhem in Bilateria Baupläne.”

¹²³ W. Arthur, *The origin of animal body plans: A study in evolutionary developmental biology* (Cambridge University Press, 1997), 8.

¹²⁴ Rieppel, “Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes.”

por definición, el vínculo entre las relaciones y las transformaciones morfológicas. La formulación del problema de la identidad morfológica en términos de estabilidad fenotípica permite integrar esta cuestión desde una perspectiva evolutiva: desde el punto de vista de la estabilidad morfológica, los homólogos se conciben como entidades estructurales que subyacen a las transformaciones evolutivas, de modo que el vínculo morfológico entre relaciones y transformaciones adquiere una nueva dimensión temporal. Así, Wagner vuelve a conectar las relaciones y las transformaciones morfológicas en el marco evolucionista, en un sentido conceptualmente similar a la morfología pura: al igual que el concepto de homología no sólo captura la identidad entre las partes, sino que contiene también las variaciones posibles, las unidades evolutivas deben definirse por sus tendencias variacionales, pues son estas disposiciones generativas las que mantienen la identidad de un carácter a lo largo del proceso adaptativo¹²⁵. De hecho, al igual que desde un punto de vista puramente morfológico decíamos que la unidad de plan sólo puede definirse gracias al ‘descubrimiento’ de aquello que permanece invariante en todas las transformaciones, es la evolución independiente de las partes lo que permite identificarlas; así, podemos decir que el húmero es una parte autónoma porque ha cambiado a lo largo de la evolución independientemente de otros homólogos¹²⁶.

En este sentido, el concepto de homología se demuestra radicalmente irreducible al concepto cladístico de sinapomorfia¹²⁷: a diferencia de la homología *taxonómica*, la homología *transformacional*¹²⁸, propia de la anatomía comparada, no se concibe como el mismo estado de carácter, sino como un mismo carácter que sufre modificaciones evolutivas (estados de carácter) en diferentes generaciones.

La estabilidad evolutiva de los homólogos ha conducido a ciertos autores a redefinir el concepto de tipo como un conjunto de homólogos cuya heredabilidad explicaría la estabilidad filogenética de los planes corporales¹²⁹. Desde esta perspectiva, aunque los estados de carácter varíen, el conjunto de caracteres es constante, lo que explicaría la estabilidad de los planes corporales, mientras que si se pierden o se incorporan nuevas partes al plan corporal, nos encontraríamos ante la transformación de un tipo en otro. Sin embargo, como advertíamos en el capítulo anterior, los planes corporales no pueden definirse meramente como un conjunto de homólogos; la definición de plan corporal ha de incluir las posiciones relativas y las conexiones entre las partes que lo conforman. En este sentido, coincidimos con Rudolf Raff, quien, recuperando la concepción de Woodger e introduciendo la dimensión evolutiva, define el Bauplan como “la idea de un plan estructural homólogo que subyace a las transfor-

¹²⁵ von Dassow y Munro, “Modularity in animal development and evolution.”

¹²⁶ I. Brigandt, “Biological kinds and the causal theory of reference,” en *Experience and Analysis: Papers of the 27th International Wittgenstein Symposium Austrian Ludwig Wittgenstein Society, Kirchberg am Wechsel*, ed. Johann Christian Marek and Maria Elisabeth Reicher, 2004, 58-60.

¹²⁷ I. Brigandt, “Homology in comparative, molecular, and evolutionary developmental biology: the radiation of a concept,” *Journal of Experimental Zoology* 299, n.º. 1 (2003): 9-17.

¹²⁸ Patterson, “Morphological characters and homology,” 34.

¹²⁹ Brigandt, “Typology now.”

maciones evolutivas dentro de un grupo taxonómico”¹³⁰. En la misma línea, la definición de tipo como un principio generativo ha renacido entre ciertos autores contemporáneos, incorporando la dimensión evolutiva. Así, Hammen define los tipos como patrones innatos con potencialidades evolutivas que subyacen a la forma externa¹³¹.

La integración evolutiva de la forma

La definición estructural de los planes corporales permite recuperar la concepción de la variación dentro del tipo característica de la morfología pura. En este sentido, a la hora de explicar la evolución de las totalidades orgánicas, la morfología evolucionista se ha enfrentado también al ‘atomismo’ adaptacionista. Ya Bateson había señalado el error de suponer la utilidad de todas las partes animales; sin considerar su integración en la totalidad del organismo, la utilidad de una estructura nunca debe utilizarse como punto de partida para comprender su origen: “Nosotros, los animales, vivimos no sólo en virtud de lo que somos, sino también a pesar de lo que somos”¹³².

En la era de la Síntesis, la obra de Ivan I. Schmalhausen (1884-1963)¹³³ constituye una de las apologías más completas del holismo organicista en el marco evolucionista. Censurando la concepción neodarwinista del organismo como un ‘mosaico de caracteres’ producidos por la selección y de la evolución como ‘diferenciación’, Schmalhausen reivindica la esencialidad de la integración orgánica tanto en la ontogenia como en la filogenia: dado que el organismo es una totalidad integrada, ha de mantener su carácter holista en el curso de la evolución. Schmalhausen postula que, al igual que a lo largo de la ontogenia distintas formas de correlación juegan distintos roles y dominan diferentes estadios del desarrollo, las coordinaciones filogenéticas (la evolución correlativa entre el cerebro y el cráneo, la mandíbula superior e inferior, el alargamiento del cuerpo y la reducción de extremidades en la evolución de los reptiles...) reflejan la naturaleza holista del organismo a lo largo de la evolución.

En los años setenta, el artículo “Las enjutas de San Marco”¹³⁴ se convirtió en la cruzada más célebre contra el ‘atomismo adaptacionista’. La integración orgánica contradice la imagen de un fenotipo atomizado en rasgos aptos, pues al igual que las enjutas de las catedrales góticas—argumentan Gould y Lewontin, muchos rasgos orgánicos son elementos estructural, pero no funcionalmente necesarios. El mentón hu-

¹³⁰ Raff, *The shape of life*, 196.

¹³¹ Hammen, “Type-concept, higher classification and evolution.”

¹³² Ibid., 12.

¹³³ I. Schmalhausen (1938) *The Organism as a Whole in its Individual and Historical Development*. Cit. en G. S. Levit, U. Hossfeld, y L. Olsson, “From the Modern Synthesis to cybernetics: Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884-1963) and his research program for a synthesis of evolutionary and developmental biology,” *Journal of Experimental Zoology* 306B, n.º. 2, Molecular and Developmental Evolution (2006): 89-106.

¹³⁴ S. J. Gould y R. C. Lewontin, “The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme,” *Proceedings of the Royal Society of London* 205, n.º. 1161, Biological Sciences (1979): 581-598.

mano es el ejemplo más célebre: la barbilla no puede considerarse una ‘cosa’, sino el producto de la interacción entre dos campos de crecimiento (el alveolar y el mandibular).

En cualquier caso, la investigación morfológica demuestra también que la frecuencia de la modularidad y la integración puede depender de la escala temporal y jerárquica¹³⁵. La explosión cámbrica, por ejemplo, puede interpretarse como un incremento en la parcelación por especialización celular y tisular, mientras la integración de los planes corporales a lo largo de la historia de los metazoos habría aumentado.

2.2. La morfología del desarrollo

La embriología es el primer lugar donde se plantea el problema de la temporalidad de la forma desde una perspectiva tanto individual como comparada. La ontogénesis es, de hecho, el único proceso biológico de transformación de la forma al que se puede acceder directamente por observación¹³⁶, lo que convierte a la biología del desarrollo en una fuente privilegiada para conceputar los desafíos conceptualmente análogos que plantean las transformaciones evolutivas.

2.2.1. La embriología descriptiva

Como reconociera Gould¹³⁷, la concepción de la unidad en la diversidad como resultado de la transformación de una misma forma en el tiempo aparece ya en el marco teórico del preformacionismo. Y es que si bien la interpretación preformacionista de la ontogenia supuso que sólo la intervención divina pudo haber creado todas y cada una de las formas que—microscópicamente contenidas unas dentro de otras—habrían de poblar la Tierra, la negación de la morfogénesis no implicaba oponerse a admitir la ocurrencia de transformaciones morfológicas; aunque en ciertos casos el homúnculo fue concebido como un adulto en miniatura, tanto Bonnet como Robinet arguyeron que la ontogenia era un proceso mucho más complejo que el mero crecimiento del germen preformado. Para ambos, el error de los epigenetistas residía en haberse dejado engañar no sólo por la invisibilidad de la materia orgánica en las primeras fases del desarrollo, sino también por la aparente heterogeneidad resultante de los cambios drásticos en la “forma, proporciones y posiciones relativas” de las partes, que “no se desarrollan ni al mismo tiempo ni uniformemente”¹³⁸. Si pudiéramos penetrar en el “primer estado de todos los seres organizados”, dice Bonnet,

... descubriríamos un mundo muy diferente del nuestro, un mundo cuyas extrañas decoraciones nos arrojarían a una confusión que aumentaría sin fin.

¹³⁵ Eble, “Morphological modularity and macroevolution.”

¹³⁶ Patterson, “Morphological characters and homology.”

¹³⁷ Gould, *Ontogeny and phylogeny*.

¹³⁸ Bonnet, 1762. Cit. en S. J. Gould, *Ontogeny and phylogeny*, 20.

Allí, un Réaumur, un Jussieu, un Linneo, estarían perdidos. Allí buscaríamos a nuestros cuadrúpedos, a nuestros pájaros, a nuestros reptiles, a nuestros insectos, y en su lugar sólo veríamos extrañas figuras cuyos rasgos irregulares e incompletos nos harían dudar de estar viendo aquello que acabaría convirtiéndose en cuadrúpedos y pájaros¹³⁹.

La investigación morfológica del desarrollo temprano inaugurada por el fundador de la ‘biología del cambio’¹⁴⁰, Caspar Friedrich Wolff (1734-1793), fue esencial para el triunfo del epigenetismo¹⁴¹. A partir de una cuidadosa observación de la generación del intestino en embriones de pollo, Wolff mostró por vez primera la posibilidad de rastrear los sucesivos estadios formativos del embrión y de sus órganos en una serie de imágenes y descripciones. Progresivamente, y paralelamente al desarrollo de la microscopía, fueron caracterizándose los estadios ontogenéticos que se suceden en la generación de los animales.

En general, suele darse por supuesto que con la asunción del epigenetismo, el fenómeno de la morfogénesis quedó bien establecido; a partir de entonces, tanto la historia como la filosofía de la biología se limitan a problematizar las causas de la generación de la forma. La explicación de la morfogénesis es, en efecto, uno de los problemas centrales de la biología, pero, de nuevo—como advierte Thom, antes de sumergirnos en el problema de la explicación, “se plantea el problema de la descripción”¹⁴². Como reconociera el embriólogo Wilhelm His (1831-1904), la forma orgánica no es un problema autoevidente a la espera de explicación mecánica¹⁴³. En este contexto, las representaciones visuales de la ontogenia, que a lo largo del XIX relevaron en importancia a las descripciones textuales, asentando el marco donde se desarrolló la nueva ciencia de la embriología¹⁴⁴, tendrán una importancia radical.

Dedicamos esta sección a examinar las dos grandes problemáticas que, desde la perspectiva de la embriología descriptiva, han determinado el debate sobre la conceptualización y la representación del desarrollo: (1) la caracterización de las diversas

¹³⁹ C. Bonnet, *Contemplation de la nature*, 2nd ed. (Amsterdam: Chez M.-M. Rey, 1769), 158-159.

¹⁴⁰ Oppenheimer, *Essays in the History of Embryology and Biology* (Cambridge, Mass.: M.I.T. Press, 1967), 135.

¹⁴¹ A principios del siglo XIX, *De Formatione Intestinorum* se tradujo al alemán. Hasta que la microscopía no permitió vislumbrar los estadios más tempranos de la ontogénesis y caracterizar, finalmente, la naturaleza de las células sexuales que participan en la generación, el epigenetismo y el preformacionismo fueron igualmente especulativos, fundados en interpretaciones distintas de resultados experimentales confusos.

¹⁴² R. Thom, “Comment la biologie moderne redécouvre la kinésis d’Aristote,” *Le Bulletin d’histoire et d’épistémologie des sciences de la vie*, 1998, 202.

¹⁴³ Hopwood, ““ Giving Body” to Embryos.”

¹⁴⁴ N. Hopwood, “A history of normal plates, tables and stages in vertebrate embryology,” *The International journal of developmental biology* 51, n.º. 1 (2007): 1-26; N. Hopwood, “Visual standards and disciplinary change: Normal plates, tables and stages in embryology,” *History of science* 43 (2005): 239–303. investiga las prácticas de representación de series ontogenéticas: cómo se seleccionaron los espécimenes representativos de cada especie, cómo se organizaron en series ontogenéticas, y cómo se comparó el desarrollo de distintos vertebrados.

escalas de organización que emergen durante la ontogenia, y (2) el problema de la temporalidad de la forma.

La generación de la jerarquía orgánica

La embriología ha jugado un rol nuclear en la recuperación de la concepción jerárquica de la organización animal, preguntándose cómo las diversas escalas organizativas emergen a lo largo de la ontogenia. Como veremos en la segunda parte, las propiedades a un nivel de organización (las células o los tejidos, por ejemplo) no pueden adscribirse directamente a sus partes componentes (como los genes), sino que a cada nivel de la jerarquía orgánica le corresponden diferentes leyes o reglas¹⁴⁵. Si quiere comprenderse cómo distintos regímenes de causalidad operan en cada escala de organización en el embrión en desarrollo, la embriología habrá de caracterizar apropiadamente cada una de estas escalas. En este sentido, las técnicas para caracterizar las distintas escalas de organización, así como para modelar la forma tridimensional de los embriones se revelan esenciales para comprender la causalidad implicada. Sin embargo, la historia y la filosofía de la biología apenas han prestado atención a las implicaciones teóricas de las técnicas desarrolladas en el marco de la embriología descriptiva. En general, la filosofía de la ciencia ha sido reticente a considerar el rol explicativo de las prácticas representacionales, aunque esta tendencia ha empezado a invertirse en los últimos años¹⁴⁶. En la historia de la embriología, el trabajo de Nick Hopwood en torno al papel jugado por las series ontogenéticas¹⁴⁷ y la modelización tridimensional en la embriología de finales del XIX y principios del XX¹⁴⁸ representa una notable excepción.

A lo largo de las últimas décadas, los desarrollos experimentados por la microscopía y las nuevas herramientas computacionales para el procesamiento automático de imágenes han permitido analizar el desarrollo de organismos complejos con una alta resolución celular y tisular¹⁴⁹. Las técnicas de imaginería tridimensional combinan información de diferentes secciones a lo largo de un espécimen que después se recombinan para reconstruir la forma tridimensional. Hasta hace muy poco, la única técnica para representar la tridimensionalidad del embrión consistía en seccionarlo físicamente en cientos de cortes, fotografiar cada uno de ellos y recombinar las imágenes en un ordenador. Gracias al reciente desarrollo de técnicas de imaginería volumétrica no invasivas (microtomografía de rayos X, microscopía por resonancia magnética,

¹⁴⁵ Gilbert y Sarkar, "Embracing complexity."

¹⁴⁶ L. Perini, "Explanation in two dimensions: diagrams and biological explanation," *Biology and Philosophy* 20, n.º. 2 (2005): 257-269.

¹⁴⁷ Hopwood, "A history of normal plates, tables and stages in vertebrate embryology"; Hopwood, "Visual standards and disciplinary change."

¹⁴⁸ N. Hopwood, "'Giving Body' to Embryos: Modeling, Mechanism, and the Microtome in Late Nineteenth-Century Anatomy," *Isis* 90, n.º. 3 (1999): 462-496.

¹⁴⁹ Sean G. Megason y Scott E. Fraser, "Imaging in Systems Biology," *Cell* 130, n.º. 5 (Septiembre 7, 2007): 784-795.

segmentación óptica, tomografía de coherencia óptica, microscopía ultrasónica...) pueden generarse imágenes en tres dimensiones a partir de embriones vivos.

La propia reconstrucción de la forma tridimensionalidad de los embriones juega un papel esencial en la comprensión de las causas de la morfogénesis. His, inventor del microtomo y de las primeras técnicas de reconstrucción de la estructura tridimensional de los embriones y uno de los fundadores de la embriología mecanicista, advirtió que para comprender la forma animal, los embriólogos deben implicarse activamente en la reconstrucción del embrión, reproduciendo las relaciones causales que quieren comprender¹⁵⁰. Esta tarea resultaba, sin embargo, extremadamente difícil en la era de la ‘reconstrucción manual’ de la forma. La revolución experimentada por la imagerie computacional desde finales del siglo XX ha transformado dramáticamente la visualización científica y, con ella, la representación y la manipulación de la forma. La sustitución de las prácticas de modelización materiales por las simulaciones computacionales no sólo ha reemplazado los objetos físicos por visualizaciones bidimensionales de información tridimensional; la computación gráfica interactiva permite al usuario no sólo percibir la información espacial, sino también intervenir en las imágenes de un modo cuyas consecuencias teóricas son todavía ‘terra incognita’ para la filosofía de la ciencia¹⁵¹. En embriología, los nuevos programas de tratamiento de imágenes biológicas permiten penetrar la tridimensionalidad de la forma animal de un modo hasta ahora inexplorado debido a la opacidad de los tejidos, así como manipular los ‘embriones digitales’ sin necesidad de destruir el espécimen.

El dinamismo de la forma

Desde que se impusiera el *factum* de la morfogénesis, la dialéctica entre la visión estática y dinámica del desarrollo ha regido la historia entera de la embriología. A lo largo de la historia de la embriología, muchos filósofos y naturalistas han denunciado la artificiosidad de la caracterización morfológica del desarrollo, acusando la pasión de los anatomistas por las formas ‘congeladas en el tiempo’. En efecto, la morfología pura, preocupada por dibujar el morfoespacio, ha ignorado en muchos casos la dimensión diacrónica de la forma. Geoffroy representa, sin duda, el caso más paradigmático de la concepción atemporal de la morfología, ilustrada por su elección de la osteología como modelo¹⁵². En el terreno embriológico—como señalara Russell, los objetivos epistemológicos de la morfología pura le obligan a considerar el desarrollo “como una secuencia ordenada de formas sucesivas, y no, en su verdadera naturaleza, como un proceso esencialmente continuo”¹⁵³.

¹⁵⁰ Hopwood, ““ Giving Body” to Embryos.”

¹⁵¹ J. R. Griesemer, “Three-dimensional models in philosophical perspective,” *Models: the third dimension of science* (2004): 439.

¹⁵² Balan, *L'Ordre et le temps*, 167.

¹⁵³ Russell, *Form and function*, 168.

La concepción de la ontogenia como un proceso se remonta a la embriología aristotélica, donde la historia vital se concibe como una existencia potencial, un ‘estar siendo’ que nunca deja de actualizarse y que sólo con la muerte, como el día con la noche, deja de ser¹⁵⁴. En la morfología alemana decimonónica, la interpretación dinámica de la forma cobra una importancia radical, introduciendo en la conceptualización del tipo un dinamismo ausente en la anatomía comparada francesa¹⁵⁵. La morfología trascendental se propuso capturar, no la forma acabada (*Gestalt*), sino el proceso formativo (*Bildung*) en que consiste la vida de un organismo. En este contexto, Goethe acuña el término ‘morfotipo’ para nombrar tanto a lo que organiza a las partes articuladas en una unidad armónica como a aquello que guía su desarrollo de modo que sus diferentes manifestaciones temporales son expresión de esta misma unidad subyacente¹⁵⁶. Desde una perspectiva epistemológica, el radical dinamismo de los procesos orgánicos explica precisamente que la mera percepción sea insuficiente para capturar la esencia de la organización vital, pues lo perceptible ya está formado¹⁵⁷. La ontogenia, por tanto, no puede descomponerse en una sucesión de estadios, dado que los procesos orgánicos no son una sucesión discreta de formas disociadas, sino un *continuum* infragmentable en el que pasado y futuro pertenecen al presente. La concepción goethiana del dinamismo de la forma orgánica encuentra su expresión más acabada en la teoría espiral de las plantas¹⁵⁸, donde la teoría morfológica no se aplica a la morfología adulta sino al proceso generativo¹⁵⁹: la tendencia vertical se revela en el crecimiento ascendente, mientras que la espiralidad se manifiesta tanto en los vasos como en la disposición del cuerpo entero, el orden de las hojas florales o el modo en el que se arrolla el tallo a los soportes fijos. Como veremos más adelante, desde la perspectiva comparada, la morfología del desarrollo de von Baer, que hace residir los tipos de organización animal en sus modos de desarrollo, representa un episodio fundamental en la filosofía procesualista.

El interés por el dinamismo de la ontogenia vuelve a aparecer con la embriología experimental, especialmente en los años treinta del siglo XX, en el marco teórico que resultara de la conjunción del materialismo dialéctico, el organicismo y la metafísica de procesos de Alfred North Whitehead (1861-1947)^{160 161}, donde la existencia natu-

¹⁵⁴ de Echandía, G. R., “notas,” en *Física* (Madrid: Gredos, 1998), nota 65.

¹⁵⁵ Rádl, *Historia de las teorías biológicas*, 326.

¹⁵⁶ J. Steigerwald, “Goethe's Morphology: Urphänomene and Aesthetic Appraisal,” *Journal of the History of Biology* 35, n.º. 2 (2002): 291–328.

¹⁵⁷ von Goethe, *Goethe y la ciencia*, cap. 3.1.

¹⁵⁸ J. W. Goethe, *La metamorfosis de las plantas* (Asociación Valle Inclán Elkartea, 1994).

¹⁵⁹ Si bien Goethe coincidía Wolff y Blumenbach sobre el impulso formativo, mientras estos hacen residir la continuidad del desarrollo en la fuerza morfogenética, para Goethe radica en la forma o tipo de organismo que subyace a todo el proceso. Cfr. Steigerwald, “Goethe's Morphology.”

¹⁶⁰ A. N Whitehead, “Process and Reality,” *Macmillan* 11 (1929).

¹⁶¹ En *La evolución creadora*, Henri Bergson defiende una perspectiva similar a la de Whitehead: “en realidad, el cuerpo cambia de forma en todo momento. O más bien no hay forma, pues la forma es inmóvil y la realidad es movimiento. Lo que es real es el cambio continuo de forma: la forma no es

ral “se comprende en términos de procesos más que de cosas—de modos de cambio más que de estabildades fijas”¹⁶². A principios de siglo, Paul A. Weiss (1898-1989), Woodger y Russell habían apostado ya por una perspectiva ‘procesualista’ del desarrollo: lo que normalmente consideramos un individuo no es más que una breve sección espacio-temporal de su ciclo vital; los organismos han de concebirse como procesos y la forma orgánica como una sección transversal de un flujo espacio-temporal. Woodger niega que sea legítimo hablar siquiera de desarrollo: los organismos—argumenta—no se desarrollan, sino que persisten por un tiempo: “el adulto es el carácter de las secciones más tardías durante las cuales los cambios de cierto tipo son menos rápidos y obvios”¹⁶³.

Conrad Hal Waddington (1905–1975) fue el representante más radical de la nueva biología diacrónica. Para comprender el carácter esencialmente dinámico de la organización, hubo de acuñar neologismos que permitiesen capturar la ‘homeohersis’, la estabilidad del proceso vital, un patrón de cambio que se mantiene a pesar del cambio de estados¹⁶⁴. La perspectiva de Waddington ha sido recuperada en la embriología contemporánea. Scott Gilbert insiste en que dado que “el desarrollo es, en última instancia, un proceso, y sus ‘caracteres’ centrales son tan temporales como espaciales”¹⁶⁵, una aproximación exclusivamente morfológica es insuficiente para comprender los patrones temporales que caracterizan la ontogenia: caracteres transitorios y cambiantes como la línea primitiva y procesos ontogenéticos como la gastrulación, las secuencias de división o migración celular o el establecimiento de ejes corporales.

La reivindicación del estatus ontológico de los procesos vitales ha resultado vital para la comprensión de la generación de la forma. Hasta hace muy poco, el tiempo ontogenético sólo podía reconstruirse a partir de la secuenciación de los estadios de distintos individuos de una misma especie. Ante semejante limitación técnica, los embriólogos no podían sino lamentar la artificiosidad de secuenciar “estadios desconectados de estructuras que se suponen homólogas”¹⁶⁶. La imagería en cuatro dimensiones¹⁶⁷ ha dado un vuelco dramático a la situación: la combinación de la mi-

más que una instantánea tomada de una transición.” H. Bergson, *L'évolution créatrice*, 86th ed., Collection Bibliothèque de philosophie contemporaine. (Paris: Les Presses universitaires de France, 1956), 177.

¹⁶² N. Rescher, “Process Philosophy,” en *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, ed. E. N. Zalta, 2008.

¹⁶³ Woodger, *Biological principles: a critical study*, 294.

¹⁶⁴ C. H. Waddington, *The strategy of the genes* (London: Allen, 1957); S. F. Gilbert, “Diachronic Biology Meets Evo-Devo: C. H. Waddington’s Approach to Evolutionary Developmental Biology,” *Amer. Zool.* 40 (2000): 729–737.

¹⁶⁵ Gilbert y Bolker, “Homologies of process and modular elements of embryonic construction.”

¹⁶⁶ A. Lindenmayer, “Theories and observations of developmental biology,” en *Foundational problems in special sciences*, ed. R. E. Butts y J. Hintikka, 1977, 103–118.

¹⁶⁷ Cfr. R. Gordon, “Google Embryo for Building Quantitative Understanding of an Embryo As It Builds Itself. II. Progress Toward an Embryo Surface Microscope,” *Biological Theory* 4, n.º. 4 (Junio 16, 2011): 396-412.

croscopía y las técnicas de vídeo *time-lapse* permiten visualizar los procesos embriológicos, capturando los ‘caracteres dinámicos’ que se suceden en la ontogenia a una resolución sin precedentes.

Ahora bien: creemos que el reconocimiento del carácter dinámico de la forma orgánica y de la autonomía de los procesos generativos no implica la negación del estatus ontológico de los estadios ontogenéticos. Utilizando la terminología del propio Woodger, la extensión temporal de los organismos no implica que sean uniformes en el tiempo¹⁶⁸, pues si tenemos en cuenta las ‘secciones’ que se suceden en la historia vital de un organismo, su modo de caracterización difiere¹⁶⁹. De otro modo: el incremento de la complejidad a lo largo de la ontogenia—en palabras de Arthur¹⁷⁰—está lejos de ser lineal: la mayor parte del desarrollo consiste en el crecimiento alométrico de partes ya formadas. Los estadios ontogenéticos han de concebirse como formas dinámicas, pero la concepción morfológica de la unidad de plan se mantiene, aunque convertida en un problema más sofisticado: la estabilidad morfológica. Desde esta perspectiva, los estadios que se suceden en la ontogenia son patrones temporalmente estables, estructuras dinámicas cuyos elementos están sujetos a una constante transformación, pero cuyas relaciones posicionales permanecen idénticas durante un cierto tiempo hasta convertirse en la estructura ‘permanente’ del organismo maduro.

La estabilidad del estadio final del desarrollo se corresponde con la distinción clásica que suele establecerse en embriología entre morfogénesis (un primer período ‘creativo’ que implica una alteración cualitativa en la naturaleza del sistema) y crecimiento (un segundo período en el que el cambio consiste en un cambio cuantitativo del sistema, que permanece esencialmente inalterado)^{171 172}. Desde Aristóteles hasta el teleomecanicismo de la morfología del desarrollo decimonónica, la teleología ha sostenido que los procesos ontogenéticos no pueden comprenderse sin apelar a “su relación con el fin biológico de la auto-compleción”¹⁷³. Desde que la embriología experimental empezara a testar la ‘equifinalidad del desarrollo’¹⁷⁴, la *estabilidad estructural* se ha revelado un fenómeno mucho más sorprendente. Como veremos en detalle en el capítulo 4, partiendo de diferentes condiciones iniciales, y a pesar de alteraciones drásticas en su organización (reagrupamientos sustanciales, eliminación o adición de partes embrionarias) o distintos estadios intermedios, los organismos pueden alcanzar una morfología final normal.

¹⁶⁸ Woodger, “On biological transformations.”

¹⁶⁹ Woodger, *Biological principles: a critical study*.

¹⁷⁰ Arthur, *The origin of animal body plans*.

¹⁷¹ C. H. Waddington, “Biological development,” en *Encyclopaedia Britannica online*, 2009th ed., s.d., <http://www.britannica.com/EBchecked/topic/65976/biological-development>.

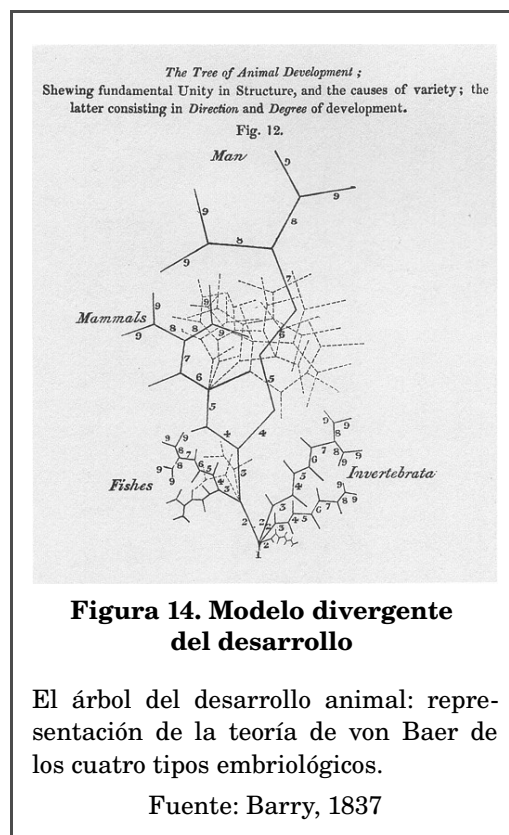
¹⁷² Como argumenta Arthur, la distinción morfogenético/alométrico puede también aplicarse, aunque con ciertas precauciones, a organismos con ciclos de vida complejos, como los anfibios o los insectos. Cfr. Arthur, *The origin of animal body plans*.

¹⁷³ E. S. Russell, *The directiveness of organic activities* (Cambridge: The University Press, 1945), 93.

¹⁷⁴ H. Driesch, *The Science and Philosophy of the Organism*, vol. 2 (London: Adam and Charles Black, 1908).

2.2.2. La embriología comparada: las correspondencias entre las trayectorias morfológicas

El período histórico que inaugura el siglo XIX añadió una doble dimensión temporal (ontogenética y filogenética) a la identidad morfológica¹⁷⁵ que dará lugar a dos grandes subdisciplinas morfológicas (la morfología del desarrollo y la morfología evolucionista) que hubieron de enfrentarse a problemas conceptualmente análogos. En la morfología evolucionista, la evolución y el desarrollo se concibieron como dimensiones de un mismo fenómeno¹⁷⁶, de modo que la anatomía y la embriología evolucionista se consideraron subdisciplinas de la morfología¹⁷⁷. La concepción de la evolución que se inaugura en el *Origen* y se consolida en la sistemática evolucionista y la



¹⁷⁵ Laubichler, "Homology in development and the development of the homology concept."

¹⁷⁶ El término 'evolución' procede del latín *evolutio*, que hace referencia al 'desenrollamiento' de partes ya existentes, como en un rollo de pergamino (P. J Bowler, "The Changing Meaning of" Evolution", *Journal of the History of Ideas* 36, n.º. 1 (1975): 95-114.). Haller lo acuñó para referirse al preformacionismo, pero con el declive de este empezó a aplicarse también a las teorías epigenéticas. Fue Herbert Spencer en sus *Principles of Physiology* (1864-1867) el responsable de su transformación en un vocablo dedicado al cambio filogenético.

¹⁷⁷ Nyhart, *Biology Takes Form*.

cladística acabará perdiendo toda conexión con el problema de la ontogenia al no estar ya ligada a la cuestión de la transformación sino a la clasificación de las formas adultas. Desde la década de los setenta del siglo XX, la morfología ha vuelto a recuperar el vínculo entre evolución y desarrollo, dando lugar a una nueva síntesis disciplinaria: la biología evolutiva del desarrollo.

En la segunda parte examinaremos en detalle el programa explicativo asociado a la embriología comparada y la evo-devo. Nos limitamos ahora a explorar el gran desafío que, desde la perspectiva de la caracterización de la ‘cinética de la forma’ ha determinado la historia de la morfología comparada, a saber: la cuestión de las correspondencias estructurales que pueden establecerse entre la serie ontogenética, el sistema natural y el árbol filogenético. ¿Cuál es el patrón que sigue el despliegue de las morfologías en el tiempo?, ¿qué correspondencias pueden establecerse entre los patrones ontogenético y filogenético?

De la ley del paralelismo al modelo divergente

La búsqueda de correspondencias entre la serie ontogenética y el sistema natural no hubo de aguardar la llegada del evolucionismo. En el contexto del preformacionismo ‘sofisticado’ que describíamos arriba, tanto Bonnet como Robinet avanzaron la idea según la cual, la ontogenia del individuo revela una lógica análoga a la que ha regido la historia del reino animal: al igual que las formas se despliegan a lo largo de la ontogenia, los organismos creados al inicio de los tiempos adquirieron progresiva y ‘epigenéticamente’ su perfección. La sabiduría divina—dice Bonnet—había previsto la infinita variedad de modificaciones que podían resultar de la estructura organizativa de los seres que habitarían los mundos resultantes de las perturbaciones geológicas que agitarían la Tierra¹⁷⁸. El progreso gradual que manifiesta la organización del reino orgánico revela las sucesivas metamorfosis sufridas por los seres inferiores hasta alcanzar—mediante “arreglos y desplazamientos, composiciones y disoluciones, adiciones y supresiones, alteraciones, obliteraciones y transformaciones de todos los géneros”¹⁷⁹—la extrema complejidad que sitúa al hombre en la cima de la escala de los seres.

La relación entre la *scala naturae* y el patrón ontogenético que postuló el preformacionismo era, no obstante, meramente analógica. Fue en el marco del epigenetismo donde se gestó la *ley del paralelismo*¹⁸⁰. Según Johann Friedrich Meckel (1781-1833) y Étienne Serres (1786-1868), el número de estadios embrionarios que se suceden en la generación de un organismo es proporcional a la complejidad del adulto

¹⁷⁸ Ibid., 1, 246-247. Cit. en Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, 24.

¹⁷⁹ Robinet, *Considérations philosophiques de la gradation des formes de l'être, ou les essais de la nature qui apprend à faire l'homme*, 1768, 3-5.

¹⁸⁰ La mayor parte de los *Naturphilosophen* (Kielmeyer, Carus, Oken) concedió a la ley del paralelismo un significado fisiológico: al igual que el reino animal conforma una serie fisiológica que arranca de animales muy sencillos a los que van añadiéndose órganos, el embrión atraviesa sucesivamente un estadio vegetativo, animal sin sensación y animal con sensibilidad y movimiento.

y el desarrollo de los animales superiores recapitula las formas adultas de aquellos que los preceden en la escala de los seres¹⁸¹. La también conocida como ley de Meckel-Serres permite interpretar muchos de los *factums* de la morfología. Según Oken, Meckel y Serres, las teratologías, concebidas como resultado de paralizaciones del desarrollo, representan el estadio adulto de animales inferiores en la *scala naturae*.

El desarrollo de la paleontología permitió que la correspondencia entre las series ontogenética y taxonómica se extendiera a la serie geológica. Según Agassiz, Dios había creado los cuatro tipos postulados por Cuvier, a partir de los cuales nacieron nuevas formas (los ‘tipos proféticos’ que nos deparan los fósiles) que expresarían con progresiva claridad el plan divino¹⁸².

No obstante, la teoría del paralelismo no llegó a aplicarse de un modo estricto; al igual que sucedió con la idea de *scala naturae*, ni siquiera Meckel y Serres creyeron en la recapitulación de la totalidad de los planes corporales, sino de órganos y sistemas orgánicos¹⁸³. Tanto la fecundidad del modelo escalar (al permitir ordenar secuencialmente las semejanzas y diferencias morfológicas) como su insuficiencia prepararon el terreno sobre el que se formulará el modelo divergente del desarrollo.

Desde los orígenes de la morfología pura, la embriología jugó un papel determinante en la investigación de las relaciones morfológicas, pero fue Karl Ernst von Baer (1792-1876) quien convirtió a la embriología comparada en un verdadero programa de investigación que revolucionó la investigación de la forma: la llamada ‘morfología del desarrollo’, integrada por naturalistas como Martin Heinrich Rathke (1793–1860), Johannes Müller (1801–1858), Rudolph Wagner (1805–1846), Karl Bogislaus Reichert (1811-1883) y Fritz Müller (1821-1897).

Von Baer concibe la ontogenia como un proceso de diferenciación progresiva que culmina en la completa autonomía del individuo. Fundado en una investigación empírica de la morfogénesis de un rigor y vastedad sin precedentes, el modelo divergente postula que los animales superiores no atraviesan durante su ontogenia los tipos de los inferiores; al contrario, el tipo de organización al que pertenece un animal está fijado desde el principio y determina su modo de desarrollo. Según el modelo von baeriano, la embriogénesis sigue un patrón divergente que procede de lo general a lo específico; la ontogenia es, de otro modo, un proceso de ‘divergencia dentro del tipo’: primero aparecen los caracteres típicos, después los de la clase y sucesivamente los de los grupos inferiores (Cfr. Fig. 14). El embrión no atraviesa las formas adultas de otros animales, sino que, al contrario, se separa de ellas como resultado de la adaptación a condiciones ambientales específicas. Sólo porque al principio los embriones están menos diferenciados muestran cierta semejanza entre sí, permitiendo establecer

¹⁸¹ Inspirada en la concepción herderiana de la unidad de plan, para la filosofía natural alemana la naturaleza *tiende* a asumir ciertas formas, conservando, en cada etapa de ese movimiento ascendente, aquello adquirido en los estadios previos.

¹⁸² L. Agassiz, *An Essay on Classification*, London, 1859. Cfr. O. Rieppel, “Louis Agassiz (1807–1873) and the reality of natural groups,” *Biology and Philosophy* 3, n.º. 1 (1988): 29-47.

¹⁸³ Russell, *Form and function*.

analogías entre la formación de la línea primitiva en vertebrados y anulados, el estadio de oocito, la separación entre las capas animal y vegetal o la blástula.

Profundamente influida por la reflexión kantiana en torno a la ontogenia¹⁸⁴, la morfología del desarrollo es el primer programa de investigación que se propone fundamentar la identidad morfológica (tanto de las partes como de los planes de organización animal) en la identidad genética.

En primer lugar, el concepto de *arquetipo* se reinterpreta a la luz de la concepción divergente del desarrollo. La ‘generalidad’ del plan corporal en los estadios tempranos de la embriogénesis abre el acceso a la esencia del tipo y permite reconocer las adiciones y modificaciones que sufre a lo largo de la ontogenia. Von Baer funda la definición de los cuatro grandes tipos de organización animal (más o menos coincidentes con los de Cuvier) en sus diferentes modos de desarrollo, de manera que la divergencia ontogenética se pone en correspondencia con la organización taxonómica: en los dobles simétricos (*vertebrados*) el desarrollo parte del notocordio en las dos direcciones; en el simétrico (*anulados*) la línea primitiva se forma en la superficie ventral del vitelo y el desarrollo procede simétricamente a ambos lados; en los *radiados*, el desarrollo es también radiado; en el *masivo*, espiral.

En segundo lugar, a partir de la reformulación de la noción de arquetipo en el marco de la divergencia ontogenética, el método embriológico permite fundar el criterio embriológico de *homología*:

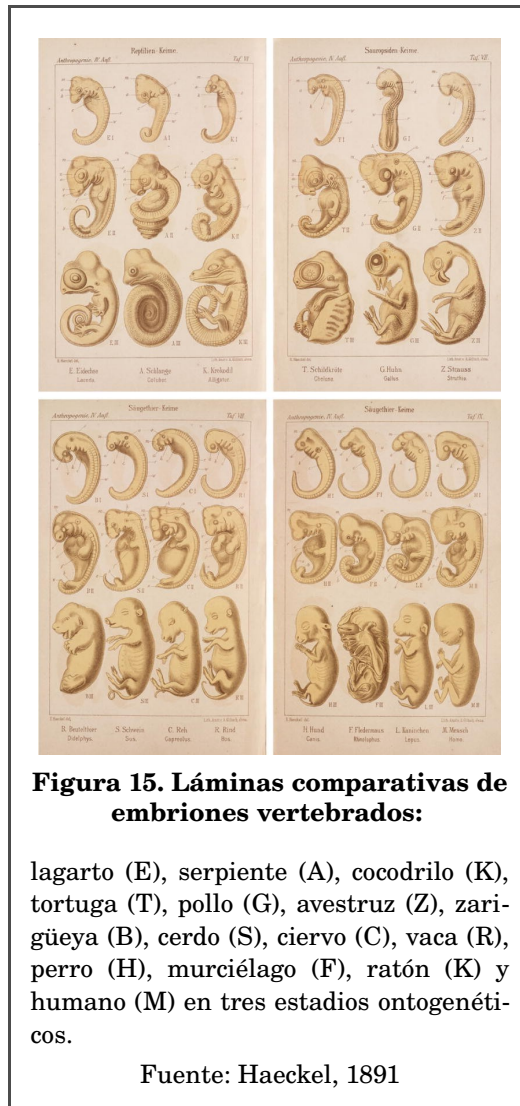
... puesto que cada órgano se convierte en lo que es sólo mediante el modo de su desarrollo, su verdadero valor sólo puede ser reconocido a partir de su método de formación. En el presente, formamos nuestros juicios por una intuición indefinida, en lugar de contemplar cada órgano meramente como un producto aislado de su órgano fundamental, y discernir, desde este punto de partida, las correspondencias y desemejanzas dentro de los diferentes tipos¹⁸⁵.

La concepción divergente de la embriogénesis tiene, por tanto, consecuencias decisivas para la investigación de la homología, que sólo podrá establecerse entre los órganos de animales pertenecientes a un mismo tipo, dado que el modo de desarrollo es peculiar a cada uno de los cuatro grandes planes de organización. Los ganglios de los insectos, por ejemplo, no pueden homologarse a la espina dorsal de los vertebrados, pues esta se desarrolla a partir del tubo neural, que sólo posee el tipo vertebrado.

¹⁸⁴ Lenoir, *The strategy of life: teleology and mechanics in the nineteenth-century German biology*.

¹⁸⁵ Von Baer, *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion* (Königsberg, 1828), 233. Cit. en Russell, *Form and Function*, 127.

La teoría de la recapitulación



En el marco de la morfología evolucionista, la cuestión de las correspondencias entre las series morfológicas cobra un nuevo protagonismo. El triple paralelismo entre la distribución taxonómica, el patrón ontogenético y el árbol filogenético da lugar a la ley biogenética, formulada por primera vez por Fritz Müller (1821-1897) y llevada a su máxima expresión por Ernst Haeckel y según la cual, la ontogenia recapitula la filogenia.

La teoría de la recapitulación integra elementos del modelo divergente y la ley del paralelismo¹⁸⁶: por un lado, el desarrollo se concibe como un proceso de diferenciación divergente que reproduce tanto la ramificación filogenética de las especies como

¹⁸⁶ Russell, *Form and function*, 237.

el sistema jerárquico de clasificación: sólo los caracteres más genéricos y los estadios embriológicos más tempranos revelan homologías, mientras los caracteres más diferenciados se asocian con los estadios ontogenéticos más tardíos; por otro lado, cada una de las direcciones en las que se bifurca el desarrollo se concibe como una *scala naturae* y comparte con la morfología trascendental la ley de la correspondencia: cada estadio del desarrollo se identifica con una forma ancestral, de modo que las ontogenias repiten sus filogenias, atravesando sucesivamente los estadios correspondientes al ancestro del filo, la clase, el orden, la familia y el género al que pertenecen (Cfr. Fig. 15). A su vez, los estadios ontogenéticos se hacen corresponder con las formas adultas que actualmente ocupan un lugar inferior en la escala de la naturaleza: el cigoto con los protozoos, la blástula con las colonias protistas, la gástrula con los coelenterados...

El patrón postulado por la teoría de la recapitulación se interpreta a la luz de la herencia y la selección natural en el mismo sentido en el que hiciera Darwin con la distribución taxonómica¹⁸⁷:

– La *unidad de tipo* se explica por la herencia filogenética: el estadio aparece hoy *porque* fue la morfología adulta de un ancestro; dado que en la ontogenia temprana los embriones no están sometidos a la lucha por la vida, tampoco habrían sido modificados en el pasado, convirtiéndose así en testigos de los estadios más primitivos de la evolución¹⁸⁸.

– Por su parte, las alteraciones del desarrollo permiten la adaptación de la larva o el embrión a sus *condiciones de existencia*: las variaciones morfológicas aparecen tarde y se heredan en el período correspondiente, lo que explica que la diversificación de caracteres se incremente conforme progresa el desarrollo¹⁸⁹.

La incorporación de novedades evolutivas está regida—según Haeckel—por dos grandes leyes: la *ley de la adición terminal*, según la cual las nuevas especies han aparecido al añadirse un nuevo estadio al final de la secuencia ontogenética, y la *ley de la condensación*, que permite que los primeros estadios se acorten evitando que la gestación se extienda inmensamente.

No obstante, tanto Müller como Haeckel admitieron que la ontogenia no recapitula completamente la filogenia. Para dar cuenta de las variaciones que aparecen en el desarrollo, Haeckel introdujo la distinción entre palingenia y caenogenia: los caracteres *palingenéticos* son aquellos que se han transmitido incólumes a lo largo de la evolución, mientras los *caenogenéticos* son las variaciones, espaciales y temporales,

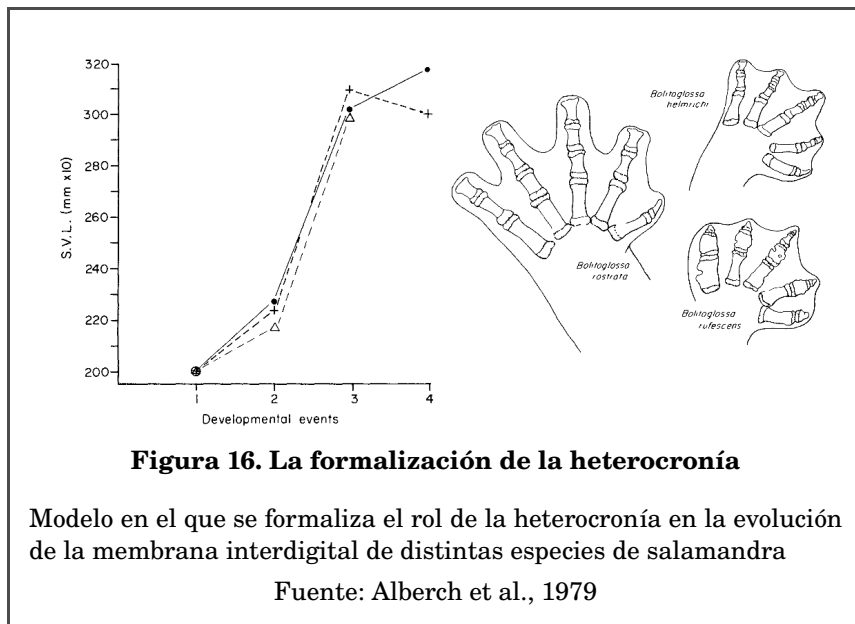
¹⁸⁷ Gilbert, “The morphogenesis of evolutionary developmental biology”; Russell, *Form and function*, 300. Si eliminamos este elemento, puede aplicarse a la evolución considerada como un proceso ideal (Russell, *Form and function*, 256-257)

¹⁸⁸ Como señala Gould, la desconfianza de Darwin hacia la supuesta imperfección del registro fósil fue uno de los motores principales de la creencia en la repetición embriológica de los ancestros adultos, pues la embriología permitía “rellenar los huecos” de las series orgánicas. De ahí que Darwin celebrara las homologías larvianas descubiertas por Alexander Kowalevsky (1840-1901) y Fritz Müller, que permitieron enlazar invertebrados y vertebrados, los grandes dominios del reino animal.

¹⁸⁹ Darwin, *Origen*, 593-594.

que durante el desarrollo ‘desvían’ la recapitulación de la historia de sus ancestros, permitiendo la adaptación a las necesidades de la vida embrionaria o larvaria: la *heterotopía* resulta del desvío de células de una capa germinal a otra, como debió suceder con el mesodermo, a partir de alguna de las dos hojas embrionarias primarias; la *heterocronía* resulta de una alteración en el orden temporal en el que se suceden los estadios ontogenéticos, ya sea por aceleración o por retardo.

Las variaciones del desarrollo y el imperio de la heterocronía



A lo largo de la segunda mitad del XIX, las desviaciones del paralelismo entre los órdenes ontogenético y filogenético (las diferencias entre los estadios tempranos de diferentes filos, la aparición de ciertos caracteres específicos con anterioridad a los genéricos y la existencia en todas las etapas de la ontogenia de diferencias que pueden interpretarse como adaptaciones al medio embrionario) se hicieron cada vez más manifiestas. En este contexto, a principios del siglo XX, “la embriología, que tiende a interpretarse como un bastión del esencialismo, participó [...] en un movimiento para investigar la variación.”¹⁹⁰

La reflexión en torno a la identidad y la variación de las formas embrionarias en embriología comparada estuvo profundamente ligada a la necesidad cada vez más imperiosa de construir series ontogenéticas¹⁹¹. Conforme se expande la embriología,

¹⁹⁰ Hopwood, “Visual standards and disciplinary change,” 256.

¹⁹¹ Hopwood, “Visual standards and disciplinary change”; Hopwood, “A history of normal plates, tables and stages in vertebrate embryology.”

la combinación de nuevas técnicas (para seccionar y modelar embriones) y nuevos movimientos teóricos (el darwinismo y la embriología experimental) dio lugar una explosión en los modos de representación visual del desarrollo. La idealización de las semejanzas capturada por las láminas comparativas de Haeckel era de poca ayuda para la nueva embriología experimental, que necesitaba series ontogenéticas de especies particulares con una resolución muy superior que permitiese incorporar la variación individual. Para los nuevos embriólogos experimentales, la crisis de la embriología comparada era también una crisis de estadiaje. En este contexto, Franz Keibel (1861-1929) reivindica la necesidad de volver a estudios monográficos de especies que aborden el embrión completo en todas las etapas utilizando las nuevas técnicas para describir el desarrollo, a saber: las láminas comparativas de Haeckel, las “láminas de normas” (*Normentafel*) de His y las tablas de Albert Oppel (1831-1865). Este fue el objetivo del monumental proyecto *Normal plates on the development of the vertebrates*, coordinado por Keibel, que, si bien no condujo a ninguna conclusión general sobre la variación, desde el punto de vista institucional se convirtió en el punto de partida para la creación de estándares visuales que permitieron vincular el trabajo de muchos embriólogos que trabajaban en los mismos organismos modelo. No obstante, la estandarización de los estadios ontogenéticos no tuvo lugar hasta la década de los cuarenta, cuando en el contexto de la expansión de la embriología experimental, empezaron a adoptarse ampliamente ciertos ‘estadios normales’, como los de Ross G. Harrison (1870-1959) para la salamandra. Con el nacimiento de la biología del desarrollo en los años sesenta, se hizo todavía más necesario disponer de estadios normales que permitiesen ordenar el trabajo de laboratorio.

Creemos que el tiempo que conllevó el desarrollo de estándares visuales para representar y comparar la ontogenia de diversas especies explica, en gran parte, que la variación del desarrollo no se convirtiera en fuente de reflexión teórica para articular la relación entre ontogenia y filogenia hasta bien entrado el siglo XX.

En particular, las variaciones heterocrónicas han constituido uno de los grandes temas en la investigación de la relación entre ontogenia y filogenia. Tanto Oppel como Keibel habían denunciado ya que la abundancia de heterocronías refutaba la validez general de la recapitulación, pero no fue hasta la obra de Walter Garstang (1868-1949) y más tarde de Gavin de Beer cuando la heterocronía empezó a cobrar un papel verdaderamente protagonista.

Como vimos arriba, la ley biogenética supone que el ritmo de la ontogenia sólo puede acelerarse a lo largo de la evolución, de modo que, al condensarse, permite que se añadan nuevos órganos en el estadio final de la secuencia ontogenética. Garstang¹⁹² demostró que este principio estaba muy lejos de ser universal: por un lado, los cambios en el ritmo ontogenético podían suceder a la inversa, ralentizándose, como demuestran adultos que poseen rasgos que fueron juveniles en sus ancestros (neotenia); por otro, las novedades evolutivas no siempre resultaban de la modificación del estado adulto, sino que podían deberse a alteraciones en todos los estadios de la onto-

¹⁹² W. Garstang, “The origin and evolution of larval forms,” *Nature* 122 (1928): 366.

genia. En los años cincuenta, de Beer¹⁹³ volvió a esgrimir los mismos argumentos, proponiéndose divorciar la embriología comparada de la recapitulación. No obstante, el rechazo del patrón de correspondencias postulado por el recapitulacionismo no condujo a negar la relación entre ontogenia y filogenia, sino a invertir la concepción de la causalidad asumida por la ley biogenética: “la ontogenia no recapitula la filogenia sino que la crea”¹⁹⁴.

Tras dos décadas de olvido, la investigación de la heterocronía de Garstang y de Beer constituyó el punto de partida de la recuperación de la reflexión en torno a la relación entre ontogenia y filogenia que Gould empezó a plantear desde finales de los setenta. En su tratado *Ontogeny and Phylogeny*, Gould¹⁹⁵ parte de la concepción de la relación causal entre ontogenia y filogenia heredada de sus mentores, pero vuelve a recuperar el vínculo entre recapitulación y heterocronía. Según Gould, la recapitulación no fue, en realidad, refutada sino abandonada como proposición general, convirtiéndose en un caso particular de un proceso general: la alteración temporal de la ontogenia a lo largo de la evolución produce aceleración y retardo en el desarrollo de los caracteres. Centrándose en la heterocronía del crecimiento (es decir, los cambios en forma y tamaño), Gould sostiene que todas las direcciones de cambio en el ritmo ontogenético producen dos grandes tipos de paralelismo entre ontogenia y filogenia: paralelismo *directo* (recapitulación) si un rasgo aparece en estadio de la ontogenia anterior al de la especie ancestral (aceleración), y paralelismo *inverso* (pedomorfosis) cuando el rasgo aparece más tarde en la especie descendiente que en la progenitora (retardo). El ‘modelo del reloj’, que presentamos aquí en su versión cuantitativa y dinámica, describe la relación entre cambios heterocrónicos y tendencias filéticas.

En lugar de partir de los cambios en los resultados de los procesos ontogenéticos, en 1979 Gould y sus colaboradores¹⁹⁶ desarrollaron un modelo que permitía ofrecer una expresión dinámica de la heterocronía. En la formalización matemática del modelo del reloj, en lugar de partir de los resultados morfológicos de la alteración temporal del desarrollo, la heterocronía se define como la alteración en los procesos ontogenéticos (inicio, fin o tasa de crecimiento de un carácter) que producen cambios relativos en forma y tamaño (Cfr. Fig. 16). Esta reformulación de la heterocronía inaugura una nueva visión dinámica de las transformaciones morfológicas donde la ontogenia no se comprende como una secuencia discontinua de patrones, sino como una transformación gradual. Mientras en el recapitulacionismo haeckeliano tanto el tiempo ontogenético como el filogenético son simplemente los ejes de coordenadas en los que se ordenan los sucesivos estadios del desarrollo, en el modelo del reloj el

¹⁹³ G. de Beer, *Embryos and Ancestors* (Oxford, The Clarendon Press, New York, Oxford University Press., 1958), 88.

¹⁹⁴ W. Garstang. “The theory of recapitulation: a critical restatement of the Biogenetic law”. *Proc. Linn. Soc. Lond.* 35. Cit. en Gilbert, “The morphogenesis of evolutionary developmental biology.”

¹⁹⁵ Gould, *Ontogeny and phylogeny*.

¹⁹⁶ P. Alberch et al., “Size and shape in ontogeny and phylogeny,” *Paleobiology* 5, nº. 3 (1979): 296-317.

tiempo se incorpora como un parámetro interno al sistema ontogenético, lo que permite comparar trayectorias ontogenéticas en lugar de series de patrones discretos¹⁹⁷.

Aparentemente, las dos concepciones de la heterocronía que acabamos de des-

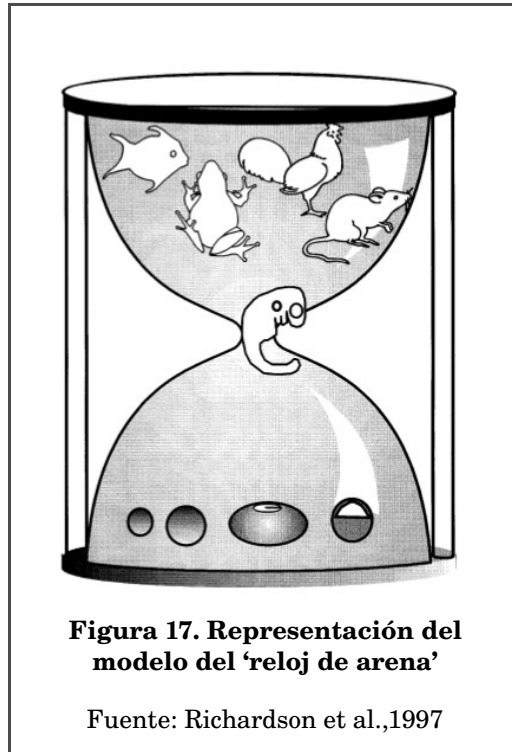


Figura 17. Representación del modelo del 'reloj de arena'

Fuente: Richardson et al.,1997

cribir nos remiten a la dialéctica entre la visión morfológica y procesualista de la ontogenia que discutíamos arriba. Sin embargo—como más tarde reconociera Alberch¹⁹⁸, uno de los artífices del modelo del reloj, los modelos de heterocronía sólo pueden modelar transformaciones de una forma ya dada. Podemos describir las transformaciones de una parte como trayectorias graduales, pero para formalizar la aparición de una forma nueva, tanto en la ontogenia como en la filogenia, es necesario introducir una nueva geometría y, con ella, nuevos sistemas de ecuaciones que caractericen su desarrollo. Nos encontramos ante el gran problema de las novedades evolutivas, al que dedicamos el último epígrafe de este capítulo.

¹⁹⁷ A. G. Kluge y R. E. Strauss, "Ontogeny and systematics," *Annual Review of Ecology and Systematics* 16, n.º. 1 (1985): 247–268.

¹⁹⁸ P. Alberch, "Problems with the interpretation of developmental sequences," *Systematic Zoology* 34, n.º. 1 (1985): 46-58.

El estadio filotípico

En el marco de la biología evolutiva del desarrollo, la embriología comparada ha recuperado una versión modificada de la teoría divergente del desarrollo. La hipótesis del estadio filotípico¹⁹⁹ incorpora la variabilidad del desarrollo temprano y desplaza el arquetipo embriológico a un estadio intermedio de la ontogenia donde aparecerían los rasgos característicos del *Bauplan* de un filo (Cfr. Fig. 17). Si bien su generalización a la totalidad de los filos no parece garantizada, el concepto de estadio filotípico se ha aplicado con relativo éxito al estadio ‘faríngula’ de los cordados²⁰⁰, aunque tampoco existe consenso entre los embriólogos a este respecto. En un artículo ya célebre, una serie de embriólogos encabezados por Michael Richardson²⁰¹ denunciaron la falsedad de las identidades morfológicas entre los diversos estadios ontogenéticos retratadas en la célebre lámina de Haeckel, acusando al morfólogo alemán de ignorar la variación en dos sentidos importantes: (1) los rasgos arquetípicos no suceden siempre al mismo tiempo; en vista de las heterocronías, el término ‘estadio’ debería ser reemplazado por ‘progresión’²⁰² o ‘período’²⁰³; (2) el concepto de estadio filotípico falla cuando se introducen criterios adicionales como las extremidades embrionarias, el número de somitas o la forma y el tamaño de los embriones.

La crítica a la ‘irrealidad’ de las ilustraciones de Haeckel no es nueva. Wilhelm His acusó ya al fundador del recapitulacionismo de haber falseado la forma de los embriones pertenecientes a los estadios más tempranos con el propósito de hacerlos parecer más similares. Haeckel, sin embargo, no pretendía ser realista; en las réplicas a sus críticos, no defendió el carácter ajustado de sus representaciones, sino que subrayó el valor teórico de las idealizaciones esquemáticas en la biología comparada. En este aspecto coincidimos con el morfólogo alemán: la idealización del arquetipo embriológico juega un rol esencial en la comprensión del proceso evolutivo. Esta es, de hecho, una conclusión muy parecida a la de Richardson, quien acaba admitiendo que, a pesar de las excepciones, puede mantenerse que el embrión vertebrado atraviesa un breve período caracterizado por estructuras muy similares. Sin embargo, la ‘lección filosófica’ con la que concluye el artículo va mucho más allá de lo que Haeckel estaría dispuesto a asumir: la evidencia de tipos—sostienen los autores—es una

¹⁹⁹ K. Sander, “The evolution of patterning mechanisms: gleanings from insect embryogenesis and spermatogenesis,” en *Development and evolution*, ed. B. C. Goodwin, N. Holder, y C. C. Wylie (Cambridge: Cambridge University Press, 1983), 137-158; Raff, *The shape of life*; B. K. Hall, “Baupläne, phylotypic stages, and constraint: Why there are so few types of animals,” *Evolutionary biology* 29 (1996): 215-261.

²⁰⁰ Nielsen, “Defining phyla.”

²⁰¹ M. K. Richardson et al., “There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development,” *Anatomy and Embryology* 196, n.º. 2 (1997): 91-106.

²⁰² D. Duboule, “Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate Bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony,” *Development. Supplement* (1994): 135.

²⁰³ M. K. Richardson, “Heterochrony and the phylotypic period,” *Developmental biology* 172, n.º. 2 (1995): 412-421.

impresión debida a nuestra intuición que no resulta de la investigación científica²⁰⁴: los tipos, en definitiva, no son más que grupos de rasgos artificialmente seleccionados. Ciertos filósofos de la biología han apelado a esta conclusión para abogar por la renuncia a la clásica problemática filosófica de la realidad de los tipos; con espíritu kantiano, Love aboga por abandonar el planteamiento ontológico del problema del tipo (esencialismo vs. pensamiento poblacional) para analizar el contexto epistémico en el que se utilizan distintos tipos de tipología para explicar la morfogénesis²⁰⁵. Sin embargo, creemos que la estructura que subyace al estadio filotípico es mucho más que un conjunto de rasgos artificialmente seleccionados para alcanzar ciertos objetivos epistemológicos de la embriología evolucionista. En primer lugar, si bien los estadios ontogenéticos han de considerarse más como periodos que como estadios discretos²⁰⁶, su estabilidad dinámica nos permite hablar de atractores morfológicos, por las razones que ya desgranamos al hablar del problema de la estabilidad de la forma. En segundo lugar, los criterios que se citan como rasgos que contradirían la existencia del arquetipo embriológico no pertenecen al criterio topológico. Lo que la morfología ha demostrado desde sus orígenes es que aquello que permanece invariable en las transformaciones que nos permiten conectar la variedad de las formas son las relaciones espaciales y las conexiones entre las partes; eso es precisamente lo que sucede en el estadio de farínula: todos los vertebrados atraviesan un estadio definido por la bilateralidad y la segmentación del mesodermo, al margen del número concreto de somitas y de la figura y el tamaño del embrión.

El criterio embriológico

Como apuntábamos arriba, la embriología ha jugado un papel esencial en la determinación de la semejanza morfológica, siendo la primera disciplina que aplica el método genealógico (la semejanza del desarrollo) a la determinación de la identidad estructural. En el caso de la morfología del desarrollo, la interpretación de la unidad de plan está muy lejos del carácter metafísico que la Síntesis Moderna ha atribuido al pensamiento tipológico pre-darwinista; sin duda, ciertos *Naturphilosophen* invocaron principios metafísicos, pero los morfólogos del desarrollo percibieron las relaciones estructurales como relaciones embriológicas, explicando la unidad de plan en virtud de la ‘comunidad ontogenética’²⁰⁷. El método genealógico ensayado por la embriología comparada ejercerá, de hecho, una influencia determinante en la postulación del evolucionismo darwinista:

²⁰⁴ Richardson et al., “There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates.”

²⁰⁵ A. C. Love, “Explaining the Ontogeny of Form: Philosophical Issues,” *A companion to the philosophy of biology* (2008): 223.

²⁰⁶ Duboule, “Temporal colinearity and the phylotypic progression.”

²⁰⁷ Lenoir, *The strategy of life: teleology and mechanics in the nineteenth-century German biology*; Schmitt, *Aux origines de la biologie moderne*, 162?; Brigandt, “A Theory of Conceptual Advance,” 17.

Los naturalistas hablan con frecuencia del cráneo como formado de vértebras metamorfoseadas, de los apéndices bucales de los crustáceos como de patas metamorfoseadas [...] pero en la mayor parte de los casos sería más correcto, como ha hecho observar el profesor Huxley, hablar del cráneo y de las vértebras de los apéndices bucales y de las patas como habiendo provenido por metamorfosis, no unos órganos de otros, tal como hoy existen, sino de algún elemento común y más sencillo²⁰⁸.

En el marco evolucionista, el criterio embriológico conoció su mayor expansión. De hecho, no sólo se utilizó para identificar partes estructuralmente idénticas, sino que se incluyó en la propia definición de homología²⁰⁹. Ahora bien: al igual que el criterio filogenético de homología, el método embriológico no está exento de problemas.

Poco antes de la publicación del *Origen*, Thomas Henry Huxley (1825-1895) ofreció una definición general del método embriológico que hoy sigue siendo válida²¹⁰: mientras el método anatómico compara las relaciones entre los elementos que conforman las partes de organismos adultos, el método embriológico consiste en trazar los elementos anatómicos a su precursor embrionario y determinar su identidad por sus relaciones ontogenéticas, lo que permite fundamentar tanto el concepto de plan corporal ('arquetipo embriológico') como el de homología ('criterio embriológico de homología'). Ahora bien: las "relaciones ontogenéticas" se han interpretado de modos muy distintos a lo largo de la historia de la embriología comparada.

Al principio, el criterio embriológico se identifica con la semejanza de conexiones entre los elementos morfológicos a lo largo del desarrollo: los estadios ontogenéticos manifiestan del modo más generalizado relaciones estructurales que tienden a oscurecerse a lo largo de la diferenciación morfológica; muchos elementos esqueléticos, por ejemplo, resultan de la fusión de partes que en la ontogenia se forman independientemente. Esta fue la interpretación implícita de los primeros naturalistas que utilizaron la embriología para identificar homologías. El reconocimiento de este principio permitió precisamente que Goethe y Vicq d'Azyr descubrieran el hueso intermaxilar, fusionado con los maxilares, al encontrarlo separado en un estadio temprano de su ontogenia. Esa fue también la interpretación del criterio embriológico de von Baer, quien continuó definiendo el tipo como "la relación espacial de los elementos orgánicos y los órganos"²¹¹. Desde entonces, el método embriológico, tal y como acabamos de definirlo, ha seguido utilizándose en morfología comparada. En este sentido, la ontogenia añade un componente dinámico a la topología, que se convierte así

²⁰⁸ Darwin, *Origen*, 583.

²⁰⁹ B. K. Hall, "Balfour, Garstang and de Beer: The First Century of Evolutionary Embryology," *American Zoologist* 40, n.º. 5 (2000): 718-728.

²¹⁰ T. Huxley, "On the Theory of the Vertebrate Skull," en *Proceedings of the Royal Society of London* (London: Royal Society of London, 1857), 384.

²¹¹ K. E. von Baer 1828, *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere*, 208. Cit. en Russell, *Form and Function*, 123.

en conectividad²¹², pero el criterio embriológico está subordinado a la correspondencia topológica²¹³.

Ahora bien: desde que el método embriológico empezó a expandirse a partir de 1830, el significado del concepto de ‘precursor embriológico’ se fue ampliando progresivamente: la homología se vincula a la presencia de elementos específicos en la secuencia ontogenética que conduce a los caracteres adultos, al margen de que exista o no correspondencia topológica. Ya en el marco de la morfología del desarrollo, muchos autores definieron las partes homólogas por su origen germinal. Con la morfología evolucionista, el criterio embriológico se volvió todavía más estricto; la homología—sostuvieron tanto Haeckel como Gegenbaur—sólo puede existir entre las partes que se han desarrollado a partir del mismo precursor embriológico. La embriología evolucionista encarnada en la obra de Francis Balfour (1851-1882)²¹⁴ representa la versión más exagerada y optimista del criterio ontogenético: la homología había de coincidir con la identidad entre capas germinales y patrones ontogenéticos.

Sin embargo, el establecimiento de la identidad morfológica presenta graves problemas. En primer lugar, el rastreo de las estructuras a sus precursores ontogenéticos conduce inevitablemente a un *regressus ad infinitum*, pues todo precursor nos lleva a otro, de modo que—siguiendo la lógica genealógica—podría sostenerse que todos los órganos son homólogos porque proceden de un precursor común: el cigoto²¹⁵. En segundo lugar, como comprobaremos en detalle en nuestro último capítulo, la embriología comparada ha puesto de manifiesto la asimetría entre las homologías adultas y embrionarias: la identidad de procesos epigenéticos, origen germinal, secuencia o patrones de expresión génica no implica homología estructural²¹⁶; los patrones homólogos pueden ser evolutivamente estables a pesar del cambio de los procesos ontogenéticos.

Los problemas arrojados por el criterio ontogenético han provocado que autores como Remane, de Beer, Hall o Roth recuperen el criterio topológico, al que el criterio embriológico—como ya advirtiera Owen—ha de estar subordinado:

las relaciones de semejanza están principalmente, si no enteramente, determinadas por la posición relativa y la conexión de las partes, y pueden existir independientemente de la forma, las proporciones, la sustancia, la

²¹² Shubin y Alberch, “A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb.”

²¹³ Rieppel y Kearney, “Similarity”; O. Rieppel, *Fundamentals of comparative biology* (Birkhäuser Basel, 1988); Hennig, *Phylogenetic Systematics*.

²¹⁴ F. M Balfour, *A treatise on comparative embryology*, 2 vols. (London: Macmillan & Co, 1880).

²¹⁵ Alberch, “Problems with the interpretation of developmental sequences”; G. Scholtz, “Homology and ontogeny: pattern and process in comparative developmental biology,” *Theory in Biosciences* 124, n.º. 2 (2005): 121-143.

²¹⁶ de Beer, *Homology, an Unsolved Problem*; Hall, “Balfour, Garstang and de Beer”; Remane, *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*; Abouheif et al., “Homology and developmental genes”; Roth, “Homology and hierarchies”; J. A. Bolker y R. A Raff, “Developmental genetics and traditional homology,” *BioEssays* 18, n.º. 6 (1996): 489–494; Roth, “Within and Between Organisms: Replicators, Lineages, and Homologues.”

función y la semejanza del desarrollo²¹⁷.

Los caracteres homólogos no siempre comparten un mismo patrón generativo, sino que los procesos ontogenéticos son disociables de las estructuras que generan²¹⁸:

La homología morfológica es una manifestación de la organización estructural que mantiene elementos de construcción idénticos a pesar de la variación en su constitución molecular, ontogenética y genética²¹⁹.

Como ha subrayado Scholtz²²⁰, la embriología comparada tiene un rol fundamental en la determinación de la causalidad evolutiva, una cuestión que la perspectiva teleológica y ‘adultocéntrica’²²¹ del desarrollo y la evolución ha tendido a ignorar. Scholtz denuncia que la creencia en los tipos ontogenéticos está fundada en la extrapolación de la visión teleológica del desarrollo, que puede ser válida para la ontogenia de un individuo, a la escala evolutiva. Desde esta perspectiva, inaugurada por Haeckel, el desarrollo se concibe como una secuencia teleológica de procesos o estadios causalmente conectados y conservados a lo largo de la evolución. Sin embargo, dado que los patrones ontogenéticos pueden ser muy distintos de los rasgos adultos que generan, de un estadio no puede inferirse una estructura: la presencia de un precursor embriológico no implica la existencia de una estructura diferenciada en el ancestro ni cuáles eran sus propiedades en el caso de que existiese. La embriología comparada—argumenta Scholtz—es esencial para el desvelamiento de la causalidad evolutiva, pues mediante la comparación de las secuencias ontogenéticas podemos concluir que ciertos estadios no son el prerequisite de otros y que, por tanto, han podido evolucionar independientemente²²². Desde el punto de vista evolutivo, el desarrollo no es finalista²²³; al contrario: las ontogenias deben concebirse como series de patrones potencialmente independientes.

²¹⁷ Owen, “On the nature of limbs,” 6; Russell, *Form and function*, 108.

²¹⁸ Roth, “Homology and hierarchies”; Roth, “Within and Between Organisms: Replicators, Lineages, and Homologues,” 21.

²¹⁹ Müller, “Homology,” 58-59.

²²⁰ Scholtz, “Homology and ontogeny.”

²²¹ A. Minelli, *The Development of Animal Form: Ontogeny, Morphology, and Evolution* (Cambridge: Cambridge University Press, 2003).

²²² Remane, *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*; Scholtz, “Homology and ontogeny”; Minelli, *The Development of Animal Form*; R. A. Raff, “Larval Homologies and Radical Evolutionary Changes in Early Development,” en *Novartis Foundation Symposia* (Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd., 2007), 110-124; M. K. Richardson et al., “Comparative methods in developmental biology,” *Zoology* 104, n.º. 3 (2001): 278-283.

²²³ Scholtz, “Homology and ontogeny.”

2.3. El origen de la forma y la insuficiencia de la morfología transformista

En el primer capítulo hemos examinado las limitaciones de la morfología pura a la hora de abordar aquellas partes que no pueden trazarse a un equivalente homólogo, y en el epígrafe dedicado a la heterocronía advertimos ya del desafío que supone para la morfología dinámica modelar el origen de nuevas estructuras. La crisis interna vivida por la morfología evolucionista a finales del siglo XIX es el episodio histórico más ilustrativo de los problemas asociados a la comprensión del origen evolutivo de la forma.

Si bien en los comienzos de la morfología evolucionista anatomistas y embriólogos confiaron en que sus respectivos métodos arrojarían las evidencias cuyo engarce acabaría por revelar el árbol de la vida, en realidad existió desde el principio un conflicto latente entre ambas disciplinas, convencidas de disponer de una capacidad superior a la otra a la hora de reconstruir las relaciones filogenéticas. En ausencia de registro fósil de ancestros intermedios, las escuelas anatómica y embriológica defendieron hipótesis irreconciliables, revelando serias diferencias en la metodología manejada a la hora de decidir cuestiones filogenéticas²²⁴. La ruptura definitiva se desató a raíz de una controversia clásica todavía irresuelta: el origen de las extremidades de los vertebrados²²⁵. Partiendo de la premisa según la cual una nueva estructura debía haberse derivado de una estructura previa²²⁶, la escuela anatómica—liderada por Gegenbaur—defendió la teoría de los arcos branquiales, según la cual, las aletas pareadas procedían de los arcos branquiales posteriores. Por su parte, la escuela embriológica—abanderada por Balfour—defendió la teoría de los pliegues laterales, postulando que las aletas se habían desarrollado a partir de una estructura ancestral hipotética: dos pliegues laterales a lo largo de ambos lados del cuerpo que, más tarde, se habrían dividido en dos aletas primitivas.

A principios del siglo XX, la polémica en torno al origen de las extremidades había sumido a la morfología en un declive del que no pudo reponerse hasta mucho más tarde. La debilidad provocada por la dialéctica interna entre anatomistas y embriólogos se acentuó por los ataques procedentes de la nueva disciplina de la embriología experimental. Ambos debates revelaban una profunda tensión conceptual: el

²²⁴ Nyhart, *Biology Takes Form*; Hall, “Balfour, Garstang and de Beer”; M. D. Laubichler et J. Maienschein, “Ontogeny, anatomy, and the problem of homology: Carl Gegenbaur and the American tradition of cell lineage studies,” *Theory in Biosciences* 122, n.º. 2 (2003): 194-203; Nyhart, “Learning from history.”

²²⁵ E. S. Goodrich, *Studies on the structure and development of Vertebrates* (London: MacMillan and Co., 1930).

²²⁶ Según Gegenbaur, todas las estructuras anatómicas se derivaban de un plan vertebrado primitivo (el *archipterygium*) centrado en el esqueleto axial y caracterizado por una serie de segmentos repetidos cuya estructura esquelética fundamental consiste en una vértebra idealizada con arcos dorsales y ventrales. A medida que la cabeza vertebrada se diferenció, los arcos inferiores se modificaron en arcos branquiales para promover la respiración, los anteriores en la boca y la mandíbula, y los posteriores en las pelvis y las aletas.

problema del origen de la forma y la imposibilidad de resolverlo desde una perspectiva exclusivamente transformista. De hecho, en el propio campo de la embriología se vivieron polémicas en torno a ciertas novedades evolutivas que tampoco pudieron resolverse, como la que se desató alrededor de la transición de los protozoos a los metazoos diblásticos: Haeckel defendió que el saco diblástico se había formado por invaginación; Lankester, por delaminación²²⁷.

Como vimos arriba, la incapacidad de la perspectiva transformista para enfrentarse al problema de las novedades evolutivas volvió a hacerse evidente en relación con la investigación de la heterocronía, que se demuestra impotente cuando se trata de explicar el origen evolutivo de las morfologías. La morfología evolucionista sólo puede constatar la aparición de las verdaderas novedades evolutivas, es decir, de aquellos “nuevos elementos en un plan corporal que no tienen equivalente homólogo en la especie ancestral ni en el mismo organismo”²²⁸. La investigación de los diferentes tipos, frecuencias y abundancia de novedad en diferentes linajes es fundamental para descubrir la causalidad implicada en su generación, pero es la morfología causal (a la que dedicamos la segunda parte de este trabajo) la disciplina encargada de esta tarea²²⁹.

3. CONCLUSIONES

El problema de la relación entre forma y tiempo no se dirime en el terreno del enfrentamiento entre creacionismo y evolucionismo, sino en comprender el distinto impacto del evolucionismo en morfología y taxonomía:

- La revolución darwinista se ejecuta sobre el sistema de clasificación linneano, donde los taxones se conciben como clases, y no sobre la morfología, que organiza la pluralidad morfológica en tipos. El salto ontológico de Darwin debe interpretarse como un paso más el reconocimiento progresivo de la heterogeneidad de las clases iniciado por la taxonomía. La revolución lógica inaugurada en el *Origin* puede definirse como la sustitución de la lógica de clases basada en relaciones de semejanza por una lógica de clases donde la semejanza se define por la relación genealógica.
- En el marco teórico de la sistemática evolucionista y la cladística sucede el verdadero efecto demoledor sobre el concepto de forma orgánica: en ambos casos, la ascendencia común no sólo *explica* la identidad morfológica, sino que la *define*, de modo que los criterios morfológicos dejan de pertenecer a la definición de las partes y los planes corporales para convertirse en criterios meramente metodológicos de reconocimiento de la ascendencia común. De este modo, la homología

²²⁷ Russell, *Form and function*, 295.

²²⁸ G. B. Müller y G. P. Wagner, “Novelty in evolution: restructuring the concept,” *Annual review of ecology and systematics* 22, nº. 1 (1991): 229-256.

²²⁹ G. B. Müller, “Evolutionary developmental biology,” *Handbook of Evolution: The evolution of living systems (including hominids)* 2 (2005): 87-115.

se independiza no sólo de la función y la figura, sino también de la estructura de las partes.

- Si bien la subordinación actual de la taxonomía a la filogenética y la expansión de la filogenética molecular han acabado por romper el vínculo ancestral entre taxonomía, morfología y filogenia, los métodos morfológicos que permiten determinar la identidad entre caracteres son un paso epistemológico previo imprescindible para establecer las relaciones filogenéticas. La identidad morfológica y la identidad genealógica son cuestiones distintas e irreductibles tanto en la evolución, donde hemos de distinguir entre homología y homoplasia, como en el desarrollo, pues las mismas partes no siempre se forman a través de las mismas trayectorias ontogenéticas ni están determinadas por los mismos genes.
- Tanto en morfología del desarrollo como en morfología evolucionista, el problema de la transformación diacrónica de la forma se ha abordado desde dos perspectivas: (a) la transformista, donde el tiempo aparece como el eje temporal en el que se suceden secuencialmente las transformaciones morfológicas, ya sea en la ontogenia o en la filogenia; (b) la perspectiva dinámica, que trata de capturar la temporalidad de la forma entendiendo el tiempo como un parámetro interno al sistema morfológico.
- La descripción de la forma juega un papel fundamental en la biología del desarrollo y la biología evolutiva porque define el dominio problemático. En embriología, el modelado tridimensional de los embriones y la caracterización de las distintas escalas de organización que se generan a lo largo de la ontogenia se revela fundamental para comprender la causalidad implicada. A menudo contempladas como meras representaciones descriptivas, las series ontogenéticas y los modelos para compararlas han jugado un papel esencial en la conceptualización tanto de la temporalidad embriológica como en el establecimiento de las identidades y diferencias entre las historias vitales de distintas especies. En morfología evolucionista, los distintos modos de representar el árbol filogenético ilustran concepciones muy dispares de la dinámica del morfoespacio.
- El carácter discreto del morfoespacio tiene una traducción dinámica en morfología del desarrollo y morfología evolucionista: la identidad estructural se convierte en el problema de la estabilidad morfológica y las transiciones entre las regiones pobladas del morfoespacio se interpretarán como ‘saltos’ relativos en el tiempo ontogenético y evolutivo.
- Tanto la morfología del desarrollo como la morfología evolucionista añaden la dimensión temporal a la concepción jerárquica de la forma orgánica con el fin de comprender cómo la modularidad y la integración emergen y se transforman a lo largo del tiempo ontogenético y evolutivo.

Parte II

La explicación de la forma

Como hemos tratado de demostrar a lo largo de la primera parte, el escaso protagonismo jugado por la problemática morfológica en el siglo XX se remonta a una tensión epistemológica y ontológica fundamental derivada de los distintos modos de conceptualizar la diversidad orgánica practicados por la taxonomía y la morfología. En esta segunda parte comprobaremos cómo las distintas teorías causales ensayadas en las ciencias de la vida para explicar la forma dependen esencialmente de la conceptualización lógica y morfológica de la forma en los tres dominios donde se ha planteado, a saber: la biología funcional, la biología del desarrollo y la biología evolucionista.

La revisión contemporánea de la causalidad biológica nos permitirá, de nuevo, rescatar las teorías explicativas de la forma que se manejaron en la morfología pre-evolucionista. Incluso ciertos filósofos afines a la morfología dan por sentado que descartada la eternidad del mundo, el reconocimiento de patrones sistemáticos en la diversidad morfológica sólo admite dos explicaciones radicalmente excluyentes: la evolución y la creación especial¹. Sin embargo, el platonismo que según la historiografía sintética subyace a la noción de tipo de la morfología pura, no puede aplicarse a la mayoría de los morfólogos pre-darwinistas: la mayor parte de los anatomistas y embriólogos llamados idealistas no creyeron que las formas, aunque ontológicamente autónomas, pudieran ser fundamento de sí mismas. La morfología de la primera mitad del siglo XIX no sólo reclamó el poder explicativo de la forma, sino que solió combinarlo con otra disciplina, a saber: la fisiología y la embriología².

¹ El propio Amundson (*The Changing Role of the Embryo*, 33.) admite indirectamente esta lectura cuando propone, como alternativa a la historia heredada, calificar de ‘realismo cauto’ la actitud de la mayor parte de biólogos pre-darwinistas ante la homología y los planes corporales. No es que los morfólogos idealistas—dice Amundson—fueran antievolucionistas; simplemente creyeron en las relaciones morfológicas, absteniéndose de comprender la causalidad que las gobierna y, por tanto, no reconociendo la evolución como causa.

² Camardi, “Richard Owen, Morphology and Evolution.”

Como veremos, la biología aristotélica, la anatomía funcional y la morfología del desarrollo decimonónica articularon explicaciones causales que revelan profundas analogías con la morfología causal contemporánea. Y es que—como subrayó Rainer Zangerl, uno de los principales ‘restauradores’ de la morfología en el marco hostil de la Síntesis Moderna—a la morfología no sólo le interesa la estructura, abstracta y pura, de los organismos³. Muy al contrario: la forma orgánica no puede comprenderse al margen de la materia orgánica, ni de las funciones que la mantienen en existencia, ni del tiempo que enlaza a las transformaciones morfológicas a lo largo de la ontogenia y la filogenia. La exploración de cada una de las dimensiones de la forma ha dado lugar a la ‘especiación’ de la morfología en diversas subdisciplinas: la morfología del desarrollo se ocupa de la génesis ontogenética de la forma, la morfología evolucionista y la paleontología del despliegue de las morfologías en el tiempo geológico, la morfología funcional de las correspondencias entre estructuras, funciones vitales y entornos ecológicos... Cada una de estas alternativas ha vivido su esplendor momentos históricos distintos y ha tenido asociadas distintas interpretaciones de los conceptos de tipo⁴ y homología⁵: la morfología funcional gobernó el pensamiento aristotélico y alcanzó su máximo apogeo en el siglo XVIII con la anatomía fisiológica de Cuvier; la primera mitad del XIX arrancó con el imperio de la concepción formal o trascendental, que al articular la diversidad alrededor de la idea de unidad de plan, subordina la función a la forma; la morfología del desarrollo arraigó las relaciones entre tipos en las leyes ontogenéticas; en la morfología evolucionista que dominó la segunda mitad del mismo siglo, las relaciones entre arquetipos se interpretan como relaciones filogenéticas; a principios del XX se impuso la concepción mecanicista de la morfología causal o experimental, y, en la actualidad, la biología evolutiva del desarrollo trata de integrar en una nueva síntesis las distintas causalidades responsables de la ‘unidad en la diversidad’.

³ Zangerl, “The methods of comparative anatomy,” 352-353.

⁴ Russell, *Form and function*, 235. distingue tres fases en la historia del concepto de tipo

⁵ H. Spemann, “Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie,” *Allgemeine Biologie* (1915); Laubichler, “Homology in development and the development of the homology concept.” En sintonía con la clasificación de Spemann, Müller (Müller, “Homology.”) ha distinguido tres conceptos de homología en la historia de la biología que coinciden con las definiciones actuales.

Forma y función

La relación entre forma y función ha sido objeto de una de las controversias más conflictivas de la historia de la biología¹: ¿están la forma y la función inseparablemente ligadas? ¿determina la forma a la función o a la inversa?. A diferencia del concepto de forma, el debate en torno la noción de función biológica ha recibido una atención creciente en filosofía de la biología². Nuestro propósito en este capítulo no es analizar en detalle esta polémica; nos centramos en demostrar cómo la interpretación del concepto de función es intrínsecamente dependiente de las distintas conceptualizaciones de la forma asociadas a la taxonomía y la morfología: en primer lugar, analizamos cómo la concepción de la forma como clase asociada al problema de la especie posibilita la conceptualización darwinista de la adaptación ecológica; en la segunda sección, exploramos las nociones de función que se han manejado en la tradición morfológica: la función como actividad y la función como organización.

1. LA ADAPTACIÓN DE LA FORMA

La desaparición de la morfología de la teoría evolutiva moderna y el rol menor que, en consecuencia, juega en filosofía de la biología el problema la forma, suelen atribuirse al adaptacionismo darwinista³. Para muchos evolucionistas, el objetivo de la teoría de la evolución no es tanto explicar las modificaciones de las especies en general como la maravillosa adaptación de sus rasgos a las condiciones ambientales. Sin negar que la complejidad adaptativa es, en efecto, el principal *explananda* del *Origen de las especies*, lo que pretendemos demostrar aquí es que la cuestión de la variación de las especies y la concepción darwinista de la adaptación están intrínsecamente ligadas.

Como señala Russell⁴, Lamarck introdujo el problema de la variabilidad de las especies asociada a la adaptación ecológica y Darwin, que nunca dejó de ser un naturalista de campo, heredó esta problemática. Sin embargo, mientras la explicación lamarkiana conjuga las dimensiones organizacional y adaptativa de la función bioló-

¹ Russell, *Form and function*, 78.

² Cfr. A. Wouters, "The Function Debate in Philosophy," *Acta Biotheoretica* 53, n.º. 2 (2005): 123-151.

³ Gould y Lewontin, "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm."

⁴ Russell, *Form and function*, 232.

gica, la teoría darwinista se limita a dar cuenta de la adaptación de las especies. En una compleja tensión entre vitalismo y mecanicismo⁵, Lamarck postula dos fuerzas evolutivas cuya combinación habría conformado una ‘serie ramificada’: por un lado, el *poder vital*, la tendencia intrínseca de la naturaleza hacia el aumento de la organización, da cuenta de la jerarquía funcional que asciende desde los infusorios hasta el hombre; por otro, la *ley del uso y el desuso* explica las desviaciones adaptativas que ramifican esa gradación regular⁶. Darwin propone también una doble causalidad para dar cuenta de la unidad de tipo (atribuida a la ascendencia común) y la variación asociada a las condiciones de existencia (la selección natural), pero la selección se postula, en realidad, como la causa última del tronco y las ramificaciones del árbol filogenético: puesto que aquello que se hereda ha sido previamente seleccionado, la unidad de tipo se define como el legado histórico de la adaptación previa, convirtiendo a la selección natural en el único mecanismo responsable de la evolución de las especies⁷.

En cualquier caso, tanto Lamarck como Darwin convierten a la que hoy llamamos ‘adaptación ecológica’, es decir, al ajuste entre el organismo y su entorno, en el motor evolutivo de la diversificación morfológica. En este sentido, la relectura de las ‘condiciones de existencia’ es radicalmente distinta de la que hasta entonces había asumido la morfología⁸: como veremos en la próxima sección, el concepto de función de la tradición continental, definido en el contexto de la anatomía fisiológica, se identifica con la *organización*, una función inmanente a los organismos fundada en el principio de subordinación de las partes; la *adaptación ecológica* es una función externa, que se nutre de los interrogantes característicos de disciplinas muy distintas: la sistemática, cuyo énfasis en las peculiaridades de los organismos y la forma en que las especies difieren en relación a sus entornos particulares y sus modos de vida se suma a la atomización taxonómica del organismo, y la recién fundada biogeografía, que al subrayar las semejanzas debidas al hábitat contribuyó en gran parte al desarrollo de esa otra imagen del mundo natural alternativa a la morfológica⁹.

Sin embargo, las nociones de adaptación de los fundadores del transformismo son, en realidad, muy distintas: la conceptualización darwinista de la adaptación va más allá que la lamarckiana en la externalización y atomización de la función orgánica. En la ley del uso y el desuso, la adaptación resulta de una necesidad interna al organismo: la originación, el desarrollo o la atrofia de las partes están impulsados por el ‘sentimiento interior’, que o bien desvía los fluidos de aquellos órganos innecesarios,

⁵ Lamarck ha sido interpretado como defensor tanto de una voluntad orgánica y teleológica ajena a la causalidad física (Ruse, *La revolución darwinista*, 27.) como de un mecanicismo radical según el cual, los fines no eran más que falsas apariencias reveladoras de la necesidad causal subyacente (Gould, *La estructura de la teoría de la evolución*, 172).

⁶ Lamarck, *PZ*, 234.

⁷ Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución*, 185.

⁸ A. Etxeberria y L. Nuño de la Rosa, “Partes y funciones en el desarrollo y la evolución. Hacia un darwinismo sistémico,” ed. H. Dopazo y A. Navarro,, *SESBE*, n.º. 150 (2009): 465-474.

⁹ Gayon, “La marginalisation de la forme dans la biologie de l’évolution.”

o bien los dirige hacia los lugares del cuerpo donde se necesita un nuevo órgano, abriendo nuevos patrones anatómicos y fisiológicos. La adaptación es, por tanto, simultánea a los cambios ambientales, de donde se deriva un ajuste inmediato entre el organismo y su entorno. La teoría de la selección natural, al sustituir las necesidades internas por la dinámica que resulta de la combinatoria de los individuos que componen las poblaciones, erradica toda teleología inmanente del proceso evolutivo y lleva el dualismo organismo/medio a sus últimas consecuencias: los cambios estructurales no surgen *para* realizar las correspondientes funciones, sino que son seleccionados *porque* las realizan¹⁰. De este modo, el darwinismo adopta una perspectiva radicalmente ecológica donde la supervivencia de los organismos deja de ser un problema fisiológico para depender exclusivamente de las relaciones con su entorno. Los conceptos de adaptación de Lamarck y Darwin son, por tanto, muy distintos. Retrospectivamente, la adaptación lamarckiana es equiparable a la *adaptación fisiológica*, es decir, la capacidad de los tejidos para modificarse en respuesta a estímulos ambientales; la adaptación darwinista hace referencia a la *adaptación evolutiva*: el ajuste hereditario de una especie a un conjunto de condiciones ambientales¹¹.

La conversión de la adaptación en el núcleo de la explicación darwinista está íntimamente ligada a la cuestión del *diseño* que protagonizó el argumentario de la teología natural británica. Sin duda, el transformismo supone una revisión radical del pensamiento teológico en biología, pero el giro conceptual no consiste tanto en el triunfo de la ciencia sobre la religión como en la apropiación científica de los problemas planteados por la teología natural anglosajona. Tanto Mayr como Ghiselin subrayan que a diferencia de los filósofos y naturalistas anteriores, Darwin ya no se preguntaba “¿qué es bueno para la especie? sino ¿qué es bueno para el individuo?”¹². Si bien el salto de la especie al individuo permitió imprimir dinamismo a la idea de adaptación, la pregunta por la utilidad es muy sintomática, pues era el interrogante por excelencia de la teología natural británica, donde la adaptación, y no la forma, revelaba el poder creador de Dios. Como vimos en la primera parte, el *Origen* utiliza el argumento del ‘orden geométrico’ para defender la comunidad de descendencia, pero para Darwin la problemática verdaderamente desafiante la plantea la teología natural anglosajona, que frente a los patrones estructurales apostó por el argumento ‘utilitarista’ basado en el diseño divino. Desde que el éxito de Newton hiciera del orden astronómico un fenómeno explicable por leyes mecánicas, los teólogos británicos como William Paley (1743-1805) creían que el argumento basado en la geometría estaba acusado de una fragilidad endémica: la adaptación, y no la forma, revelaba el poder creador de Dios, responsable de la perfección del diseño orgánico¹³:

¹⁰ Mayr, *Una larga controversia*.

¹¹ W. J. Bock y G. von Wahlert, “Adaptation and the Form-Function Complex,” *Evolution* 19, n.º. 3 (1965): 269-299.

¹² Ghiselin, *El triunfo de Darwin*; Mayr, *Una larga controversia*, 55.

¹³ Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución*, 163.; Amundson, *The Changing Role of the Embryo*, 57, 65.

Se habla de un principio de orden: pero qué se entiende por un principio de orden, como algo diferente de un Creador inteligente, no se ha explicado ni por definición ni por ejemplo¹⁴.

Es en la construcción de instrumentos, en la elección y adaptación de los medios, donde se ve una inteligencia creativa. Es esto lo que constituye el orden y la belleza del universo¹⁵.

Siguiendo una lógica paralela, Darwin admite que la evolución puede probarse reflexionando sobre los problemas de la morfología (“las afinidades mutuas de los seres orgánicos, sus relaciones embriológicas, su distribución geográfica, la sucesión geológica...”) pero advierte que tal conclusión “no sería satisfactoria hasta que pudiese demostrarse esa *perfección de estructura* y esa *coadaptación* que con tanta justicia causan nuestra admiración”¹⁶. La teoría de la selección natural resuelve, por tanto, el problema del *diseño* aparente de los organismos¹⁷.

La concepción de la función como una forma de ajustarse al entorno y no como un modo de ser se exagerará en la Síntesis Moderna y explica, en gran parte, que la morfología jugara un papel tan reducido en su constitución. Si bien Darwin profesó un relativo ‘pluralismo causal’ donde la selección natural convivió con otros mecanismos de carácter ‘internalista’, permitiendo a la morfología integrarse en el nuevo programa evolucionista, el neodarwinismo ‘panselccionista’ de Alfred Russel Wallace (1823-1913) y August Weismann (1834-1914), la genética ecológica de Ronald Fisher (1890-1962) y la articulación de todas las disciplinas biológicas en torno al concepto de selección natural sacrificaron el pluralismo darwinista para proclamar el protagonismo exclusivo de la selección natural¹⁸. En el adaptacionismo—tal y como lo definen Gould y Lewontin¹⁹—los organismos (atomizados en rasgos diseñados por la selección natural para acometer óptimamente sus funciones) aparecen como el mejor compromiso posible entre las distintas exigencias ambientales a las que están sujetos.

La conversión de las ‘historias adaptativas plausibles’ (*just-so stories*) en la única explicación legítima de los procesos evolutivos encuentra una de sus justificaciones conceptuales más poderosas en la célebre distinción de Mayr entre causas próximas y

¹⁴ W. Paley, *Natural theology: or, evidence of the existence and attributes of the deity, collected from the appearances of nature*, ed. M. Eddy y D. M. Knight (Oxford University Press, USA, 1802), 43.

¹⁵ *Ibid.*, 76.

¹⁶ Darwin, *Origen*, 3. El subrayado es nuestro.

¹⁷ R. Dawkins, *The selfish gene*, 1976.

¹⁸ Si bien Darwin fue mucho más pluralista que los artífices de la teoría sintética, es en el *Origen* donde se introducen las apuestas filosóficas fundamentales que, radicalizadas a lo largo de las dos grandes etapas de la fundación de la Síntesis Moderna (una primera donde la estructura causal de la teoría darwinista se articuló en torno a la genética de poblaciones y una segunda consistente en la integración de diversas disciplinas biológicas en torno al núcleo teórico forjado en la primera) tendrán consecuencias devastadoras para la investigación de la forma orgánica. Cfr. W. B. Provine, *The origins of theoretical population genetics* (Chicago: The University of Chicago Press, 1971).

¹⁹ Gould y Lewontin, “The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm.”

últimas²⁰. Según Mayr, la biología funcional se ocupa de las causas próximas, es decir, de explicar *cómo* los elementos estructurales contribuyen causalmente al desempeño de ciertas capacidades; sólo a la biología evolucionista le corresponde comprender las causas últimas (fundamentalmente, la selección natural) que gobiernan la dimensión histórica de la vida o *porqué* las poblaciones han llegado a ser como son.

En este nuevo marco teórico, los fenómenos clásicos de la morfología se reformulan en términos adaptativos: las homologías se atribuyen a la selección estabilizadora, las tendencias evolutivas a la constancia de la presión selectiva, las correlaciones morfológicas se conciben en virtud de la optimización de unas partes a expensas de otras y las novedades evolutivas se definen como “cualquier nueva estructura o propiedad adquirida que permite la asunción de una nueva función”²¹. Incluso el enigma de la explosión morfológica del Cámbrico ha tratado de resolverse mediante diversas hipótesis ecológicas: dada la correspondencia entre los cambios ambientales y las transformaciones morfológicas documentada por el registro fósil, se ha sugerido que las glaciaciones del Neoproterozoico restringieron los hábitats disponibles y eliminaron la biodiversidad pre-glacial, de modo que la diversificación posterior habría sido una reacción a las extinciones previas. La estabilidad de los planes corporales se explica, así, en términos de selección estabilizadora: al Cámbrico le habría seguido un largo período de congelación que habría obligado a los animales a habitar nichos ecológicos de aguas templadas, sometidos a una intensa presión selectiva²².

La metáfora del paisaje adaptativo introducida por Sewall Wright (1889-1988) ilustra ejemplarmente la reformulación adaptacionista de la fenomenología morfológica, en cuanto—como señala Gayon—ofrece un medio para representar la forma en un contexto teórico arraigado en conceptos no morfológicos²³. La interpretación más extrema en este sentido es la de Dobzhansky²⁴: cada organismo se define como una combinación de rasgos determinados genéticamente que constituyen “una fracción infinitesimal de lo potencialmente posible”; a su vez, tales combinaciones se representan en un mapa topográfico donde los contornos simbolizan sus valores adaptativos; la diversidad orgánica se correlaciona entonces con la variedad de nichos ecológicos preexistentes a la espera de ser ocupados, de modo que la naturaleza jerárquica de la clasificación refleja la discontinuidad del paisaje ecológico.

De distintos modos, la filosofía de la biología ha apostado por naturalizar la teleología a partir de la teoría de la selección natural. En este sentido, la noción de función más extendida es la *perspectiva etiológica*, que identifica la función de un rasgo con

²⁰ E. Mayr, “Cause and Effect in Biology: Kinds of causes, predictability, and teleology are viewed by a practicing biologist,” *Science* 134, n.º. 3489 (1961): 1501-1506.

²¹ E. Mayr, *Evolution and the diversity of life: selected essays* (Harvard University Press, 1997), 89.

²² P. F. Hoffman, J. A. Kaufman, y G. P. Halverson, “Comings and goings of global glaciations on a Neoproterozoic carbonate platform in Namibia,” *GSA Today* 8, n.º. 5 (1998): 1-9.

²³ Gayon, “La marginalisation de la forme dans la biologie de l'évolution,” 144.

²⁴ Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, 9-10. Para un análisis de la reinterpretación de Dobzhansky del paisaje adaptativo, véase Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución*, 557.

los efectos por los que fue seleccionado en el pasado²⁵. Las dificultades asociadas a la definición histórica de función han conducido a la formulación de definiciones no históricas²⁶ que han permitido clarificar el concepto de adaptación: una ‘adaptación’, es decir, un rasgo que fue seleccionado en el pasado porque aumentaba el valor adaptativo (*fitness*) de su portador, no siempre es identificable con un ‘rasgo adaptativo’, es decir, que aumenta en la actualidad el valor adaptativo de su portador. No obstante, ninguna de las concepciones adaptativas de la función orgánica da cuenta de los diversos sentidos de función utilizados en biología y, en particular—como veremos enseguida—en la tradición morfológica.

2. LA ACTIVIDAD Y LA ORGANIZACIÓN DE LA FORMA

Si en el darwinismo el concepto de función se identifica con la adaptación ecológica y resulta de una dinámica externa a los propios organismos, el apego a los principios constructivos que rigen la organización de los seres vivos ha orientado la investigación morfológica de las funciones orgánicas en una dirección muy distinta. Desde la biología aristotélica, pasando por la morfología cuvieriana, hasta la morfología funcional contemporánea, la definición de función se ha planteado desde una perspectiva intrínseca, o bien como *actividad*, o bien como *organización*. Como veremos a lo largo de este epígrafe, las concepciones de la función biológica alternativas a las definiciones selectivas que se han discutido recientemente en filosofía de la biología se corresponden con las nociones de función que se han manejado de un modo más o menos explícito en la tradición morfológica.

2.1. La actividad de las partes

En 1965, en el contexto del triunfo del adaptacionismo, los biólogos evolucionistas Walter J. Bock y Gerd von Wahlert²⁷ advirtieron de la necesidad de distinguir entre dos grandes sentidos de función utilizados en la práctica biológica: cuando atribuimos una función a un rasgo, podemos referirnos, o bien a ‘lo que hace’ (la *función* propiamente hablando), o bien a aquello ‘para lo que se usa’ (el *rol biológico*). En los últimos años, la distinción entre *actividad* y *uso* ha cobrado un papel protagonista en la discusión filosófica²⁸. Partiendo de la distinción de Mayr entre causas próximas y

²⁵ K. Neander, “Teleology in biology,” en *AAP conference in*, 1980; R. G. Millikan, *Language, thought, and other biological categories: new foundations for realism* (MIT Press, 1987).

²⁶ Según la perspectiva de las *oportunidades de supervivencia*, las funciones de un rasgo son aquellos efectos del rasgo que hacen que las probabilidades de supervivencia de sus portadores sean mayores de las de organismos hipotéticos poseedores de un rasgo distinto; las *teorías selectivas no históricas* fundamentan el concepto de función en los efectos por los que un rasgo es seleccionado en la actualidad frente a otros organismos.

²⁷ Bock y von Wahlert, “Adaptation and the Form-Function Complex.”

²⁸ R. Amundson y G. V. Lauder, “Function without purpose,” *Biology and Philosophy* 9, n.º. 4 (1994): 443–469; Wouters, “The Function Debate in Philosophy”; A. C. Love, “Functional homology and

últimas, suele asumirse que en la práctica biológica se manejan dos grandes nociones de función que, a su vez, se corresponden con las dos grandes perspectivas de la función biológica que se han discutido en filosofía²⁹: la *evolucionista*, que explica la presencia de un rasgo en virtud de su contribución en el pasado al valor adaptativo de los miembros de una especie (la función como uso) y se corresponde con la perspectiva etiológica, y la *fisiológica*, que daría cuenta las actividades o capacidades de un organismo que resultan del ejercicio actual de la función. La concepción de la función como *actividad* se ha identificado con la perspectiva sistémica³⁰, que identifica la función de un rasgo con el papel que este juega en el ejercicio de una actividad o capacidad de un sistema complejo del cual forma parte. La función del corazón, por ejemplo, es bombear la sangre no porque fue seleccionado para ello, sino porque así contribuye a la circulación sanguínea. Como veremos enseguida, la noción de actividad depende, en todas sus formulaciones, de la definición morfológica de las partes animales.

2.1.1. Forma y función: la noción de facultad

La comprensión aristotélica de la forma orgánica está inextricablemente vinculada a la función biológica³¹: a diferencia de la forma artística, la forma animal aparece profundamente imbricada con las funciones vitales (locomoción, alimentación, reproducción y sensación) y no puede, por tanto, reducirse a su dimensión espacial (*morphé*); su comprensión exige añadir la dimensión vital de la organización (*energeia*), desconocida en el universo inerte. De hecho, si Aristóteles elige las partes animales como objeto de estudio es precisamente porque le permiten salvar la teleología, pues las partes tienen funciones, algo que el organismo en su totalidad, más allá de vivir, no tiene propiamente hablando³². Las partes homogéneas se explican por sus *cualidades* (suavidad, viscosidad, humedad, fragilidad), mientras las heterogéneas son lo que son por las *facultades* que desempeñan.

La explicación de las características y las variaciones de las partes definidas en la *Investigación* es el objeto de *Las partes de los animales*³³, donde Aristóteles lleva a cabo la conciliación más acabada entre teleología y mecanicismo. Aquí es donde el factum de la estabilidad morfológica se revela fundamental: la adecuación entre materia, forma y función—argumenta Aristóteles—sólo admite dos soluciones: o bien es ventajosa “por azar”, o bien sucede precisamente por “el bien que hace”. Una coincidencia es excepcional por definición, pero si admitimos que los órganos ani-

homology of function: Biological concepts and philosophical consequences,” *Biology and Philosophy* 22, n.º. 5 (2007): 691-708.

²⁹ Millikan, *Language, thought, and other biological categories*.

³⁰ R. Cummins, “Functional analysis,” *The Journal of Philosophy* 72, n.º. 20 (s.d.): 741-765.

³¹ El término griego ἔργον (*ergon*) se traduce, de hecho, como ‘trabajo’ o ‘actividad’

³² Crubellier y Pellegrin, *Aristote*, 282.

³³ Aristóteles, *PA*.

males *siempre* están formados del mismo modo, entonces hemos de concluir que “la naturaleza crea los órganos para la función, pero no la función para los órganos”³⁴. De ahí que no tenga sentido imaginar la naturaleza aristotélica como un agente que otorga a cada animal los órganos más perfectos en virtud de un diseño previamente concebido; la anterioridad de la función con respecto al órgano no es temporal sino lógica.

El concepto que articula la relación entre mecanicismo y teleología en la biología aristotélica es el de *necesidad hipotética*, que explica la relación entre materia, forma y función en las partes animales. Algunas materias—dice Aristóteles—son hipotéticamente necesarias para que se realicen ciertos fines: al igual que para que un hacha corte es necesario que sea rígida y que, por tanto, esté fabricada de bronce o hierro, los órganos animales habrán de estar compuestos de una materia “hipotéticamente necesaria” (es decir, con las cualidades adecuadas) para llevar a cabo sus funciones³⁵. En ese sentido dice Aristóteles que “lo necesario se encuentra también en el concepto de una cosa”³⁶. La materia, la forma y el tamaño de las partes se explican, por tanto, en virtud del ‘bien que hacen’. Así, desde el punto de vista de la *observación*, el macho y la hembra se distinguen por sus órganos reproductores; desde la perspectiva de la *razón*, porque cada uno tiene una facultad: “es macho aquello que puede engendrar en otro [...] y hembra aquello que engendra en sí mismo y de donde nace lo engendrado”³⁷. Son las capacidades de los organismos las que explican tanto el tamaño como la forma del útero y de los conductos seminales: dado que el macho y la hembra se distinguen respectivamente por su capacidad e incapacidad de cocer los flujos que participan en la generación, los machos tienen conductos (porque el flujo seminal es de cantidad moderada), mientras que las hembras tienen útero (pues la abundancia de residuo sanguíneo requiere una parte receptora de mayor tamaño). Las diferencias entre las partes reproductoras de distintas especies se explican también en virtud de la finalidad; la ausencia de testículos en peces y serpientes, por ejemplo, resulta de la necesidad (impuesta por la longitud del cuerpo) de que su cópula sea rápida, pues “si hubiera además una demora en la zona de los testículos, el semen se enfriaría”^{38 39}.

³⁴ Ibid., IV, 694b, 13-15.

³⁵ Ibid., I, 642a9-14.

³⁶ Aristóteles, *Física*, II 9, 20b5.

³⁷ Aristóteles, *GA*, IV 766b 18-26.

³⁸ Ibid., I, 718a20-22.

³⁹ No obstante, en la biología aristotélica no todo lo necesario está subordinado a la realización de un fin. A diferencia de las entidades del cielo, que obedecen a la ley eterna porque están hechas de la pura sustancia del ‘quinto elemento’, las cosas terrestres están sujetas al cambio porque están formadas de los elementos en una infinita variedad de combinaciones, lo que impide que las potencias materiales se actualicen con absoluta necesidad. En ocasiones, por tanto, la necesidad que gobierna ciertos rasgos orgánicos no es hipotética sino accidental. Es el caso de los caracteres que varían tanto a lo largo de la vida de un individuo (el color del cabello) como entre los individuos de una misma especie; el ojo, por ejemplo, es un carácter esencial de los animales sanguíneos que, para acometer su función, exige estar hecho de una sustancia líquida y estar cubierto de algo sólido y resis-

El siguiente punto de inflexión en el desarrollo conceptual del concepto de facultad sucede en el marco de la anatomía fisiológica cuveriana. Heredando el relevo aristotélico, Cuvier vuelve a reconocer que las grandes funciones animales (la facultad de sentir y de moverse) y vitales (la digestión, la absorción, la circulación, la respiración, la transpiración y las excreciones) no se corresponden unívocamente con ninguna forma, sino que se ejercen a través de órganos muy distintos. Es, pues, necesario examinar la forma, estructura y composición de cada órgano para comprender cómo ejercen sus funciones. Las diferencias entre los órganos de un mismo género constituyen precisamente el objeto de la anatomía comparada⁴⁰, donde la vinculación entre morfología y fisiología se hace depender de la idea de fin: los medios (los órganos, objeto de la anatomía) se ajustan a los fines o funciones, objeto de la fisiología⁴¹.

La desaparición de las facultades de la estructura explicativa de la teoría evolutiva moderna está directamente relacionada con la ausencia de la morfología en la constitución de la Síntesis que—como argumentamos en la primera parte—condujo a analizar los organismos como ‘cajas negras morfológicas’. Ahora bien: la responsabilidad del abandono de la forma no sólo ha de atribuirse a la teoría sintética; como denuncia Bock, la propia morfología jugó un papel muy reducido en la comprensión de los mecanismos evolutivos⁴²: por un lado, la morfología evolucionista asumió que había de dedicarse a investigar la forma pura, divorciada de la función; por otro, la nueva morfología no integró en su programa de investigación observaciones de campo que permitieran correlacionar las formas con su entorno, impidiendo la fundación de una ‘morfología ecológica’. En general, en la morfología evolucionista de la segunda mitad del XIX,

[l]os rasgos morfológicos eran tratados como unidades geométricas que cambiaban durante la ontogenia y la filogenia de acuerdo con leyes matemáticas rígidas y a menudo bastante abstractas desde una perspectiva biológica. Las estructuras no se contemplaban, como debería hacerse, como rasgos biológicos que funcionan juntos como partes integrales del organismo completo, ni los cambios en estas estructuras durante la filogenia y la ontogenia como modificaciones en respuesta a las alteraciones entre el complejo forma-función y el ambiente⁴³.

No obstante, desde mediados de los sesenta del pasado siglo, el renacimiento de las disciplinas morfológicas y el desarrollo de nuevas técnicas experimentales y computacionales posibilita la gestación de la morfología funcional, que permitirá recuperar y desarrollar la aproximación morfológica a la noción de función. En este contex-

tente a la penetración, pero el color, dependiente de la cantidad de humedad, no pertenece a su esencia (PA, II 13, 657a30-5).

⁴⁰ Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée*, art. 1.

⁴¹ Coleman, *La biología en el siglo XIX*, 37-38; Balan, *L'Ordre et le temps*, 174-175.

⁴² W. J. Bock, “The Definition and Recognition of Biological Adaptation,” *American Zoologist* 20, n.º. 1 (1980): 217-227.

⁴³ Bock y von Wahlert, “Adaptation and the Form-Function Complex,” 270.

to, diversos morfólogos funcionales han tratado de reconstruir con distinta terminología el hilo conductor entre forma y adaptación, distinguiendo entre los conceptos de *actividad, rol biológico y adaptación*.

Recuperando el espíritu aristotélico, la morfología funcional ha vuelto a insistir en que, si bien la forma es conceptualmente separable de la materia y la función, jamás puede existir ‘descarnada’ ni despojada de sus funciones vitales⁴⁴. En este sentido—como insistiera Bock en repetidas ocasiones⁴⁵—las discusiones sobre si una forma está adaptada a su función o a factores ambientales son radicalmente estériles, pues forma y función son dimensiones indisociables de los rasgos fenotípicos. En este contexto, el concepto de *facultad*⁴⁶ ha reaparecido con fuerza en la discusión morfológica en torno al concepto de función, pues incluye tanto la dimensión formal de un rasgo (la figura y la configuración de los materiales que lo constituyen) como la funcional (“su acción o cómo funciona”). A su vez, la dimensión funcional de la forma revela su dinamismo, pues si bien la morfología de algunos rasgos como los huesos es estable, la estructura de otras partes (las venas o el tracto digestivo) está sujeta a constantes transformaciones. La morfología juega aquí un rol esencial, pues le corresponde caracterizar el espectro de contornos que puede asumir cada rasgo en virtud del ejercicio de sus actividades.

El entretrejimiento de la forma y la función de los rasgos biológicos ha permitido desarrollar dos grandes métodos para inferir la morfología de una parte a partir del conocimiento de su actividad y viceversa. El llamado ‘método filogenético’⁴⁷ parte de una estructura ancestral y asume que sus derivados tenían la misma función. La deducción de la función a partir de la estructura de un rasgo se revela especialmente importante en paleontología, pues los datos de los que dispone son fundamentalmente estructurales. El método ‘sistémico’⁴⁸ (o ‘paradigmático’⁴⁹, en paleontología) consiste en diseñar un modelo estructural para una actividad determinada (definido por una serie de condiciones iniciales y de contorno) al que se le impone una demanda

⁴⁴ Si bien la biología de sistemas abanderada por Bertalanffy insistió en la necesidad de recuperar la noción funcional de la forma (Cfr. L. von Bertalanffy, *Problems of life: an evaluation of modern biological and scientific thought* (Harper, 1960).), la morfología no llegó a hacer de esta reivindicación un programa de investigación fructífero hasta mucho más tarde.

⁴⁵ W. J. Bock, “The Nature of Explanations in Morphology,” *American Zoologist* 28, n.º 1 (1988): 205-215; Bock, “The Definition and Recognition of Biological Adaptation”; W. J. Bock, “Organisms as Functional Machines: A Connectivity Explanation,” *Amer. Zool.* 29, n.º 3 (1989): 1119-1132; W. J. Bock, “Concepts and methods in ecomorphology,” *Journal of Biosciences* 19, n.º 4 (1994): 403-413; Bock y von Wahlert, “Adaptation and the Form-Function Complex.”

⁴⁶ G. V. Lauder, “Historical biology and the problem of design,” *J. theor. Biol.* 97, n.º 1 (1982): 58.

⁴⁷ G. V. Lauder y J. J. Thomason, “On the inference of function from structure,” *Functional morphology in vertebrate paleontology* (1995): 1-18.

⁴⁸ Para referirse a la facultad de las partes, Lauder contrapone adaptación y diseño: mientras la adaptación hace referencia a los rasgos que han sido seleccionados, el diseño se define como “la organización de la estructura biológica en relación a una función hipotética”. Cfr. G. V. Lauder, “Form and function: structural analysis in evolutionary morphology,” *Paleobiology* 7, n.º 4 (1981): 430-442.

⁴⁹ Lauder y Thomason, “On the inference of function from structure.”

funcional, de modo que si existe concordancia entre el modelo y la forma, se considera que la actividad explica la forma. Así, la forma del riñón y el patrón de ramificación venoso puede reproducirse a partir de ciertas condiciones iniciales (un conjunto de venas y un flujo sanguíneo que parte de un punto dado con una presión determinada) y ciertas condiciones de contorno (un espacio libre que pueda ser ocupado por las ramificaciones venosas con una resistencia flexible pero ténsil y la obediencia del fluido sanguíneo a la ley física para un fluido ideal con un flujo laminar) a las que se impone una demanda funcional (dada una cierta presión sanguínea, transportar la sangre de un modo uniforme y máximamente eficiente a un área más grande).

Tanto el método filogenético como el sistémico asumen una estrecha correspondencia entre la forma y la función de las partes. De hecho, muchos autores consideran que la relación entre forma y función es tan íntima que no merece la pena considerarlas como entidades distintas. Sin embargo—como advierte Lauder, la relación entre una estructura y las actividades que ejerce no siempre es automática. Los sistemas músculo-esqueléticos de dos especies, por ejemplo, pueden ser morfológicamente idénticos y estar, sin embargo, ligados a actividades distintas si ha habido un cambio en el sistema nervioso. Este tipo de disociaciones entre forma y función son particularmente desafiantes para la paleontología: muchos cambios en el patrón de la actividad muscular dependen de la reorganización neuronal, algo imposible de deducir del registro fósil.

Como vemos, la noción de función como actividad es una definición intrínseca profundamente ligada a la caracterización de la forma, que explora las propiedades y la organización de la materia orgánica para explicar las actividades vitales. En filosofía, la noción de función como actividad se corresponde con las versiones más mecanicistas de la teoría sistémica. Según Craver⁵⁰, las atribuciones funcionales describen cómo un ítem participa en la actividad de un mecanismo, definido como un sistema organizado de tal modo que produce una actividad regular. Un mecanismo está organizado para una actividad si el ejercicio de la misma depende críticamente de la organización jerárquica y espacial de las partes que constituyen el mecanismo, así como el orden y el tiempo de su actividad. Así, el corazón está organizado para bombear sangre porque esta actividad depende de su estructura interna, su relación con la vena cava, la arteria pulmonar, la vena pulmonar y la aorta, el orden y el tiempo de la contracción de sus cámaras, etc.

⁵⁰ C. F. Craver, "Role Functions, Mechanisms, and Hierarchy," *Philosophy of Science* 68, n.º. 1 (2001): 53-74.

2.1.2. Forma, función y adaptación

Como apuntamos arriba, en filosofía de la biología suelen admitirse dos nociones de función (la etiológica y la sistémica), consideradas operatorias e imperantes en una de las dos grandes ramas de la biología: la biología evolutiva y la fisiología⁵¹. Como subraya Wouters⁵², el principal problema de este dualismo reside en su incapacidad para dar cuenta de la profunda imbricación que ambos conceptos demuestran en la práctica biológica; los biólogos no sólo apelan a las funciones sistémicas cuando han de explicar una actividad o capacidad de un sistema biológico, sino también cuando dan cuenta de la estructura y actividad de una parte apelando a su utilidad, así como cuando se explica la evolución de un rasgo en términos selectivos. En ambos casos, como trataremos de demostrar a continuación, la definición de adaptación como uso depende de la caracterización morfológica de las actividades orgánicas.

Desde la perspectiva morfológica, la facultad es la unidad evolutiva, pues ni la forma ni la función en sí mismas pueden constituir una adaptación ni ser sujeto de la selección natural. Con el fin de reconstruir el hilo conceptual que permite transitar de la facultad a la adaptación, Bock y Wahler introducen el término ‘rol biológico’ (*biological role*) para designar aquello que el rasgo es capaz de hacer en la vida del organismo⁵³. La locomoción, por ejemplo, es la función de las extremidades de los vertebrados terrestres, que tiene asociados distintos roles biológicos: escapar de un predador, moverse hacia una fuente de comida, etc. A su vez, el rol biológico puede ejercerse con distinto rendimiento o eficacia (*performance*)⁵⁴.

Al establecer una relación específica entre el organismo y su entorno, el rol biológico permite incorporar la noción de adaptación en un marco conceptual morfológicamente inteligible. Desde esta perspectiva, la ‘adaptación evolutiva’ se define como una facultad con un rol biológico que interactúa con algún factor ambiental del *umwelt* del organismo con un rendimiento determinado, y, por lo tanto, con la fuerza selectiva.

La metodología sistémica aplicada a la evolución de los rasgos ilustra también la dependencia de la adaptación evolutiva de la definición estructural de la función como actividad. Dullemeijer define la evolución como el cambio morfológico necesario para que un organismo desempeñe una actividad que encaje en un nuevo nicho ecológico⁵⁵. A partir de la construcción de un modelo de ancestro común, el método sistémico impone una serie de condiciones funcionales que dicho modelo ha de satis-

⁵¹ T. Pradeu, “Philosophie de la biologie,” en *Précis de philosophie des sciences*, ed. A. Barberouses, D. Bonnay, y M. Cozic (Paris: Vuibert, 2011).

⁵² Wouters, “The Function Debate in Philosophy.”

⁵³ Bock y von Wahlert, “Adaptation and the Form-Function Complex.”

⁵⁴ S. J. Arnold, “Morphology, Performance and Fitness,” *American Zoologist* 23, n.º. 2 (Enero 1, 1983): 347-361.

⁵⁵ P. Dullemeijer, “Functional morphology and evolutionary biology,” *Acta biotheoretica* 29, n.º. 3 (1980): 151-250; P. Dullemeijer y G. A. Zweers, “The variety of explanations of living forms and structures,” *European Journal of Morphology* 35, n.º. 5 (1997): 354-364.

facer; una vez obtenida la optimización de la actividad, el patrón resultante se conecta con el contexto ecológico, introduciendo la selección y el azar.

En todas sus formulaciones, el concepto de función como actividad está profundamente ligado a la caracterización morfológica de las partes, cuya configuración les permite precisamente realizar ciertas funciones. Si bien las dimensiones formal y funcional de las estructuras orgánicas son ontológicamente inseparables, la caracterización morfológica de las partes es epistemológicamente previa a la definición de la actividad de las partes. A su vez, la identificación de la adaptación de un rasgo está subordinada a la definición de su actividad y del rol biológico de los complejos formales-funcionales en el entorno ecológico, lo cual no puede aplicarse en el sentido inverso: la medición de la ocurrencia y la dirección de la selección sobre las estructuras es irrelevante para determinar su función⁵⁶.

2.1.3. La generación de la adaptación

Junto con la morfología funcional, la biología del desarrollo ha sido la otra gran disciplina morfológica que, desde una perspectiva causal, ha cuestionado la reducción de la adaptación a la noción darwinista de la adaptación ecológica.

En primer lugar, la llamada ecología del desarrollo ha demostrado que las interacciones ambientales con los procesos ontogenéticos pueden ser responsables de adaptaciones fundamentales⁵⁷: adaptaciones específicas relacionadas con la estación, cambios morfológicos que permiten escapar de los depredadores, determinación de las castas en insectos dependiendo de la dieta, determinación sexual en función de la temperatura, etc. Si bien el carácter no hereditario de las ‘adaptaciones directas’ al ambiente las excluyó de la teoría evolutiva moderna, como comprobaremos en el último capítulo, existen modos muy diversos en los que las ‘actualizaciones’ posibilitadas por la plasticidad del desarrollo pueden heredarse⁵⁸, lo que ha llevado a algunos autores a reclamar el retorno de un cierto lamarckismo no sólo en la biología del desarrollo, sino también en la biología evolucionista⁵⁹.

En segundo lugar, la biología del desarrollo ha puesto de manifiesto cómo el propio ejercicio de las actividades orgánicas puede ser responsable de la generación de la forma. Wilhelm Roux (1850-1924)⁶⁰ y, más tarde, otros biólogos del desarrollo como Woodger, Russell o Needham, distinguieron dos grandes períodos en la ontogenia de los metazoos desde una perspectiva fisiológica: un período *automático* de

⁵⁶ Lauder y Thomason, “On the inference of function from structure.”

⁵⁷ S. F. Gilbert, “Ecological Developmental Biology: Developmental Biology Meets the Real World 1,” *Russian Journal of Developmental Biology* 35, n.º. 6 (2004): 346–357.

⁵⁸ Cfr. S. F. Gilbert y D. Epel, *Ecological developmental biology: integrating epigenetics, medicine and evolution* (Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc., 2008).

⁵⁹ S. B. Gissis y E. Jablonka, *Transformations of Lamarckism: From Subtle Fluids to Molecular Biology* (MIT Press, 2011).

⁶⁰ Cfr. Russell, *Form and function*, 319-329.

auto-diferenciación, que abarca desde la fertilización al fin de la organogénesis y a lo largo del cual las partes del embrión son funcionalmente independientes, y un período *funcional* en el que tiene lugar la integración funcional de todos los órganos, a lo largo del cual, la diferenciación y el mantenimiento de las partes puede depender de la actividad funcional. Como ha demostrado la embriología del comportamiento⁶¹, es el caso de la dependencia de la estructura de las venas de su uso por la circulación, la correlación entre la dieta y el desarrollo del intestino o el codesarrollo entre la extremidad vertebrada y ciertas partes del sistema nervioso.

Las adaptaciones resultantes del desarrollo funcional permiten inferir que los resultados del método sistémico que describíamos arriba pueden deberse al desarrollo funcional de la forma que tiene lugar en las etapas más tardías del desarrollo. De otro modo: la optimización de las estructuras revelada por el método sistémico podría indicar que muchas de ellas no han sido ‘perfeccionadas’ por la selección natural, sino que resultan de un proceso autónomo de adaptación. La adaptación, en este caso, no resulta de la dinámica adaptativa de los individuos que componen las poblaciones biológicas, sino del propio ejercicio de las funciones, un mecanismo que no requiere haber sido ‘codificado’ genéticamente y fijado por selección natural.

2.2. La organización de las totalidades orgánicas

La gran limitación de la concepción sistémica reside en que, a diferencia de la teoría etiológica, no permite capturar las dimensiones teleológica y normativa asociadas a las funciones orgánicas. De hecho, una de las razones del éxito filosófico de las definiciones selectivas de función (y en particular de la perspectiva etiológica) reside precisamente en su capacidad para dar cuenta de la normatividad que impregna el discurso teleológico en la práctica biológica, donde la noción de función no sólo apela a aquello que un rasgo *hace*, sino también a lo que se supone que *ha de hacer*⁶². Desde la perspectiva sistémica, podemos identificar la contribución causal de un mecanismo a un sistema del cual forma parte, pero no apelar a la *finalidad* de un rasgo.

Con el fin de dar cuenta del cómo y el porqué de las funciones orgánicas, la mayor parte de los filósofos de la biología ha apostado por una solución dualista: la perspectiva mecanicista da cuenta de *cómo* un rasgo desempeña sus funciones mientras la evolucionista explica el *porqué* de su presencia. Sin embargo, tanto en filosofía como en biología teórica existe una larga tradición donde las funciones aparecen asociadas a una teleología inmanente que fundamenta los fines en las necesidades internas de la propia organización biológica. Desde esta perspectiva, la noción de ‘organismo’ es el gran concepto ausente en la concepción mecanicista de la función biológica.

⁶¹ G. F. Michel y C. L. Moore, *Developmental psychobiology. An Interdisciplinary Science* (Cambridge: MIT Press, 1995), 298-299.

⁶² J. Gayon, “Les biologistes ont-ils besoin du concept de fonction? Perspective philosophique,” n.º. 5 (2006): 479-487.

Como recuerdan Wagner y Laubichler⁶³, el rechazo por las prácticas definatorias explica en gran parte el abandono de la discusión teórica y filosófica en torno a la definición de organismo: a lo largo de la segunda mitad del siglo XX, los organismos se han discutido como componentes de teorías biológicas o ejemplares de otros conceptos (interactores, sistemas ontogenéticos o individuos lógicos), pero no han sido ellos mismos sujeto de definición. No obstante, desde finales de los setenta el concepto de organismo ha reaparecido como problema fundacional de nuevas disciplinas biológicas: la vida artificial, la biología sintética o la investigación bioquímica del origen de la vida se han visto obligadas a discutir la definición del propio concepto de organismo dada la necesidad de demarcar lo vivo de lo artificial y lo inerte para autoconstituirse como disciplinas. En este contexto, la biología teórica y la filosofía de la biología han desarrollado la llamada perspectiva *organizacional* de los sistemas biológicos. En este marco teórico, la noción de función orgánica ha tratado de redefinirse desde una perspectiva internalista que, teniendo en cuenta la organización constitutiva de los sistemas biológicos, permita naturalizar la teleología y la normatividad⁶⁴.

2.2.1. La definición organizacional

En última instancia, la perspectiva mecanicista de las funciones biológicas remite al sistema biológico en su totalidad; en palabras de Cummins, “las capacidades de un organismo se explican analizando al organismo en una serie de sistemas (el sistema circulatorio, el sistema digestivo, el sistema nervioso) con capacidades específicas”⁶⁵. La perspectiva sistémica puede analogarse, en este sentido, con las teorías mecanicistas que, desde la Grecia Clásica, han tratado de reducir las funciones al mero ‘funcionamiento’ de la materia orgánica y, en particular, con las hipótesis que, en el marco del mecanicismo cartesiano, interpretaron la anatomía como el medio para acceder a los engranajes que articulan las ‘máquinas’ animales.

Frente a la perspectiva analítica característica de la tradición mecanicista, consistente en descomponer al organismo en sus partes o sistemas constituyentes para reconstruir el cuerpo entero, la perspectiva organicista ha apostado por la estrategia contraria: individualizar las partes en el contexto de las totalidades orgánicas.

En la biología aristotélica, tanto las cualidades de las partes homogéneas como las facultades de las heterogéneas se definen en virtud de su relación con la totalidad corporal: las cualidades de las partes *homogéneas* resultan de la mezcla de los cuatro elementos, pero su composición, a diferencia de lo que sucede en los compuestos inorgánicos, sólo alcanza la proporción adecuada en el contexto del todo orgánico; de ahí que al ser extirpadas de éste dejen de ser lo que son y queden reducidas a una

⁶³ Laubichler y Wagner, “Organism and Character Decomposition.”

⁶⁴ M. Mossio, C. Saborido, y A. Moreno, “An organizational account of biological functions,” *The British Journal for the Philosophy of Science* 60, n.º. 4 (2009): 813-841.

⁶⁵ Cummins, “Functional analysis.”

mezcla de elementos⁶⁶. Con más razón que las homogéneas, las facultades de las partes *heterogéneas* les confieren su verdadero sentido en el contexto de un ser vivo; separadas de él o desintegradas de la totalidad orgánica en un animal muerto, pueden parecer superficialmente ‘lo que son’, pero no lo son más—dice Aristóteles—que si estuvieran esculpidas en piedra⁶⁷. En este contexto, en la teoría aristotélica de la organización animal, la finalidad no sólo da cuenta de las características materiales y estructurales de cada una de las partes, sino que la explicación de una parte depende siempre de otras que, a su vez, dependen de otro principio, de modo que, en última instancia, la explicación de las cualidades o las facultades de una parte depende de su integración en la totalidad del organismo. Así, el diafragma existe para separar la zona destinada a la digestión de aquella donde reside el corazón y protegerlo del exceso de calor que produce la combustión de los alimentos⁶⁸. Situado en el centro del cuerpo, el corazón es el principio articulador (*arché*) de todas las partes animales, pues en él reside el calor, distribuido a través de la sangre que bombea y responsable de las funciones vitales, como la digestión o el crecimiento. En realidad, el corazón no es él mismo la causa principal, sino instrumento del verdadero principio de los animales: el alma⁶⁹, o la organización en términos contemporáneos. En definitiva: en la biología aristotélica, cada parte ocupa un lugar en la jerarquía orgánica proporcional a su importancia funcional: los elementos en vista de las partes homogéneas, éstas en virtud de las heterogéneas y éstas últimas del cuerpo entero, que a su vez es “el instrumento inmediato del alma, que introduce la sensibilidad hasta la carne”⁷⁰.

El siguiente punto de inflexión en la definición organizacional de los seres vivos se inicia en el siglo XVIII, cuando el fracaso del mecanicismo hace que la idea de organismo, tal y como aparece conceptualizada en la *Crítica del Juicio*, viva uno de los máximos apogeos de su historia. Para Kant, una totalidad es teleológica cuando sus partes no sólo están yuxtapuestas, sino que su entrelazamiento les confiere un sentido que las vuelve inseparables de la totalidad que conforman. El concepto kantiano de ‘fin de la naturaleza’ no hace referencia, por tanto, ni a la intención ni a la utilidad, sino a la relación entre todo y parte—paralela a la distinción entre medios y fines—que se produce en el interior de los seres vivos. En este sentido, la *adaptación relativa* a un fin para el hombre o cualquier otra especie se distingue del verdadero sentido de función orgánica: la *adaptación interior a un fin*, que no exige otro punto de comparación que el fenómeno mismo y el ensamblaje de sus partes y con respecto a la cual, la utilidad es un fin subordinado⁷¹. Un organismo es, pues, un fin natural si se cumplen dos condiciones⁷²: en primer lugar, sus partes son fines en tanto sólo son po-

⁶⁶ Aristóteles, *PA*, II 2, 3.

⁶⁷ *Ibid.*, I 641a.

⁶⁸ Aristóteles, *DA*, III. 672b, 15-24.

⁶⁹ *Ibid.*, II. 4, 416a, 10-14.

⁷⁰ Crubellier y Pellegrin, *Aristote*, 34

⁷¹ Kant, *KU*, 82.

⁷² *Ibid.*, § 65. Cfr. Ginsborg, “Kant's Aesthetics and Teleology.”

sibles a través de su relación funcional con el todo; en segundo lugar, se trata de una totalidad autoproductora que no requiere ningún agente externo: sus partes se producen recíprocamente o, de otro modo, son causa y efecto de su forma. De ahí que, como ya hiciera notar Aristóteles, las partes separadas de un organismo mueran, pues “la razón del modo de ser de cada parte reside en el conjunto, mientras que, en los cuerpos brutos, cada parte la tiene en sí misma”⁷³.

Si bien—como vimos en la primera parte—Kant niega a la ciencia la posibilidad de aprehender la dimensión teleológica de los organismos, su delimitación del fenómeno de lo orgánico y la reivindicación de la necesidad epistemológica de la teleología han tenido una influencia decisiva en la conformación del organicismo. Desde finales del siglo XVIII, la historia natural se propone examinar los animales y las plantas como ‘seres organizados’ en el sentido kantiano. En este contexto, la anatomía funcional cuvieriana y la morfología de ciertos naturalistas como Goethe se oponen tanto al reduccionismo físico-químico como al morfológico. La morfología goethiana se define explícitamente como una morfología funcional: por un lado, el análisis mecanicista ha de subordinarse a la comprensión sintética del todo⁷⁴; por otro, la morfología no sólo ha de tener en cuenta “las relaciones espaciales de las partes, sino también su viva recíproca influencia, dependencia y acción”⁷⁵. No obstante, fue Cuvier quien consumó la adecuación definitiva entre forma y función en las totalidades orgánicas, elevando la unidad funcional del organismo al nivel de ley propia de las ciencias de la vida⁷⁶:

Es en la dependencia mutua de las partes y en el apoyo que se prestan recíprocamente donde están fundadas las leyes que determinan las relaciones de sus órganos, y que son de una necesidad igual a la de las leyes metafísicas o matemáticas: pues es evidente que la conveniente armonía entre los órganos que actúan los unos sobre los otros es una condición necesaria de la existencia del ser al que pertenecen, y que si una de esas funciones fuera modificada de un modo incompatible con las modificaciones de las demás, no podría existir⁷⁷.

El triunfo de la morfología pura y más tarde de la morfología evolucionista, así como la reducción de la función a la adaptación ecológica, hace que la reflexión de inspiración kantiana en torno a las funciones orgánicas prácticamente desaparezca de la teoría biológica. Desde mediados de los setenta del siglo XX, la biología teórica vuelve su mirada a la *Crítica del Juicio* para repensar alternativas a la noción selectiva de función. Dada la reducción kantiana de la finalidad a un principio regulativo, ciertos filósofos de la biología han apostado por volver la mirada a Aristóteles para

⁷³ Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée*, 5-6.

⁷⁴ von Goethe, *Goethe y la ciencia*, 3.9.

⁷⁵ Goethe, “First Draft of a General Introduction to Comparative Anatomy” (1796), 491. Cit. en Russell, *Form and Function*, 76.

⁷⁶ Schmitt, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties*, 193.

⁷⁷ Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée*.

naturalizar el concepto de función biológica⁷⁸. No obstante, la conceptualización kantiana de la finalidad orgánica se ha convertido en el referente más recurrente entre las corrientes filosóficas contemporáneas que han tratado de naturalizar la teleología.

La perspectiva organizacional defendida por autores como Rosen, Maturana, Varela, Pattee o Gánti⁷⁹, formula de un modo más sofisticado, inspirado en los resultados de la teoría de los sistemas complejos y la termodinámica alejada del equilibrio, las dos grandes propiedades que Kant asignara a los sistemas teleológicos: (1) la *clausura organizacional*, según la cual la actividad del sistema (el mantenimiento de un intercambio constante de materia y energía con el medio, por ejemplo) es una condición necesaria para mantener la organización constitutiva del propio sistema; (2) la *diferenciación organizacional*, según la cual los sistemas producen diferentes estructuras con contribuciones específicas a las condiciones de existencia de la organización.

Ambas propiedades permiten naturalizar la teleología (las actividades de las partes existen *porque* contribuyen al mantenimiento de algunas de las condiciones requeridas para su propia existencia) y la normatividad (pues para existir, el sistema *debe* comportarse de cierto modo). Puede decirse que un rasgo tiene una función si contribuye de un modo diferencial al mantenimiento de la organización del sistema y es producido y mantenido bajo ciertas constricciones impuestas por la organización⁸⁰. Así, el corazón tiene la función de bombear sangre porque esta actividad contribuye al mantenimiento del organismo permitiendo la circulación de la sangre (y con ella el transporte de nutrientes, la estabilización de la temperatura corporal, etc.) y, a su vez, es producido y preservado por la integridad del organismo.

Si bien la perspectiva organizacional se ha aplicado con éxito a las funciones de las partes de organismos complejos, el contexto científico en el que se inspira está, como apuntábamos arriba, muy lejos de la biología de la multicelularidad y, en particular, de la biología animal. Destinado a demarcar la transición entre los sistemas físico-químicos y los biológicos, un problema central en el origen de la vida, la vida artificial y la biología sistémica, este programa de investigación ha orientado la filosofía organizacional a ofrecer una definición mínima de vida, centrándose en los sistemas unicelulares o protocelulares (y, en particular, en las redes metabólicas) como modelos paradigmáticos⁸¹.

⁷⁸ J. Zammito, "Teleology then and now: The question of Kant's relevance for contemporary controversies over function in biology," *Studies in History and Philosophy of Biol & Biomed Sci* 37, n.º. 4 (2006): 748–770.

⁷⁹ T. Gánti, "Organization of chemical reactions into dividing and metabolizing units: the chemotons," *Bio Systems* 7, n.º. 1 (1975): 15-21; H. R. Maturana y F. J. Varela, *Autopoiesis and cognition: The realization of the living* (Dordrecht, Holland: D. Reidel Publishing Company, 1980); R. Rosen, *Life itself: A comprehensive inquiry into the nature, origin, and fabrication of life*, vol. 1, *Complexity in Ecological Systems* (New York: Columbia University Press, 1991).

⁸⁰ Mossio, Saborido, y Moreno, "An organizational account of biological functions."

⁸¹ K. Ruiz-Mirazo et al., "Organisms and their place in biology," *Theory in Biosciences* 119, n.º. 3 (2000): 209–233.

Aunque fundamentales para alcanzar una definición general de las nociones de organismo y función biológica, la caracterización de los ‘sistemas de vida mínimos’ es de escasa ayuda para comprender la relación entre forma y función en los organismos multicelulares complejos. La filosofía organizacional suele olvidar que, desde el siglo XVIII, el organicismo ha dado lugar a fecundos programas de investigación en la tradición morfológica, donde la conceptualización de las partes y de sus actividades se ha planteado siempre en el contexto teórico delimitado por la noción de organismo y la función se ha comprendido como una “integración entre las partes tal que el todo ‘funcione’ en el sentido de mantener la integridad del organismo”⁸². El interés que encierra para nosotros volver la mirada a la conceptualización organizacional de la función que han manejado las disciplinas morfológicas radica en que no sólo permite demarcar los sistemas vivos de los objetos inertes o artificiales, sino también fundamentar tanto el concepto de plan corporal como el desarrollo y la evolución de las formas orgánicas.

2.2.2. Los planes de organización

En la tradición morfológica, el principio de la subordinación de los caracteres ha jugado un rol protagonista en la interpretación de la ocupación diferencial del morfoespacio. Aquí es donde la *ley del equilibrio*, que analizamos en el primer capítulo desde una perspectiva puramente formal, adquiere un significado profundamente teleológico.

En la biología aristotélica, el principio según el cual, el desarrollo de ciertas partes se produce siempre a expensas de otras, concreta la relación entre mecanicismo y teleología en el mundo animal: según el principio de ‘lo mejor entre lo posible’, la naturaleza no es un actor omnipotente que pueda inventar soluciones infinitas; produce lo mejor entre una gama limitada de posibilidades. La naturaleza—sostiene Aristóteles—“se sirve necesariamente de lo que existe [a saber, de la materia] en vista de un fin”⁸³. Así, dada una cantidad de elemento terroso, este habrá de utilizarse para fabricar medios de defensa, pero dado que este material es limitado, se utiliza o bien para los dientes, o bien para los cuernos, o bien para los espolones, pero nunca para todos ellos; “[p]or eso, ningún animal con cuernos tiene dentadura completa”^{84 85}.

⁸² Rasskin-Gutman, “Morphological modularity and macroevolution,” 209.

⁸³ Aristóteles, *PA*, III, 663b, 23-24.

⁸⁴ *Ibid.*, III, 663b, 30-35.

⁸⁵ En este sentido, la biología aristotélica se opone tanto al mecanicismo como a la postulación de una perfección total del universo: si bien existen ciertos principios generales en el mundo natural como los pares de contrarios que manifiestan ‘lo mejor’ en uno de sus polos (el arriba y lo derecho), el horizonte de la biología aristotélica es la especie y no el reino animal: la teleología explica la adaptación de los organismos y sus partes dadas las características de su medio. Cfr. Crubellier y Pellegrin, *Aristote*, 307-308.

Vicq d'Azyr y Goethe interpretaron también las correlaciones morfológicas como resultado de la subordinación de las partes⁸⁶, pero sin duda es la anatomía comparada de Cuvier la que explora hasta sus últimas consecuencias el principio de la subordinación de los caracteres para explicar el carácter discreto del morfoespacio: si cada órgano pudiera existir en combinación con todos los demás, habría un número inmenso de formas; si no existen—alega Cuvier—es precisamente porque los órganos no están simplemente reunidos, sino subordinados al cumplimiento de un fin común⁸⁷. En esta premisa se fundamenta la clasificación cuvieriana de los animales: la subordinación jerárquica de las partes revela que no todas ellas tienen el mismo valor para la clasificación, sino que su importancia depende precisamente de la función que desempeñan en la totalidad orgánica. Así se explica la asimetría en la variación de las partes, de modo que en función de la intensidad de la subordinación, puede determinarse la pertenencia de un carácter a la clase, el género, la especie o el individuo. Las estructuras a las cuales el resto está subordinado son las más constantes y su transformación implica la drástica transformación de las demás. El principio de la subordinación de caracteres, articulado en torno a la forma del sistema nervioso, determina los cuatro grandes ‘planes de organización’ que rigen las relaciones entre sus partes. Cuanto menos importantes sean estas, la variación se incrementa exponencialmente, de modo que “sólo necesita ser posible, es decir, que no destruya la armonía del todo”⁸⁸. La dependencia recíproca de las partes permite reconstruir la totalidad del cuerpo a partir de alguna de sus partes, un método que se demostrará extraordinariamente fecundo en paleontología: dado que toda modificación de una función implica la de un órgano y que las funciones están tan ligadas entre sí que una no puede cambiar sin afectar al resto, a partir del conocimiento de un órgano puede inferirse la morfología de los otros. Así, si el tubo digestivo de un animal se halla dispuesto para la alimentación cárnica, su estructura dental deberá servir al corte de la carne, sus órganos motores a la aprehensión de la presa, el cerebro al instinto de desatarla...

La dialéctica entre las visiones teleológica y morfológica de la diversidad orgánica, cristalizada en el célebre debate que enfrentó a Cuvier y Geoffroy en 1830⁸⁹, revela una diferencia filosófica esencial que volverá a reaparecer en la morfología contemporánea. Como ha subrayado Balan, la cuestión nuclear que separa la morfología pura de la anatomía fisiológica radica en las distintas concepciones de la legalidad que gobierna el morfoespacio⁹⁰: la morfología pura posee una vertiente metafísica fundamental, preocupada por las ‘condiciones de manifestación’, es decir, aquellas condiciones puramente formales que permiten imaginar el universo de lo morfológicamente posible determinado por el principio de conexiones; la anatomía teleológica,

⁸⁶ Balan, *L'Ordre et le temps*, 165-166.

⁸⁷ Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée*, pt. I, 49.

⁸⁸ *Ibid.*, 59.

⁸⁹ Appel, *The Cuvier-Geoffroy Debate*; Schmitt, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties*, ver 224 y ss..

⁹⁰ Balan, *L'Ordre et le temps*, 173-174.

apegada a lo empírico, describe las ‘condiciones de existencia’ que posibilitan a las formas orgánicas habitar el mundo: la teleología pertenece al orden de lo componible (es decir, el uso apropiado del material disponible para los fines de la adaptación), que por definición no agota el sistema de variaciones posibles. Cuvier ignora, así, la cuestión de una ciencia de las formas posibles y considera sólo las combinaciones actualmente existentes, pues los organismos se definen precisamente como una combinación de órganos (no de materiales de organización) funcionalmente armónica. A diferencia de la interpretación morfológica, la correlación no se concibe como un principio racional sino empírico: sólo por la comparación y el experimento se llega a conocer la importancia funcional de las partes.

Desde la década de los setenta, la morfología funcional ha vuelto a recuperar la definición organizacional de los seres vivos⁹¹, investigando los organismos como “sistemas de vínculos funcionales”⁹². Desde esta perspectiva, las partes animales vuelven a concebirse en virtud del rol que juegan en la totalidad orgánica. Así, la función del corazón consistiría en interactuar con otras partes como la sangre, las arterias, las venas, los músculos y los nervios⁹³. En este contexto teórico, ciertos autores han recuperado también la definición organizacional de los planes corporales. Así, para Brusca y Brusca, un *Bauplan* no sólo designa el esquema arquitectónico básico de un taxón, sino también el funcionamiento apropiado de los sistemas orgánicos y órganos en esa arquitectura⁹⁴.

Es más: la morfología funcional ha recuperado el método cuvieriano que permite reconstruir la totalidad del cuerpo a partir del conocimiento de la actividad de una de sus partes. La llamada ‘explicación construccional’⁹⁵, permite ir más allá de la explicación del contorno o la estructura de una parte para explicar las ‘construcciones’, es decir, la presencia, la posición y las conexiones de los elementos estructurales, mostrando las consecuencias que se derivan de alterar los elementos de un sistema.

2.2.3. La organización del desarrollo y el desarrollo de la organización⁹⁶

Clásicamente, la noción de teleología ha estado asociada tanto a los fines del organismo como al fin del desarrollo. En la *Generación de los animales* de Aristóteles, ambas dimensiones de la finalidad aparecen profundamente imbricadas: las potencialidades de la materia comprenden tanto sus capacidades para *llegar a ser* ciertas cosas (es decir, para estar conformadas de una determinada manera) como para *servir de* (es decir, para tener ciertas funciones). Aristóteles concibe la ontogénesis como un

⁹¹ Bock, “Organisms as Functional Machines.”

⁹² Lauder, “Historical biology and the problem of design.”

⁹³ Eble, “Morphological modularity and macroevolution.”

⁹⁴ R. C. Brusca y G. J. Brusca, *Invertebrates* (Sinauer Associates, 1990).

⁹⁵ Dullemeijer y Zweers, “The variety of explanations of living forms and structures.”

⁹⁶ Tomamos prestado el título de esta sección de uno de los epígrafes de la obra de J. Needham, *Chemical embryology* (Cambridge: The University Press, 1931).

proceso teleológico por el que un organismo en potencia llega a ser un organismo en acto: una vez el semen desata el movimiento de las partes que conforman la materia femenina, se alteran sus propiedades cualitativas y el movimiento se diversifica, hasta que “cesado el movimiento, se forma cada una de las partes y deviene animada”⁹⁷. De este modo, la diferenciación progresiva de la ontogénesis remite a la diferenciación morfológica y la especialización funcional del organismo adulto⁹⁸. Las finalidades—como subraya Thom—tienen una organización jerárquica, pues para realizar un cierto fin, puede ser necesario realizar fines preparatorios:

El axioma frecuente en Aristóteles [...]: primero según la naturaleza, último según la generación, explica simplemente que cuanto más biológicamente fundamental es una función, más necesita de funciones y de órganos preparatorios, más, en consecuencia, se realiza tardíamente⁹⁹.

Con el declive de la física aristotélica y el ascenso del mecanicismo newtoniano, la noción de fin epigenético se sacrifica por considerarse científicamente irresoluble. Si la embriología quería salvarse de la irracionalidad del vitalismo, sólo cabían—en palabras de Bonnet—dos alternativas: “explicar mecánicamente la formación secuencial de los órganos [...] o admitir que el germen contiene, en miniatura, todas las partes esenciales para el animal o la planta que representa”¹⁰⁰. Y puesto que el entrelazamiento funcional de las partes, inaprensible a la legalidad newtoniana, descartaba la primera opción, el ‘organicismo preformacionista’—como acertadamente lo llama Needham¹⁰¹—concluyó que todas ellas debían haberse originado simultáneamente: la forma no pudo autogenerarse en el pasado ni puede emerger hoy de la materia bruta; la organización vital sólo pudo haber sido *creada* en el origen de los tiempos.

La vuelta del epigenetismo a principios del siglo XIX estuvo profundamente asociada al renacimiento experimentado por la teleología en fisiología a finales del XVIII. Como vimos en la primera parte, Kant había planteado el problema de la ontogenia como un caso más del conflicto entre teleología y mecanicismo: la generación de la forma resulta ininteligible sin un concepto de organismo que confiera sentido a la permanencia de un sujeto teleológico a lo largo de la ontogenia. El nuevo epigenetismo teleomecanicista—por utilizar la expresión de Lenoir—permite satisfacer las exigencias kantianas: la idea de *Bildungstrieb* de Johann Friedrich Blumenbach (1752- 1840)¹⁰², una fuerza morfogenética teleológica irreductible pero depen-

⁹⁷ Aristóteles, *GA*, 734b, 22-25.

⁹⁸ No obstante, no todas las partes se desarrollan conforme a una finalidad; algunas de ellas (los caracteres variables) dependen del propio proceso mecánico de generación (*GA* V. 778b 11-19).

⁹⁹ Thom, “Comment la biologie moderne redécouvre la kinésis d'Aristote.”

¹⁰⁰ Bonnet, 1762, 20. Cit. en S. J. Gould, *Ontogeny and phylogeny* (Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Mass, 1977), 22.

¹⁰¹ Needham, *Chemical embryology*, 206.

¹⁰² La postulación de una ‘fuerza o pulsión formativa’ inherente a la materia orgánica y rectora del desarrollo se remonta a la *Theoria generationis* (1759) de Caspar Friedrich Wolff, pero es Blumenbach en su *Über den Bildungstrieb* (1789) quien elabora conceptualmente la idea.

diente de la disposición de los componentes de la materia orgánica, reconoce el carácter irreductible de la organización a la vez que asegura la explicación mecánica¹⁰³. Haciendo converger el enfoque dinámico de la escuela de Göttingen y el organicismo cuveriano, la morfología del desarrollo liderada por von Baer acepta la ‘organización original’ como un absoluto epistemológico sobre el cual han de construirse las explicaciones mecánicas del desarrollo¹⁰⁴; ningún estadio está exclusivamente determinado por el anterior, sino que la totalidad final, la esencia del animal, guía toda la ontogenia.

Si bien el formalismo de la morfología evolucionista trajo consigo el abandono del organicismo en la investigación comparada del desarrollo, desde principios del siglo XX, ciertos embriólogos experimentales como Frank R. Lillie (1870 – 1947), William E. Ritter (1856-1944) o Edward Russell volvieron a insistir en la dependencia de las propiedades de las partes orgánicas de la jerarquía orgánica, planteando la modularidad como un problema dialéctico, a saber: cómo las partes se diferencian en el contexto de la totalidad del organismo¹⁰⁵. Todos ellos consideraron la “persistencia de la organización” como una de las leyes primarias del desarrollo¹⁰⁶. La tradición organizacional pervivió desde entonces en embriología y más tarde en la nueva biología de sistemas abanderada por von Bertalanffy¹⁰⁷. Desde la perspectiva comparada, en los años cuarenta George Streeter (1873-1948) recuperó el organicismo von baeriano¹⁰⁸. Ante el formalismo de la embriología evolucionista, Streeter subrayó que “los embriones no sólo se desarrollan, sino que también deben vivir”, y arguyó que los criterios morfológicos que permiten demarcar los estadios ontogenéticos sirven precisamente para identificar los estadios organizacionales o funcionalmente integrados, como los fósiles en paleontología para demarcar estratos.

A lo largo de la segunda mitad del siglo XX y hasta hace muy poco tiempo, la reflexión en torno a la organización de los embriones ha desaparecido de la discusión

¹⁰³ La morfología alemana decimonónica abordó la explicación del desarrollo desde dos grandes perspectivas que a menudo se confunden bajo la rúbrica del vitalismo: la orientación trascendental de la *Naturphilosophie* y el teleomecanicismo. Para un análisis detallado de la relación teórica que la morfología del desarrollo mantuvo con los postulados filosóficos en torno al juicio teleológico de la *Crítica del Juicio* véase Lenoir, *The strategy of life: teleology and mechanics in the nineteenth-century German biology*; T. Lenoir, “The Göttingen School and the Development of Transcendental Naturphilosophie in the Romantic Era,” *Studies in the History of Biology*, nº. 5 (1981): 111-205; Huneman, “Naturalising purpose.”

¹⁰⁴ Huneman, “Naturalising purpose,” 657.

¹⁰⁵ G. E. Allen, “A Century of Evo-Devo: The Dialectics of Analysis and Synthesis in Twentieth Century Life Science,” en *From embryology to evo-devo*, ed. J. Maienschein y M. D. Laubichler (Cambridge: MIT Press, 2006), 123-168.

¹⁰⁶ W. E. Ritter, *The unity of the organism or the organismal conception of life* (Boston: Ricahrd G. Badger, 1919), 13.

¹⁰⁷ L. von Bertalanffy, *Modern theories of development*, trad. J. H. Woodger (Oxford university press, H. Milford, 1933), 49.

¹⁰⁸ Streeter, G. L. “Developmental horizons in human embryos. Description of age group XI, 13 to 20 somites, and age group XII, 21 to 29 somites.” *Contrib Embryol* 30 (1942): 211-245. Cit. en Hopwood, “A history of normal plates, tables and stages in vertebrate embryology.”

filosófica en torno a la noción de organismo. Los motivos de este abandono pueden atribuirse tanto a la propia biología del desarrollo como a la fisiología. Por un lado— como veremos en detalle en el próximo capítulo, la biología del desarrollo de orientación no reduccionista se ha centrado en la investigación de la formación de patrones y la morfogénesis, ignorando el problema de la función; por otro lado, la propia fisiología se ha centrado en la investigación de los organismos adultos, ignorando la cuestión de la generación de las actividades orgánicas y la integración funcional de las partes. Valiéndonos de las discusiones que tuvieron lugar a lo largo de la primera mitad del siglo XX, en un artículo reciente¹⁰⁹ hemos examinado en detalle si los criterios de la definición organizacional de organismo se cumplen en cada estadio del desarrollo, concluyendo que este proceso alcanza un ‘umbral ontológico’ en el que puede decirse que nos encontramos ante un organismo en acto.

En primer lugar, la *integración orgánica* es una propiedad intermitente de los sistemas ontogénicos. Durante la oogénesis e inmediatamente después de la *fertilización*, el cigoto cumple con los requisitos que el organicismo contemporáneo ha aplicado con éxito a los sistemas unicelulares, pues sus partes diferenciadas, es decir, los productos genéticos preexistentes, están sujetas a interacciones globalmente organizadas. A lo largo del *clivaje*, el cigoto se divide en células que acaban formando una bola esférica de blastómeros, de modo que el organismo entra en un nuevo tipo de organización en el que ya no es el todo, sino las partes, las que están caracterizadas por la organización celular¹¹⁰. Sin embargo, las células no participan en ningún tipo de interacción, más allá de las interacciones locales inhibitorias. Durante la *gastrulación*, movimientos celulares coordinados dan lugar a una masiva reorganización de la blástula en una estructura trilaminar. En este estadio, las células pierden su capacidad para diferenciarse en nuevas totalidades orgánicas, lo que, en el campo de la bioética, ha conducido a localizar en este instante del desarrollo el nacimiento del ‘individuo’, interpretando el término en su sentido etimológico: un individuo es una entidad ‘indivisible’¹¹¹. Sin embargo, desde nuestra perspectiva, la determinación individual no es una condición suficiente para la definición de organismo. La individualidad y la integración funcional no son sólo propiedades conceptualmente separables; se trata también de procesos temporalmente disociados, pues la pérdida de la totipotencia no coincide con la conquista de la integridad funcional. La gástrula es un sistema con partes estructural y funcionalmente diferenciadas (las capas germinales), pero no integrado: una vez se establecen las capas germinales, las interacciones tienen lugar entre los grupos de células que componen cada una de las láminas germinales, pero apenas suceden eventos inductivos; de hecho, si falla la inducción de un órgano sólo

¹⁰⁹ L. Nuño de la Rosa, “Becoming organisms. The development of organisation and the organisation of development,” *History and philosophy of life sciences* 32 (2010): 289-316.

¹¹⁰ Woodger, *Biological principles: a critical study*, 296.

¹¹¹ The President's Council on Bioethics, *Human Cloning and Human Dignity: an Ethical Inquiry. Report and Recommendations of the President's Council on Bioethics* (Washington, 2002), <http://bioethics.georgetown.edu/pcbe/reports/cloningreport/fullreport.html>; D. Alvargonzález, *La clonación, la anticoncepción y el aborto en la sociedad biotecnológica* (Oviedo: Pentalfa Ediciones, 2009).

éste es afectado¹¹². Una vez formadas las capas germinales, éstas interactúan y se reorganizan para formar los tejidos, cuyas interacciones determinan la organogénesis. A lo largo de la *neurulación*, tienen lugar muchos eventos inductivos, de modo que, por ejemplo, el fallo en la inducción del mesodermo en una región determinada de un embrión vertebrado da lugar a malformaciones en los riñones, las extremidades y la cola. Sin embargo, una vez se fija el plan corporal del embrión, la mayor parte de eventos inductivos tiene lugar dentro de módulos discretos, y los órganos se desarrollan de un modo semi-autónomo a partir de distintos grupos de células¹¹³. Finalizada la organogénesis, comienza el proceso de elaboración e integración de los sistemas orgánicos y, con ella, el inicio de la función orgánica.

Junto con la especialización y la integración de las partes, la *autonomía* relativa al entorno ha sido el gran criterio utilizado en la tradición internalista para definir el concepto de organismo. Durante el desarrollo, el organismo es más que nunca, un ‘fenotipo extendido’. La ‘organización directiva’¹¹⁴ (es decir, la organización de las interacciones que permite a los organismos adquirir recursos y dirigirlos en la reconstitución de sí mismos) admite un amplio espectro de completitud, encontrando su manifestación más débil en aquellos sistemas que dependen esencialmente de fuentes externas de organización, es decir, de otros sistemas, para estructurar los procesos necesarios para su cohesión (como los virus y la célula huésped). Lo que no suele tenerse en cuenta es que el caso más extremo de organización directiva incompleta lo encontramos en los sistemas ontogenéticos más complejos. Dotado de control nervioso y hormonal, tan pronto como el sistema nervioso interactúa con el resto del cuerpo, integrando y regulando las funciones, el organismo puede interactuar con su entorno de un modo dirigido e integrado, implicándose en una actividad que por vez primera implica la coordinación entre sus partes morfológicamente diferenciadas y funcionalmente activas¹¹⁵.

La investigación de la génesis de la integración y la autonomía orgánicas a la luz de la biología del desarrollo contemporánea nos permite dotar de un profundo significado a la concepción aristotélica del cambio orgánico. Antes de completarse la organogénesis, puede decirse que los organismos existen en potencia y se actualizan progresivamente: al principio cada una de las células es, en potencia, un organismo; más tarde, cada célula es, en potencia, una parte de cualquier parte; finalmente, cada parte es en acto lo único que puede ser. La radical importancia ontológica de este nuevo modo de organización ha sido, de hecho, capturada por dos clásicas distinciones que, en embriología, han tratado de categorizar la distancia entre dos grandes períodos ontogenéticos: la distinción morfológica entre morfogénesis y crecimiento, y

¹¹² R. L. Gardner y C. D. Stern, “Integration in development,” en *The Logic of life: the challenge of integrative physiology*, ed. C. A. R. Boyd y D. Noble (Oxford: Oxford University Press, 1993), 63-87.

¹¹³ Raff, *The shape of life*.

¹¹⁴ W. D. Christensen y C. A. Hooker, “Autonomy and the emergence of intelligence: Organised interactive construction,” *Communication and Cognition* 17, n.º. 3 (2000): 133-157.

¹¹⁵ Michel y Moore, *Developmental psychobiology. An Interdisciplinary Science*, 285.

la separación fisiológica entre los períodos automático y funcional. Sin negar la dificultad de establecer una demarcación precisa entre ambas fases del desarrollo, un reto al que se enfrenta toda tentativa de demarcar cualquier transición en el dominio biológico, creemos que los resultados arrojados por la biología del desarrollo demuestran que el estadio fetal o el larvario no es una categoría arbitraria o una demarcación convencional, como han sostenido tantos autores¹¹⁶; el desarrollo es un proceso altamente organizado, pero sólo alcanza un orden morfo-fisiológicamente estable cuando la integración y la autonomía convergen a una verdadera escala orgánica; sólo a partir de entonces, el mantenimiento de la integridad estructural-funcional se convierte en una condición fundamental de la vida activa¹¹⁷. La biología del desarrollo es, por tanto, decisiva para ilustrar y completar las definiciones de organismo articuladas en el marco de los sistemas unicelulares. Como defendiera Aristóteles, la esencia (y conceptualmente, la definición) de un ser (o de su concepto) sólo puede comprenderse a través de su ontogénesis: la generación de un sistema vivo recapitula conceptualmente los criterios definatorios de organismo.

2.2.4. La evolución de la organización

Como apuntábamos arriba, el concepto de organismo está especialmente ausente en la biología evolutiva moderna. En parte, esta exclusión puede atribuirse a las resistencias de la anatomía fisiológica ante el factum de la evolución. Las reticencias de Cuvier estuvieron parcialmente motivadas por la ausencia de material empírico que confirmara la transformación de las especies o, al menos, de los grandes tipos organizativos, pero el perfecto equilibrio revelado por el principio de la subordinación de caracteres actuó también como mecanismo de contención para concebir la posibilidad de la evolución de la organización. No obstante, el pluralismo causal del *Origen* permitió a morfólogos evolucionistas como Gegenbaur integrar el organicismo cuveriano en la causalidad evolutiva¹¹⁸. Con la reducción sintética de la noción de función a la adaptación ecológica, la perspectiva organizacional desapareció de la biología evolucionista, pero algunos biólogos evolucionistas continuaron recordando el rol jugado por la integración funcional en el proceso evolutivo. Schmalhausen, por ejemplo, interpretó las coordinaciones ontogenéticas y filogenéticas en términos de integración, definida como como la adaptación mutua de todas las partes del organismo que otorga estabilidad general al sistema¹¹⁹. También la teoría sistémica de Rupert Riedl (1925-2005)¹²⁰ interpreta tanto el origen como la estabilidad de la forma bajo la óptica de la integración funcional. Según el concepto de carga (*burden*), la probabilidad de que un carácter evolucione depende del número e importancia de las funcio-

¹¹⁶ J.D. Biggers, "Arbitrary partitions of prenatal life," *Human Reproduction* 5, n.º. 1 (1990): 1-6.

¹¹⁷ Russell, *The directiveness of organic activities*, 11.

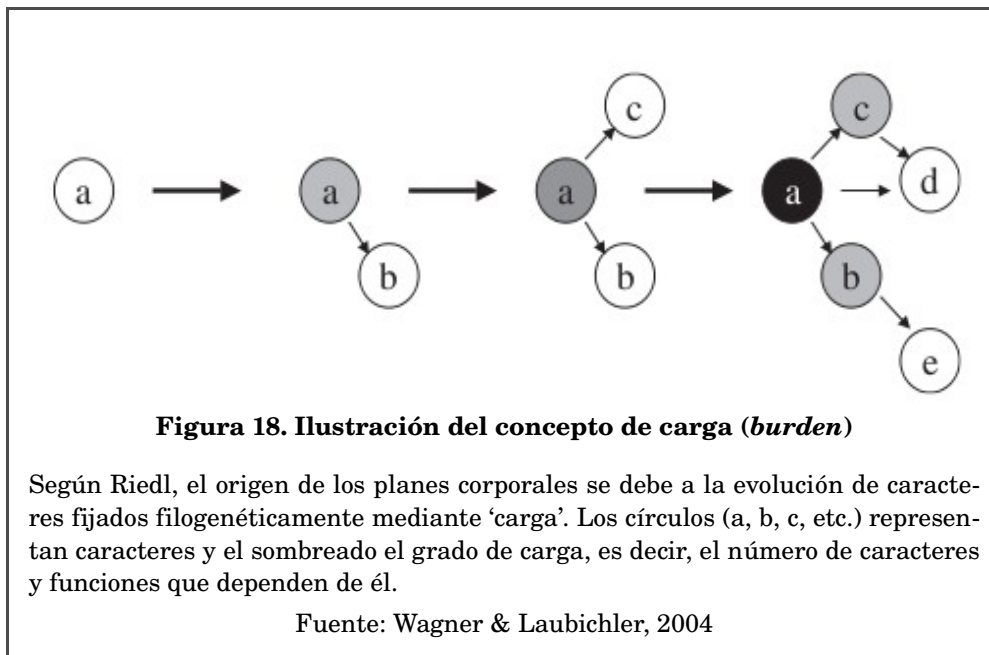
¹¹⁸ Cfr. Russell, *Form and function*, 264

¹¹⁹ Cfr. Levit, Hossfeld, y Olsson, "From the Modern Synthesis to cybernetics."

¹²⁰ Riedl, *Order in living organisms*.

nes y caracteres que dependen de él (Cfr. Fig. 18). A lo largo de la evolución, la carga de un carácter puede aumentar, volviéndolo prácticamente invariable, como sucede con los caracteres de los planes corporales, o decrecer hasta el extremo de hacerlo desaparecer. Desde esta perspectiva, la pertenencia de un carácter a un plan corporal no está definida por las semejanzas y diferencias que relacionan unas formas con otras; se trata de una propiedad sistémica que depende de su integración en la red cambiante de interdependencias ontogenéticas y funcionales¹²¹.

A partir de la década de los ochenta, la morfología funcional evolucionista vuelve a proponerse comprender la evolución de la organización. Partiendo de la convicción de que “el organismo siempre actúa y evoluciona como un todo”, morfólogos como George V. Lauder, Gerhard Roth, Piet Dullemeijer o David Wake se proponen investigar la integración de las partes y la variación correlativa a lo largo de la evolución. Este es el interrogante que inaugura la obra colectiva que, a finales de los ochenta, aúna los esfuerzos desplegados a lo largo de la década para fundar una nueva morfología funcional evolucionista: “¿Cómo los sistemas funcionales complejos [alimentación, locomoción, reproducción], aparentemente estabilizados por altos grados de integración, evolucionaron en la diversidad actual?”¹²². La transformación evolutiva de



¹²¹ G. P. Wagner y M. D. Laubichler, “Rupert Riedl and the Re-Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology: Body Plans and Evolvability,” *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 302 (2004): 92-102; G. P. Wagner, “The biological homology concept,” *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, n.º. 1 (1989): 60-62.

¹²² S. J. Arnold et al., *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates* (Wiley Chichester, 1989).

la organización se aborda a partir una premisa similar a la de Riedl: mientras cambios pequeños en algunos nodos pueden tener grandes efectos en la red de interrelaciones, cambios mayores en otras partes tienen un efecto menor.

En la evo-devo contemporánea, un número creciente de autores ha vuelto su mirada a la anatomía cuveriana¹²³. Inspirándose en la obra de Riedl, Schwenk y Wagner interpretan las constricciones en términos funcionales para dar cuenta de la estabilidad fenotípica¹²⁴. La integración conduce a ‘configuraciones evolutivamente estables’, sistemas de caracteres que cuya interacción produce la ‘función adecuada’ à la Millikan. En este sentido, la estabilidad morfológica no depende ni de las propiedades variacionales del sistema ontogenético ni de la constancia del medio, sino de las constricciones funcionales que limitan el universo de variación fenotípica. Desde esta perspectiva, las configuraciones evolutivamente estables tenderán a resistir las perturbaciones ambientales si no exceden el rango tolerado por la función del sistema, mientras, en caso contrario, los caracteres pueden liberarse inaugurando canales evolutivos alternativos.

Todas las teorías que han investigado el rol de la integración funcional en la estabilidad de la forma implican una forma de selección natural muy distinta de la selección local característica del adaptacionismo: la ‘selección estabilizadora interna’, que asociada con la conservación y transformación de los sistemas evolutivos ejerce su influencia en un amplio rango de entornos.

Por otro lado, la importancia de la integración de la forma para comprender lo componible frente a lo posible se ha convertido en una insistencia cada vez más recurrente entre los biólogos evolucionistas. Evocando a Leibniz, Gilbert¹²⁵ lo plantea explícitamente en estos términos: si bien muchas formas pueden existir ontogenéticamente, sólo aquellas que son mutuamente compatibles (es decir, aquellas que pueden integrarse en el organismo o causar un cambio compensatorio) existen de hecho. La definición de la función en virtud de la integridad funcional da cuenta, por tanto, de la normatividad desde una perspectiva internalista fundamentada en la definición morfológica de la organización animal:

Para que cualquier parte juegue un rol exitoso en la vida de un organismo, es necesario que la integridad funcional se manifieste a los cuatro niveles de la organización morfológica. Sus proporciones, su orientación y las conexiones entre sus elementos y con otros elementos han de ser correctas¹²⁶.

¹²³ J. O. Reiss, *Not by design: retiring Darwin's watchmaker* (University of California Press, 2009), 327.

¹²⁴ K. Schwenk y G. P. Wagner, “Function and the Evolution of Phenotypic Stability: Connecting Pattern to Process,” *Amer. Zool.* 41, n.º. 3 (2001): 552-563; G. P. Wagner y K. Schwenk, “Evolutionarily stable configurations: functional integration and the evolution of phenotypic stability,” *Evolutionary biology* 31 (2000): 155-218.

¹²⁵ Gilbert, *Developmental biology*, cap. Developmental constraints.

¹²⁶ Rasskin-Gutman, “Morphological modularity and macroevolution,” 209.

Como hemos comprobado a lo largo de esta sección, las nociones de función asociadas a la tradición morfológica son muy distintas del concepto adaptacionista de función articulado en la tradición darwinista. En este sentido, creemos que ni el pasado ni el presente de la biología pueden analizarse en torno a la dicotomía estructuralismo/funcionalismo, como han defendido ciertos autores. Desde una perspectiva histórica, Amundson¹²⁷ ha reivindicado recuperar la dialéctica entre forma y función para conceptualizar las ‘cosmovisiones’ de la biología que se enfrentaron tanto en el siglo XIX (la anatomía fisiológica de Cuvier vs. la morfología pura de Geoffroy) como en la biología contemporánea (el adaptacionismo darwinista vs. el estructuralismo de la evo-devo). Con un espíritu similar, Rieppel¹²⁸ interpreta ambos programas de investigación a la luz de la teoría aristotélica de la causalidad: la perspectiva estructuralista se dirige al problema de la unidad de tipo (lo cual exige abstraer la forma específica y la función de las estructuras), y la explica mediante las causas materiales y eficientes del desarrollo; la funcionalista investiga las causas formales y finales que dan cuenta de la forma específica y la función de las estructuras en virtud de sus condiciones ambientales.

Tanto desde una perspectiva histórica como contemporánea, nuestro análisis del significado de las funciones biológicas en morfología rompe con la dicotomía entre estructuralismo y funcionalismo tal y como viene planteándose en filosofía de la biología: por un lado, la tradición estructuralista ni se ocupa sólo de la forma (como hemos demostrado en este epígrafe), ni ignora la variación (pues—como argumentamos en la primera parte—la variación es inherente al propio concepto morfológico de tipo); por otro lado, la investigación de la adaptación no puede disociarse ni de la caracterización de la forma (como hemos demostrado al examinar la relación entre forma, actividad y adaptación) ni de la investigación del desarrollo (como ilustra el fenómeno de la plasticidad ontogenética). La dialéctica entre forma, actividad, adaptación y organización, genera tensiones conceptuales internas a la propia morfología que, no obstante, ha sido capaz de articular las diversas dimensiones funcionales de la forma en el marco de la morfología funcional.

3. CONCLUSIONES

- Las distintas conceptualizaciones de la forma asociadas a la taxonomía y la morfología dan lugar a conceptos de función radicalmente distintos: (a) la teoría de la selección natural trata de resolver el *factum* de la *adaptación ecológica*, arraigada en la problemática planteada por la diversidad específica asociada al hábitat característica de la sistemática y la biogeografía, y el argumento del diseño de la teología natural británica; (b) la tradición morfológica ha estado asociada a la con-

¹²⁷ Amundson, “Typology Reconsidered.”

¹²⁸ Rieppel, “Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes.”

ceptuación de la función como *actividad* y como *organización*, dos nociones intrínsecamente ligadas con la forma: la figura y la estructura de las partes, en el primer caso, y las correlaciones morfológicas en el segundo.

- La noción de actividad se remonta al concepto aristotélico de facultad, reaparece en la anatomía comparada cuveriana y se desarrolla conceptualmente, en contraste con la concepción selectiva de adaptación, en la morfología funcional contemporánea. Si bien las dimensiones formal y funcional de las estructuras orgánicas son ontológicamente inseparables, en todas sus formulaciones el concepto de *actividad* depende de la caracterización morfológica de las partes.
- A su vez, la identificación de la *adaptación* de un rasgo está subordinada a la definición de su actividad y del rol biológico de los complejos formales-funcionales en el entorno ecológico.
- La biología del desarrollo ha manejado dos nociones de adaptación que permiten revitalizar el concepto lamarckiano de adaptación ecológica: la adaptación resultante de la plasticidad ontogenética y los efectos formativos del ejercicio de ciertas actividades biológicas en el desarrollo tardío. En ambos casos, la adaptación no resulta de la dinámica adaptativa de los individuos que componen las poblaciones biológicas, sino de la dinámica interna de los propios organismos.
- La definición de la función en virtud de la integridad funcional da cuenta de la normatividad desde una perspectiva internalista y holista fundamentada en la definición morfológica de la *organización* animal. La conceptualización organizacional de la función articulada por las disciplinas morfológicas nos permite no sólo ofrecer una definición mínima de vida sino también fundamentar la distribución de las formas en el morfoespacio, así como el desarrollo y la evolución de las morfologías: por un lado, la emergencia de la organización a lo largo del desarrollo recapitula conceptualmente los criterios definatorios de organismo; por otro, la anatomía comparada permite interpretar el carácter discreto del morfoespacio en virtud de la subordinación funcional de las partes, así como el significado de las correlaciones morfológicas a lo largo de la evolución.
- Nuestro análisis del significado de las funciones biológicas en morfología rompe con la dicotomía entre estructuralismo y funcionalismo tal y como viene planteándose en filosofía de la biología: por un lado, la tradición estructuralista ni se ocupa sólo de la forma, ni ignora la variación; por otro, la investigación de la adaptación no puede disociarse ni de la caracterización de la forma ni de la investigación del desarrollo. La dialéctica entre forma, actividad, adaptación y organización, genera tensiones conceptuales internas a la propia morfología que, no obstante, ha sido capaz de articular las diversas dimensiones funcionales de la forma en el marco de la morfología funcional.

Las causas de la morfogénesis

El problema de la generación de la forma orgánica es uno de los enigmas más desafiantes de la biología. Al añadir la dimensión temporal, la biología del desarrollo se enfrenta a un reduccionismo mucho más complejo, pues ha de explicar la emergencia de las distintas escalas de organización a lo largo de la ontogenia. En este sentido, el desafío teórico no consiste sólo en dilucidar si las unidades de organización que ocupan un lugar inferior en la jerarquía orgánica pueden explicar las escalas de organización superiores, sino en si estas últimas están producidas por otras partes en un período más temprano¹. No es de extrañar que a lo largo de la historia de la biología se hayan ensayado estrategias que, en sentidos muy distintos, han tratado de evitar la explicación causal de la morfogénesis.

Tras delimitar el problema de la morfogénesis, dedicamos este capítulo a sistematizar las distintas estrategias explicativas que se han barajado en embriología para dar cuenta del problema de la generación de la forma, evaluando sus respectivas fuerzas explicativas.

1. HACIA UNA TEORÍA DE LA MORFOGÉNESIS

An array of forms, following one after the other is really [...] no explanation

HIS, 1874

En la era previa a la institucionalización de la morfología evolucionista, la embriología estuvo ligada a dos objetivos epistemológicos bien distintos de aquellos de la morfología del desarrollo tal y como la concibieran Haeckel y sus sucesores. En primer lugar, la cuestión de la generación era indisociable del problema de la reproducción y, por lo tanto, de la herencia de la forma, una cuestión que abordaremos en pro-

¹ Love, “Explaining the Ontogeny of Form.”

fundidad en el próximo capítulo. En segundo lugar, la embriología no sólo se preocupó de trazar los estadios ontogenéticos que se suceden en el desarrollo, sino que, desde sus orígenes, estuvo preocupada por comprender las causas rectoras de la lógica de la generación y la organización de la forma.

Al igual que en la teoría aristotélica de la organización biológica la forma final es lógicamente anterior a su composición material, en la *Generación de los animales* la génesis de la forma depende de su existencia; “las obras de la naturaleza que son regulares y definidas” no lo son porque se hayan desarrollado de cierta manera, sino que, al contrario, “se desarrollan de una manera concreta porque son así”². Los antiguos filósofos de la naturaleza no pudieron percatarse de esta cuestión—razona Aristóteles—porque “no veían que las causas fueran varias, sino que sólo tenían en cuenta la causa material y motriz, y éstas vagamente, pero no prestaban consideración a la causa formal y a la final.”³

La reproducción no implica la aparición de una forma hasta entonces inexistente, sino que esta última preexiste de dos modos que determinan su modo de formación: cada individuo procede de progenitores que son, en acto, aquello que el nuevo ser es en potencia⁴. Según Aristóteles, en la reproducción sexual los flujos que intervienen en la gestación proceden de ambos sexos⁵. Rechazando la teoría de la pangénesis, Aristóteles argumenta que tanto el semen como el flujo menstrual (en función del calor vital, menor en la hembra que en el macho) se fabrican a partir de un excedente alimenticio que se convierte en sangre o en un fluido análogo. Y como el calor es principio del movimiento, Aristóteles postula que el semen paterno actúa en la generación como la causa formal, mientras la madre aporta la materia⁶. La causalidad formal del principio masculino no significa que el macho imprima la forma en una materia informe⁷; para Aristóteles, el cambio de los cuerpos naturales ha de producirse en un sustrato material que potencialmente pueda sufrir ese cambio⁸. De ahí que no pueda formarse un embrión a partir de una cantidad cualquiera de materia: si el esperma es demasiado abundante destruirá al embrión desecándolo, mientras que si lo es la sangre femenina se engendrarán gemelos, y si el exceso afecta sólo a alguna de sus partes, entonces nacerán seres con exceso de órganos. Es más: dado que el desarrollo depende de la combinatoria del calor (responsable de la diferenciación) y la

² Aristóteles, *GA*, V. 778b 3-11.

³ *Ibid.*

⁴ Aristóteles, *PA*, 640a, 20-28.

⁵ Para Aristóteles, todo ente emerge de un principio: intrínseco (*phýsis*) en el nacimiento natural de una sustancia que tendrá en sí un “principio de movimiento y reposo”; extrínseco (*téchnē*) cuando se trata de ‘artefactos’, que una vez producidos “no tienen un impulso natural a cambiar” (*Física*, V. 1, 129b 13.)

⁶ Aristóteles, *GA*, I. 729a, 10-13.

⁷ W. D. Ross, *Aristóteles*, 2nd ed. (Buenos Aires: Charcas, 1981), 173. como ha pretendido la mayoría de los intérpretes

⁸ Aristóteles, *GA* II 742a 23-27.

humedad (que permite engendrar dentro del cuerpo)⁹, las hembras sólo pueden ser fecundadas por un macho de su especie o de una semejante, caracterizada por un calor vital, un tamaño y un período de gestación similares¹⁰.

Como vimos en el capítulo anterior, en el marco de la morfología del desarrollo, la causalidad formal-final aristotélica se transforma en una fuerza morfogenética que en ciertos casos acabará por sustanciarse ligándose con el vitalismo. No obstante, desde mediados del siglo XIX, el materialismo cobró un peso cada vez mayor: la vida no se considera ya una fuerza sino el efecto producido por una organización funcional específica de materiales y procesos físico-químicos, irreductible al mundo inerte no porque esté compuesta de una sustancia distinta, sino porque, aunque no es sino materia organizada, depende de condiciones orgánicas ya existentes.

Si bien la morfología estuvo preocupada desde sus orígenes por comprender las causas rectoras de la lógica de la generación y la organización de la forma, con su conversión al evolucionismo se tornó una disciplina fundamentalmente descriptiva que “no iba mucho más allá de la deducción formal de formas más complejas a partir de formas más simples, lo que había sido la operación principal de la morfología pre-evolucionista”¹¹.

La crisis de la morfología evolucionista estuvo profundamente ligada al cuestionamiento del concepto histórico de causalidad. Por un lado, la polémica entre anatomistas y embriólogos en torno a las novedades morfológicas sugería que no era posible decidir entre distintas hipótesis evolutivas utilizando los métodos tradicionales¹². Paralelamente, a lo largo del siglo XIX la fisiología se había convertido en la ciencia del funcionamiento del animal adulto, concebido como un mecanismo físico-químico relativamente estable. A partir de 1840, el mecanicismo había calado en un número creciente de embriólogos alemanes¹³ que empezó a definir un nuevo programa de investigación inspirado en los métodos de la fisiología. A principios del nuevo siglo, la anatomía alemana se enfrascó en una polémica sin precedentes en torno a la relación entre causalidad e historia¹⁴ que acabaría por precipitar la desaparición de la morfología evolucionista y la transformación de la embriología en una nueva morfología causal.

⁹ Los animales de naturaleza más caliente y húmeda completan la gestación y expulsan un ser acabado y complejo, pues—según la teoría aristotélica de la generación—al poder imprimir mayor movimiento a la materia producen más diferencias, mientras que los más fríos paren algo indeterminado (el huevo o la larva).

¹⁰ Aristóteles, *GA*, IV, 769a, 23-26.

¹¹ Russell, *Form and function*, 314.

¹² Nyhart, “Learning from history.”

¹³ El origen de la embriología experimental suele atribuirse a Roux. Sin embargo, como han demostrado Maienchein y Nyhardt, el mecanicismo había calado entre los embriólogos experimentales desde mediados del XIX y, por tanto, entre sus fundadores han de incluirse a autores como Carl Bergmann (1821-1876), Rudolph Leuckart (1822-1898), Eduard Pflüger (1829-1910), Gustav Born (1852-1900), Oscar Hertwig (1849-1922), Hans Driesch (1867-1941) o Curt Herbst (1866-1946).

¹⁴ J. Maienschein, “The origins of Entwicklungsmechanik,” *Developmental Biology* 7 (1991): 43-61; Nyhart, “Learning from history”; Nyhart, *Biology Takes Form*.

A finales de los ochenta, la disciplina de la ‘fisiología del desarrollo’, ‘embriología experimental’ o ‘mecánica del desarrollo’, liderada por Wilhelm Roux, se impuso en el panorama académico. El término *Entwicklungsmechanik* aunaba los dos grandes rasgos definitorios del nuevo programa de investigación, distinguiéndolo tanto de la morfología evolucionista como de la fisiología y situándolo, a la vez, entre ambas: la nueva embriología se proponía investigar la generación de las formas, pero optaba por el método experimental y la explicación mecánica de la morfogénesis. Bajo la óptica mecanicista, la morfología evolucionista podía describir y comparar, pero no explicar, los estadios que se sucedían en la ontogenia; la filogenética—en palabras de Driesch—podía ofrecer una “galería de retratos de ancestros”¹⁵, pero las verdaderas causas de las formas orgánicas no eran históricas, sino próximas y eficientes, las únicas capaces de establecer una relación entre causa y efecto y fundar, así, una auténtica ciencia basada en la experimentación:

Yo seré el último en descartar la ley de la herencia orgánica [...] pero la mera palabra ‘herencia’ no puede dispensar a la ciencia del deber de hacer toda investigación posible en el mecanismo del crecimiento y la formación orgánica. Pensar que la herencia construirá los seres orgánicos sin medios mecánicos es una manifestación de misticismo acientífico¹⁶.

La dialéctica entre la causalidad mecánica y la causalidad histórica que enfrentó a la embriología experimental y la morfología evolucionista a principios del siglo XX puede parecer análoga a la distinción de Mayr entre causas próximas y últimas. Sin embargo, la noción de causalidad última que los embriólogos mecanicistas ponen en cuestión no se refiere a la selección natural sino al problema de la herencia. Es en este sentido en el que el episodio histórico que acabamos de presentar se demuestra radicalmente contemporáneo: la herencia histórica—como decía His—no explica la morfogénesis. En el próximo capítulo desarrollaremos esta tesis; nos centramos ahora en examinar los distintos modos en los que se ha planteado el problema de la causalidad mecánica que rige la generación de la forma.

Desde los orígenes de la embriología experimental, la investigación causal del desarrollo ha estado dividida en dos grandes escuelas en virtud de su concepción de la causalidad ontogenética: aquella que identifica las causas del desarrollo con los *factores determinantes* de efectos morfológicos y aquella centrada en desvelar los *mecanismos generadores* de las morfologías.

¹⁵ H. Driesch, *Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie: eine kritische Studie* (Jena: Gustav Fischer, 1891), 48. Cit. en Nyhart, “Learning from history,” 9.

¹⁶ W. His, “On the principles of animal morphology”, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 15 (1888). Cit. en Gould, *Ontogeny and phylogeny*, 191.

2. DE LA DETERMINACIÓN A LA CODIFICACIÓN DE LA FORMA

2.1. La determinación de la forma

While we cannot say that the embryo is predelineated, we can say that it is predetermined... every step in the process bears a definite and invariable relation to antecedent and subsequent steps...

WHITMAN, 1878

Si bien la identificación de la causalidad embrionaria con los factores determinantes de los rasgos morfológicos suele atribuirse exclusivamente a la genética mendeliana, la reducción de la causalidad a los ‘factores’ genéticos estuvo también profundamente ligada a la progresiva focalización de la embriología experimental en el desarrollo temprano¹⁷. A lo largo de las primeras tres décadas del siglo XX, la dialéctica entre preformacionismo y epigenetismo, reformulada a escala intracelular, volvió a enfrentar a gran parte de los embriólogos, concentrados en dilucidar cuál de los dos compartimentos del cigoto (el núcleo o el citoplasma) controlaba el desarrollo y la herencia¹⁸: los nuevos preformacionistas consideraban a los cromosomas los agentes responsables del desarrollo y la herencia; los partidarios del enfoque fisiológico, oponiéndose a concebir el organismo como “un mosaico de caracteres mendelianos”¹⁹, contemplaban los factores citoplasmáticos como agentes químicos solubles que reaccionaban fisiológicamente en una totalidad armónica.

Ahora bien: la cuestión fundamental desde la perspectiva de la explicación de la morfogénesis reside en que, a pesar del enfrentamiento, ambas escuelas compartían una visión de la causalidad conceptualmente idéntica. Tanto los defensores del preformacionismo nuclear como los del epigenetismo citoplasmático interpretaron las complejidades de la forma adulta como una elaboración de las presentes al inicio de la ontogenia y se propusieron definir fisiológicamente las causas materiales y eficientes del desarrollo²⁰. Si bien algunos embriólogos ensayaron diversas propuestas teóricas para dar cuenta de la morfogénesis, el debate se centró en elucidar qué componentes intracelulares *determinaban* la forma final. Esta reconceptuación del desarrollo en términos de ‘partículas determinantes’ preparó el terreno para la separación

¹⁷ S. F. Gilbert, “The Embryological Origins of the Gene Theory,” en *Developmental Biology 8e Online*, 8th ed., 2006.

¹⁸ J. Maienschein, “The origins of Entwicklungsmechanik,” en *A Conceptual history of modern embryology*, Gilbert. (New York: Johns Hopkins University Press, 1994).

¹⁹ J. Loeb, *The organism as a whole from a physicochemical point of view* (1916). Cit. en F. Mondezza, “Siglo XX. Biología y Filosofía (8.4),” en *Historia del pensamiento filosófico y científico*, ed. J. Bignozzi y L. Geymonat (Barcelona: Ariel, 1984), 134.

²⁰ Gilbert, “The Embryological Origins of the Gene Theory.”

entre genética y embriología que acabaría consumando la teoría cromosómica de la herencia.

En la primera década del siglo XX, la controversia en torno al control de la herencia y el desarrollo se centró en elucidar la capacidad de los cromosomas sexuales para determinar el fenotipo sexual²¹. Edmund Beecher Wilson (1856-1939) y Theodor Boveri (1862-1915) defendieron el protagonismo del núcleo, pero finalmente fue Thomas Hunt Morgan (1866-1945) quien demostró la localización de los factores genéticos en los cromosomas²². Antiguo epigenetista, Morgan se transfiguró en defensor del preformacionismo genético y fundó la tradición historiográfica que convirtió a la genética en sucesora de la embriología.

Morgan legitima explícitamente la concepción de la causalidad que había estado operando en las discusiones en torno al papel relativo del núcleo y el citoplasma en la determinación del fenotipo. Según el “concepto diferencial de gen”, si bien los caracteres están determinados por muchos factores, el factor responsable del cambio es la causa del carácter. La causalidad atribuida a los genes en tanto que ‘marcadores de diferencias’ entre rasgos fenotípicos ignora la relación entre causas (genes) y efectos (caracteres)²³: puesto que la manipulación de un gen tiene un efecto fenotípico concreto, los rasgos adultos pueden explicarse sin hacer referencia a los procesos embriológicos.

Con la *genética molecular*, el gen adquirió por fin una entidad física que permitió definirlo como un segmento de ADN que expresa cierto polipéptido a través de la transcripción y la traducción²⁴ y, gracias al dogma central, quedó blindado a cualquier influencia externa (ambiental, intra o intercelular). En realidad, la relación gen-proteína no permitía establecer una relación causal entre gen y fenotipo, pero la idealización del soma (fabricado de proteína) y el plasma germinal (concebido como información codificada en la secuencia de nucleótidos) barre definitivamente el desarrollo²⁵. El “discurso de la acción genética” legitimado por el nuevo ‘weismannismo molecular’²⁶ fue enormemente productivo, pues permitió inaugurar un programa de investigación que podía ignorar la naturaleza de esa acción²⁷. La biología molecular

²¹ Gilbert, Opitz, y Raff, “Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology”; Gilbert, “The Embryological Origins of the Gene Theory”; G. E. Allen, “Heredity under an embryological paradigm: The case of genetics and embryology,” *Biological Bulletin* 168 (1985): 107–121; Maienschein, “The origins of Entwicklungsmechanik.”

²² T. H. Morgan et al., “The mechanism of Mendelian heredity,” *New York: Henry Holt and Company* (1915): 262.

²³ Amundson, *The Changing Role of the Embryo*, 150.

²⁴ J. D. Watson y F. H. C. Crick, “Molecular structure of nucleic acids,” *Nature* 171, n°. 4356 (1953): 737–738.

²⁵ J. R. Griesemer, “The informational gene and the substantial body: On the generalization of evolutionary theory by abstraction,” en *Varieties of Idealization* (Amsterdam: Rodopi, 2005).

²⁶ Griesemer, “The informational gene and the substantial body”; Gould, *La estructura de la teoría de la evolución*, 552-557.

²⁷ E. F. Keller, *Making sense of life: Explaining biological development with models, metaphors, and machines* (Harvard Univ Pr, 2003).

era incapaz de explicar la ontogénesis, pero la metáfora de la ‘información’ genética se convirtió en un instrumento retórico extremadamente poderoso que permitía hablar del desarrollo en abstracto y de los ‘programas’ o ‘instrucciones’ genéticas necesarias para guiarlo²⁸:

La herencia se describe hoy en términos de información, de mensaje, de código. La reproducción de un organismo se ha transformado hoy en la de las moléculas que lo constituyen [...] Lo que se transmite de generación en generación son las ‘instrucciones’ que especifican las estructuras moleculares. Son los planos arquitectónicos del futuro organismo. Son también los medios para poner en ejecución estos planos y para coordinar las actividades del sistema. Cada huevo contiene, por tanto, en los cromosomas recibidos de sus padres, todo su porvenir [...] El organismo viene a ser así la realización de un programa prescrito por la herencia²⁹.

2.2. La codificación de la forma: la genética del desarrollo

*La construction épigénétique d'une structure n'est pas une création;
c'est une révélation*

MONOD, 1971

La *epojé* del desarrollo asumida por la genética mendeliana y la teoría cromosómica explica que entre los años treinta y cincuenta los embriólogos permanecieran radicalmente escépticos ante las dos grandes estrategias reduccionistas ensayadas a principios del siglo XX: por un lado, las teorías particulares de la herencia que explicaban la diferenciación pero no la generación de los rasgos³⁰; por otro, la estrategia explicativa de aquellos biólogos que “para satisfacer nuestra sed de causalidad, transforman [como denunciara Hertwig en alusión a la teoría del plasma germinal] la complejidad visible del organismo adulto en una complejidad latente del germen”³¹. La identidad genética de las células y la inactividad cromosómica en el desarrollo temprano hizo que la embriología invirtiera sus esfuerzos en investigar los dos grandes problemas del desarrollo: la diferenciación celular y la morfogénesis. La investigación de la ontogenia se bifurcó entonces en dos grandes disciplinas (la embriología y la genética) cuya reconciliación no empezaría a plantearse hasta la década de los sesenta. La ‘genetización’ de la diferenciación celular y la morfogénesis posibilitada permitirá

²⁸ E. F. Keller, *Lenguaje y vida. Metáforas de la biología en el siglo XX*, Manantial. (Buenos Aires, 2000).

²⁹ F. Jacob, *La lógica de lo viviente* (Laia, 1977), 9-10.

³⁰ Maienschein, “The origins of Entwicklungsmechanik”; Amundson, *The Changing Role of the Embryo*.

³¹ O. Hertwig, *Preformation or epigenesis? The basis of a theory of organic development*, trad. P. C. Mitchell (London: William Heinemann, 1896), 12.

articular la genética molecular y la embriología en la nueva disciplina de la genética del desarrollo que domina la visión actual de la ontogénesis.

La molecularización de la diferenciación celular

A lo largo de la primera mitad del siglo XX, la embriología experimental identificó dos grandes fenómenos (los gradientes y la inducción) cuya ‘genetización’ se revelaría fundamental para ‘molecularizar’ el problema de la diferenciación celular y fundar así la genética del desarrollo:

– El concepto de *gradiente morfogenético* fue desarrollado por Sven Hörstadius (1898-1996) y Charles Manning Child (1869-1954) para nombrar aquellas distribuciones de sustancias relacionadas con la especialización celular a lo largo de ciertos ejes del embrión. A lo largo de la primera mitad del siglo XX, los embriólogos experimentales mostraron que los gradientes estaban presentes en muchos momentos del desarrollo y en regiones muy distintas, desde los gradientes animales (determinación ectodérmica) y vegetales (determinación endodérmica) en el estadio de blástula, hasta los que determinan la polaridad de los campos morfogenéticos.

– El fenómeno de la *inducción* embriológica³² se había conceptualizado a lo largo de las primeras dos décadas del siglo XX para designar aquellos procesos en los que un estímulo formativo, ya fuera interno o externo (la temperatura, por ejemplo), activaba la expresión de una potencia preexistente. Los experimentos de trasplante de tejidos de Harrison, Spemann y Hilde Mangold (1898-1924) demostraron que la determinación de ciertas regiones embrionarias estaba controlada por un grupo reducido de células. El descubrimiento del ‘organizador’ fue el caso más sorprendente: la implantación de una pequeña porción del labio dorsal del blastoporo anfibio en el flanco ventral de la gástrula inducía la formación de otro embrión.

Desde finales de los años treinta, autores como Salome Gluecksohn-Schoenheimer (1907-2007) o Waddington habían comenzado a ensayar tentativas de conciliación entre la embriología y la genética³³, concibiendo los genes no como marcadores de diferencias, sino como determinantes de los procesos ontogenéticos. En particular, el marco teórico articulado por Waddington jugará un rol fundamental para interpretar los resultados experimentales que permitirán comprender los mecanismos de la regulación genética. La célebre metáfora del paisaje epigenético ilustra la concepción de la ontogenia como un “sistema de trayectorias bifurcadas” cuyas características dependen de la ‘competencia’ del tejido, especificada genéticamente, que se manifiesta en un sistema inestable que un inductor (celular o ambiental) puede empujar de un equilibrio a otro mediante la activación diferencial de un conjunto de genes. La profundidad y los contornos del paisaje epigenético representan la probabilidad, de

³² Cfr. S. F. Gilbert, “Induction and the origins of developmental genetics,” *Developmental Biology* 7 (1991): 181-206; S. F. Gilbert, “A Selective History of Induction,” en *Developmental Biology*, 8th ed. (Sinauer Associates, Inc., 2006).

³³ Gilbert, “Induction and the origins of developmental genetics.”

modo que el fondo del valle representa un equilibrio. Cuando los contornos son suaves, los procesos pueden regularse, pero conforme avanza el desarrollo se vuelven más afilados y la regulación se vuelve imposible. Las redes epigenóticas permiten, así, amortiguar el sistema, promocionando la variación genética a la vez que preservan la integridad de la célula (‘canalización’), aunque una mutación o una perturbación ambiental pueden ser lo suficientemente poderosas como para desviar una célula de una trayectoria ontogenética (‘creodo’) a otra³⁴.

No obstante, el modo en el que los genes ‘actuaban’ en el desarrollo continuaba siendo un enigma; muchos embriólogos suponían que el problema de la diferenciación celular requería una visión dinámica de la relación entre genes y citoplasma, pero no fue hasta la publicación del *modelo del operón*³⁵ cuando empezaron a vislumbrarse los mecanismos rectores de la regulación genética.

El modelo de François Jacob y Jacques Monod permitió explicar cómo ciertas variaciones en el citoplasma de una bacteria podían provocar diferentes estados de *activación* genética, demostrando una cuestión central para superar el carácter estático del concepto estructural de gen: las secuencias genéticas no sólo codifican secuencias de aminoácidos, sino que proporcionan lugares de enlace a macromoléculas que regulan su expresión. La identidad genética puede así concebirse como una estabilidad dinámica que permite a los genes mantener su identidad y, al mismo tiempo, variar su efecto en función del contexto. Jacob y Monod reconocieron ya las implicaciones de su modelo para resolver lo que consideran “el problema fundamental de la fisiología química y la embriología”, a saber: “comprender porqué no todas células de los tejidos expresan al mismo tiempo todas las potencialidades inherentes en su genoma”³⁶.

Como ha estudiado en detalle Michel Morange³⁷, el marco teórico desarrollado por Waddington y la conceptualización teórica y experimental de los mecanismos de la regulación genética articulada en el modelo del operón permitieron abordar el problema de la diferenciación celular desde la perspectiva de la genética del desarrollo. Inmediatamente, el modelo del operón se convirtió en paradigma de la diferenciación celular y la inducción, inaugurando la vía para la integración de la genética molecular y la embriología³⁸. Desde mediados de los setenta, las nuevas técnicas moleculares permitieron identificar los productos genéticos que regulan la transcripción espacio-temporal de otros genes, ya sea dentro de la célula (vía factores de transcripción) o entre células (a través de proteínas de señalización). De este modo, tanto la diferen-

³⁴ Sobre la actualidad del paisaje epigenético en la biología del desarrollo contemporánea, véase Gilbert, “Diachronic Biology Meets Evo-Devo: C. H. Waddington’s Approach to Evolutionary Developmental Biology.”

³⁵ F. Jacob y J. Monod, “On the regulation of gene activity,” en *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, vol. 26, 1961, 193–211.

³⁶ Ibid.

³⁷ M. Morange, “The Relations between Genetics and Epigenetics,” *Annals of the New York Academy of Sciences* 981, n.º. 1 (1, 2006): 50-60.

³⁸ Thom, “Comment la biologie moderne redécouvre la kinésis d’Aristote.”

ciación celular como la inducción podían explicarse como resultado de diferencias en la actividad genética³⁹.

La genetización de la morfogénesis

La explicación genética de la diferenciación celular dejaba intacto el enigma de la morfogénesis. El punto de inflexión crucial que revolucionaría la comprensión genética de la generación de la forma vino determinado por el descubrimiento, a finales de los setenta, de los genes Hox⁴⁰, cuya manipulación en el desarrollo de la mosca drosófila dio lugar a transformaciones morfológicas espectaculares. El caso más célebre es el del gen *Antennapedia*, cuya mutación da lugar a la sustitución de las antenas por patas. La identificación de los factores de transcripción asociados a los genes Hox permitió avanzar en la comprensión molecular de la ‘acción genética’: los genes Hox codifican factores de transcripción (las proteínas Hox)⁴¹ cuyos gradientes activan la expresión diferencial de los genes estructurales. Así, la proteína *Antennapedia* activa genes que especifican estructuras del segundo segmento torácico (que contiene una pata y un ala) y reprime aquellos involucrados en la formación de los ojos y las antenas.

El descubrimiento de los ‘genes de la forma’ y la molecurización de los gradientes embrionarios permite concebir la ontogenia como una cascada de expresión génica: los genes que se expresan en un estadio más temprano tienen la función de establecer los grandes ejes corporales (el antero-posterior y el dorso-ventral) a lo largo de los cuales se determinan sucesivamente amplias regiones corporales, segmentos e identidades segmentales, especificando finalmente estructuras modulares como las extremidades o los ojos. Se explica, así, que cuanto más elevada es la escala a la que sucede la mutación, sean más profundos sus efectos fenotípicos.

En los años ochenta, Nüsslein-Volhard y Wieschaus⁴² identificaron los genes, proteínas y moléculas requeridos para la formación del plan corporal de drosófila: antes de la fertilización, el oocito está estructurado por la distribución diferencial de proteínas y moléculas de ARN mensajero como *bicoid*, localizado en el extremo anterior del oocito. Una vez empieza a dividirse el núcleo y en función de la concentración de *bicoid*, que se traduce en un factor de transcripción, los genes activados están sujetos

³⁹ A. S. Wilkins, *The evolution of developmental pathways* (Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 2002); E. H. Davidson, *Genomic regulatory systems: development and evolution* (San Diego: Academic Press, 2001).

⁴⁰ E. B. Lewis, “A gene complex controlling segmentation in *Drosophila*,” *Nature* 276, n.º. 5688 (1978): 565-570. identificó las dos grandes propiedades de los genes Hox: están agrupados en el genoma y tienen un patrón de expresión a lo largo del eje antero-posterior que se corresponde con su posición relativa en el complejo Hox (co-linearidad).

⁴¹ Los genes Hox tienen una secuencia conservada de 180 nucleótidos (homeobox) que codifica proteínas Hox: factores de transcripción cuyo homeodominio (60 aminoácidos) les permite unirse a secuencias específicas del ADN (*enhancers*) donde activan o reprimen genes.

⁴² C. Nüsslein-Volhard y E. Wieschaus, “Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*,” *Nature* 287, n.º. 5785 (1980): 795-801.

a distintos niveles de transcripción, lo que genera gradientes en la concentración de las nuevas moléculas de ARNm y proteínas. A su vez, las interacciones entre estos productos génicos desatan la activación o desactivación de otros genes. Esta cascada de señales y respuestas da lugar a una estructura espacial de bandas, rayas y segmentos a lo largo del eje antero-posterior caracterizados por un conjunto de proteínas regulatorias que activa ciertos conjuntos de genes involucrados en el desarrollo de las distintas partes de drosófila.

Como vemos, en este modelo los términos difusión, gradiente y morfogen aparecen en el contexto de procesos moleculares que pueden ligarse directamente a la regulación genética. Desde entonces, el trabajo de Nüsslein-Volhard y Wieschaus, galardonados junto con Lewis con el Nobel de medicina y fisiología en 1995, se convirtió en paradigma ejemplar de la concepción de la ontogenia imperante en la biología del desarrollo contemporánea:

el comienzo de la información espacial en el embrión a menudo se remonta a las moléculas, distribuidas asimétricamente, depositadas en el oocito durante su producción en el ovario que inicia la formación de los dos ejes principales del embrión [...] el desencadenamiento de cada interruptor lo establecen los eventos precedentes y ese interruptor, activando este gen en un nuevo patrón, a su vez establece el nuevo conjunto de patrones y eventos en el desarrollo⁴³.

No obstante, esta visión de la ontogenia como una cadena de activaciones genéticas debía integrar todavía el problema de la organogénesis. El concepto de *campo morfogénico* jugó un papel protagonista en este sentido, pues designa las unidades ontogenéticas clave para comprender la generación de la modularidad morfológica. La dimensión espacial del desarrollo, articulada en torno al concepto de campo morfogénico, empezó a reconocerse a principios del siglo XX, gracias a los experimentos de extirpación y trasplante de regiones embrionarias como los discos celulares que preceden la formación de las extremidades vertebradas investigados por Harrison. La manipulación experimental de los campos morfogénicos permitió descubrir la sorprendente autonomía de las partes embrionarias: los campos pueden transplantarse a distintas partes del embrión, cortarse, recibir células ajenas y, sin embargo, se desarrollan con normalidad. Sin embargo, desde los años cincuenta el concepto de campo morfogénico había desaparecido de la literatura embriológica.

El eclipse del concepto de campo se debió a razones tanto ideológicas como objetivas: por un lado, la imposición de la explicación genética y la reducción de la embriogénesis al problema de la diferenciación celular condujo a la biología del desarrollo a declarar la defunción científica de los campos morfogénicos, asociados con un holismo místico; por otro lado, y si bien la delimitación teórica y experimental de los campos morfogénicos estuvo muy lejos del misticismo, la embriología química no fue capaz de ofrecer un mecanismo que explicase cómo ciertas diferencias cuanti-

⁴³ S. B. Carroll, *Endless forms most beautiful: The new science of evo devo and the making of the animal kingdom* (WW Norton & Company, 2005), 116.

tativas podían traducirse en patrones. Ciertos autores⁴⁴ han argumentado que esta incapacidad se debió a la ausencia de las técnicas moleculares que más tarde permitirían fundar la genética del desarrollo y, con ella, traducir la noción de campo al lenguaje de la genética regulatoria. Desde esta perspectiva, el campo morfogenético de la extremidad vertebrada, por ejemplo, se explica como resultado de los gradientes de proteínas *hox*, que al inducir la producción de ciertas proteínas en lugares específicos, establecen las condiciones para la emergencia de un campo y su polaridad⁴⁵. Inspirándose en los nuevos resultados relativos a los discos germinales de drosófila, Gilbert, Opitz y Raff⁴⁶ han conceptualizado la noción de campo morfogenético en este sentido, molecularizando las dos propiedades clásicamente atribuidas a estas unidades morfogenéticas: la modularidad (en tanto resultan de ciertas interacciones genéticas y sus productos dentro de dominios específicos y pueden cambiar su localización, tiempo de aparición e interacción con otros módulos) y la robustez (pues sus propiedades regulativas les permiten compensar el efecto de la desactivación de ciertos genes).

Desde que la ‘acción’ genética comenzó a concebirse en términos de ‘activación’, la metáfora del *programa genético* se instaló en biología del desarrollo⁴⁷. El descubrimiento de genes reguladores parecía refrendar el célebre credo de Schrödinger, que había definido las estructuras cromosómicas como “el código jurídico y el poder ejecutivo”, “el plano del arquitecto y la destreza del constructor a la vez”⁴⁸. El proyecto de la embriología se convierte en desvelar “cómo la forma está codificada en el genoma”⁴⁹ o cómo el embrión se ‘computa’ a partir del ‘programa autoejecutable’ especificado por los genes y proteínas contenidos en el cigoto⁵⁰. El reduccionismo se impone, así, en su doble dimensión espacial y temporal: por un lado, los procesos ontogenéticos se identifican con la microdinámica de los circuitos o redes genéticas regulatorias⁵¹; por otro, la totalidad del desarrollo se concibe como un epifenómeno de la organización molecular del cigoto. Alex Rosenberg, uno de los abogados filosóficos más destacados del reduccionismo genético, sostiene que dado que “toda la información para el desarrollo embrionario está contenida en el huevo fertilizado”⁵², la ontogenia puede explicarse (computarse) en términos estrictamente moleculares, identifi-

⁴⁴ Gilbert, Opitz, y Raff, “Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology”; S. F. Gilbert, “The rediscovery of morphogenetic fields,” en *Developmental Biology 8e Online*, 2003.

⁴⁵ E. M. De Robertis, E. A. Morita, y K. W. Cho, “Gradient fields and homeobox genes,” *Development* 112, n.º. 3 (1991): 669-678.

⁴⁶ Gilbert, Opitz, y Raff, “Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology.”

⁴⁷ Keller, *Making sense of life*, 138.

⁴⁸ E. Schrödinger, *What's Life* (New York: McMillan, 1946).

⁴⁹ Carroll, *Endless forms most beautiful*, 34.

⁵⁰ A. Rosenberg, “Reductionism redux: computing the embryo,” *Biology and Philosophy* 12, n.º. 4 (1997): 445-470.

⁵¹ Carroll, *Endless forms most beautiful*; Davidson, *Genomic regulatory systems*; Gilbert y Bolker, “Homologies of process and modular elements of embryonic construction.”

⁵² L. Wolpert et al., *Principles of development* (Oxford University Press Oxford, 2002), 1, 13.

cando las moléculas relevantes (ADN, ARN, proteínas maternas) y sus reglas de interacción (sintaxis molecular)⁵³.

El concepto de causalidad asumido por la genética del desarrollo no está muy alejado de la concepción de Morgan. La metodología de la nueva genética experimental consiste en alterar la secuencia de ADN mediante la eliminación, silenciamiento o sustitución de un fragmento y relacionar dicha intervención con los efectos que se observan a lo largo del desarrollo y, en particular, con la morfología final. Tal y como lo planteó Gluecksohn-Schoenheimer de un modo que hoy sigue resultando revelador, los métodos de la embriología experimental y la genética establecen una relación inversa entre causa y efecto: mientras el embriólogo primero lleva a cabo un experimento y después estudia sus resultados, el genetista ha de estudiar los resultados de la perturbación (“el resultado final de una cadena de eventos al principio de la cual se erige el gen”⁵⁴) para después inferir conclusiones sobre la naturaleza del ‘experimento’ llevado a cabo por el gen. En este modo ‘perturbación-consecuencia’, la causalidad se identifica con la causalidad eficiente, donde la explicación se atribuye al factor que causa un efecto⁵⁵.

No obstante, el programa teórico de la genética del desarrollo implica una concepción más compleja de la causalidad: el proyecto inaugurado por Stuart Kauffman consiste en capturar las propiedades organizativas de las redes genéticas regulatorias. En este contexto, las nuevas técnicas computacionales⁵⁶ se han convertido en un instrumento esencial para investigar cómo la microdinámica de los circuitos o redes genéticas regulatorias da lugar a patrones estables, implicando una concepción de la causalidad muy distinta a la de la genética experimental. Desde esta perspectiva, la construcción de una teoría del orden biológico no consiste en identificar la totalidad de los genes y proteínas que intervienen en el desarrollo, sino en “descubrir la existencia de propiedades clave de los sistemas vivos complejos que no dependen de los detalles”⁵⁷.

Si bien las visiones de la causalidad que subyacen a los programas experimental y teórico de la genética del desarrollo difieren de un modo importante, si hemos agrupado las perspectivas ‘codificacionistas’ con las concepciones ‘organizacionales’ de la causalidad genética es porque ambas comparten una visión básica en torno a la causalidad ontogenética que atribuye a los genes el control último del desarrollo.

⁵³ Rosenberg, “Reductionism redux.”

⁵⁴ S. Gluecksohn-Schoenheimer, “The embryonic development of mutants of the Sd-strain of mice”, *Genetics* 30 (1945), 26. Cit. en Gilbert, “Induction and the origins of developmental genetics.”

⁵⁵ von Dassow y Munro, “Modularity in animal development and evolution.”

⁵⁶ Frente a la estructura causal unidireccional inspirada en el telégrafo, a finales de los ochenta el ordenador, basado en redes y sistemas, se había convertido en el nuevo modelo de la biología del desarrollo. Cfr. Keller, *Lenguaje y vida. Metáforas de la biología en el siglo XX*.

⁵⁷ Kauffman, *The origins of order*, 18.

2.3. Más allá de los genes: las dos epigenéticas

La crítica más extendida al reduccionismo de la genética del desarrollo ha apelado a la irreductibilidad de la organización celular, recuperando el argumento clásico del organicismo: toda indagación mecánica en las causas que rigen el desarrollo acaba topándose con una entidad organizada; la agencialidad atribuida al código genético es igualmente relativa: en ausencia de un entorno altamente estructurado, el ADN carece de significado ontogenético. A lo largo de las últimas décadas, la importancia del contexto celular se ha revelado cada vez más compleja, cuestionando el sentido único (genes → proteínas → fenotipo) en el que—según el dogma central de la biología molecular—circula la causalidad: por un lado, la ‘morfología’ del genoma (los patrones de metilación y la estructura de la cromatina) sufre profundas alteraciones durante el desarrollo; por otro, la propia secuencia de nucleótidos se modifica en el transcurso de la ontogenia, como demuestran en particular los procesos de ‘corrección’ del ARNm⁵⁸. Utilizando una metáfora musical, el genotipo puede concebirse como una partitura interpretada por la célula que, a su vez, se modifica en el propio curso de la interpretación. En este sentido, podemos decir con Robert⁵⁹ que la epigenética no es aditiva sino *constitutiva*, pues los genes no preexisten a los procesos ontogenéticos; al contrario, tanto la estructura como la función de los genes se deriva del estado espacio-temporal de la célula.

El reduccionismo genético ha sido objeto de intensa discusión en filosofía de la biología. La llamada ‘teoría de los sistemas de desarrollo’ (DST)⁶⁰ ha protagonizado buena parte de este debate. Teniendo en cuenta los múltiples factores que intervienen en la generación y la herencia de la forma, la DST ha abogado por una ‘democracia causal’ según la cual, ninguno de los recursos del desarrollo puede reclamarse prioritario a la hora de dar cuenta de la generación de la forma. La ontogenia sólo puede comprenderse como resultado de la interacción entre múltiples ‘factores ontogenéticos’: estructuras citoplasmáticas, secuencias de ADN, ARNm, proteínas, enzimas, hormonas, efectos paternos, temperatura, metabolitos... Según la llamada ‘tesis de paridad’, la dicotomía internalismo/externalismo en la que se fundamenta el reduccionismo genético se desvanece, pues tanto los factores ambientales como los celulares (genéticos y citoplasmáticos) son necesarios para generar la forma. Como reconocen Griffiths y Gray, la auténtica diferencia relativa al rol que la DST y la biología del desarrollo atribuyen al ADN radica en “las distintas visiones de los límites del sistema ontogenético”: mientras la primera insiste en el carácter interno del desarrollo, la DST “ha perseguido una definición del sistema ontogenético lo más inclusiva posible”⁶¹.

⁵⁸ J. S. Robert, *Embryology, epigenesis, and evolution* (Cambridge University Press, 2004), 74.

⁵⁹ Robert, *Embryology, epigenesis, and evolution*.

⁶⁰ S. Oyama, *The ontogeny of information: Developmental systems and evolution*, 2nd ed. (Duke University Press, 2000).

⁶¹ P. E. Griffiths y R. D. Gray, “Discussion: Three ways to misunderstand developmental systems theory,” *Biology and Philosophy* 20, n.º. 2 (2005): 417–425.

La insistencia de la DST en subrayar la ‘necesidad’ de los factores no genéticos en la generación de la forma es, sin duda, ajustada y permite identificar una debilidad importante en la estructura argumentativa de posiciones reduccionistas como la de Rosenberg, donde se favorece, sin justificarlo, a cierto tipo de macromoléculas (ADN, ARN, proteínas) por encima de otras⁶². Sin embargo, creemos que la debilidad esencial de la genética del desarrollo no reside en el desprecio de los otros factores que, junto con los genes, determinan ‘democráticamente’ la forma orgánica. La cuestión clave desde la perspectiva de la morfogénesis depende de la noción de causalidad que subyace a la genética del desarrollo y que, conceptualmente, asume también la DST: ni la causalidad eficiente privilegiada por la genética del desarrollo ni la apelación de la DST a la totalidad de los *factores* que intervienen en el desarrollo articulan de ningún modo la función genotipo-fenotipo. La genética puede cuantificar las variables, pero el desarrollo ha de modelizarse como un sistema de ecuaciones diferenciales que regula el incremento o la disminución de tales variables. Del mismo modo, si aspiramos a comprender los sistemas ontogenéticos, la enumeración de las otras variables que, sin duda, han de incorporarse en la ‘ecuación’ del desarrollo es absolutamente insuficiente; habrá que distinguir entre parámetros y variables y especificar las reglas que gobiernan sus interacciones a las distintas escalas de la jerarquía orgánica. Desde esta perspectiva, el internalismo no implica ignorar los factores externos que intervienen en el desarrollo, sino comprender el rol que les corresponde en el sistema generativo. Esta es la orientación de la perspectiva que hemos denominado morfogenética, cuyo objetivo consiste en investigar los *mecanismos ontogenéticos* (no los factores) que gobiernan la generación de la forma.

El mismo argumento puede aplicarse a la noción de ‘epigenética’ más extendida hoy en biología del desarrollo. Si en sus orígenes, la epigenética se identificó con el análisis causal del desarrollo característico de la embriología experimental, en la actualidad la epigenética engloba todos aquellos procesos moleculares, relativamente independientes de la secuencia de ADN, que afectan la regulación genética⁶³. El significado que hoy se atribuye a la epigenética ha llevado a la biología del desarrollo contemporánea a una situación similar a aquella en la que a principios del siglo XX se enfrentaron los defensores del preformacionismo nuclear y del epigenetismo citoplasmático. Desde la perspectiva de la generación de la forma, el problema no reside tanto en que la epigenética se defina por oposición a la genética—como ha argumentado Griesemer⁶⁴—sino en las dos grandes cuestiones relativas a la causalidad que ya señalaron los embriólogos experimentales que se opusieron a reducir la complejidad del desarrollo a la complejidad intracelular, a saber: la definición de la causalidad a la escala molecular y la reducción del problema de la morfogénesis al de la complejidad del cigoto. Si bien la complejidad intracelular es esencial para una comprensión

⁶² Love, “Explaining the Ontogeny of Form.”

⁶³ Cfr. G. B. Müller y L. Olsson, “Epigenesis and epigenetics,” *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology* (2003): 114.

⁶⁴ J. R. Griesemer, “Le concept reproducteur,” *M/S : médecine sciences* 21, n° 12 (2005): 1106-1111.

cabal del desarrollo—como argumentaremos a lo largo de la próxima sección, las escalas celular y tisular son las escalas de organización fundamentales para explicar la formación de patrones, la morfogénesis y el crecimiento relativo de las partes⁶⁵. En este sentido, consideramos vital—con Müller y Olsson—recuperar el antiguo sentido del término ‘epigenética’, comprendida como aquellas interacciones ontogenéticas que tienen lugar más allá del nivel molecular⁶⁶. No obstante, dada la institucionalización actual de la acepción molecular de la noción de epigenética, preferimos hablar de la concepción ‘morfogenética’ del desarrollo, un adjetivo utilizado desde los años ochenta por los embriólogos que empezaron a interrogarse, no por los factores, sino por las reglas de construcción que permiten dar cuenta de la morfogénesis.

3. LA CONCEPCIÓN MORFOGENÉTICA

Development starts with a few ordered manifoldnesses; but the manifoldnesses create, by interactions, new manifoldnesses, and these are able, by acting back on the original ones, to provoke new differences, and so on. With each new response, a new cause is immediately provided, and a new specific reactivity for further specific responses

DRIESCH, 1894

3.1. Escalas de organización y causalidad circular

El punto de partida de la aproximación morfogenética al desarrollo consiste en cuestionar la concepción unidireccional, eficiente y jerárquica de la causalidad asumida por la genética del desarrollo (Cfr. Fig. 19). Como vimos arriba, según el esquema jerárquico y lineal de la ontogénesis de la genética del desarrollo, los genes determinan los procesos ontogenéticos, que, a su vez, especifican la morfología. Sin embargo, los genes no fabrican las estructuras directamente ni actúan de un modo autónomo: codifican moléculas que o bien regulan la expresión de otros genes, o bien confieren ciertas propiedades a las células que, a su vez, se autoorganizan en la construcción de órganos y estructuras de acuerdo con las leyes físico-químicas⁶⁷. Y aquí reside el giro radical que la perspectiva morfogenética imprime al concepto de causa: el verdadero desafío que plantea la morfogénesis no consiste en desvelar cómo se codifica la forma sino *cómo se construye*; no son las propiedades ‘informacionales’ que se atribuyen a los genes, sino las propiedades ‘genéricas’ de los procesos de desarrollo las que permiten comprender y reproducir la generación de la forma. Y es que las propieda-

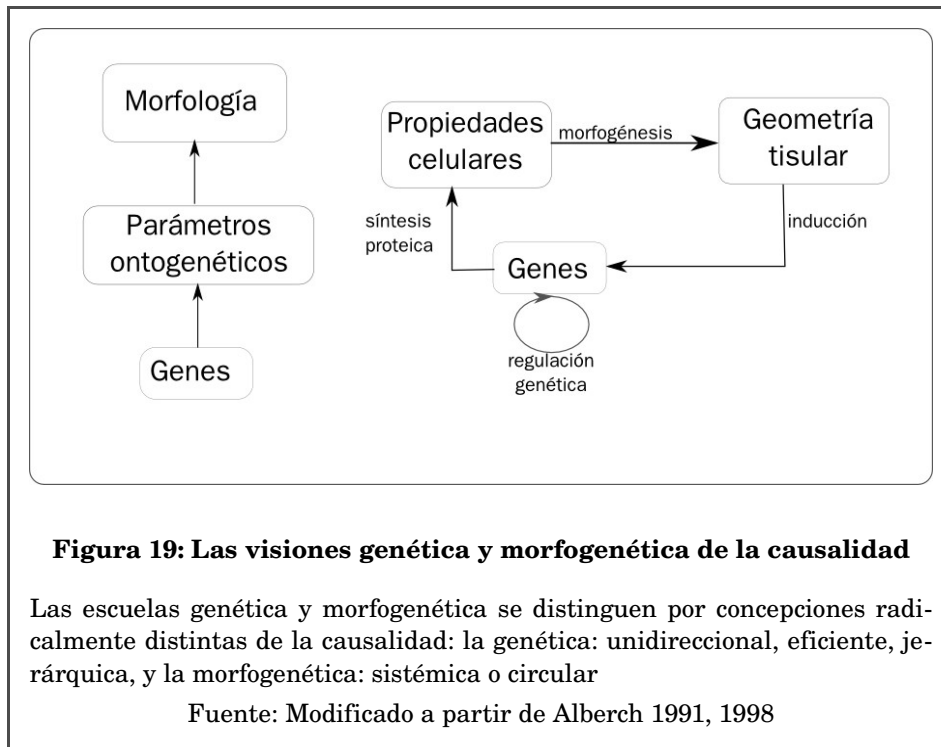
⁶⁵ P. Alberch, “From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability,” *Genetica* 84, n°. 1 (1991): 5–11.

⁶⁶ Müller y Olsson, “Epigenesis and epigenetics.”

⁶⁷ Alberch, “From genes to phenotype.”

des que resultan de las interacciones a escala molecular, celular y tisular (las propiedades físicas de los materiales biológicos, las capacidades autoorganizativas de los agregados celulares, la geometría de los tejidos...) no están codificadas en el genoma, sino que emergen de la dinámica del sistema ontogenético⁶⁸. La interacción dinámica entre proteínas, células y tejidos obliga a definir variables macroscópicas como la movilidad celular o la adhesión, que si bien en última instancia estén genéticamente controladas, no son reducibles al lenguaje de la genética. Al contrario: la interacción de estas variables está guiada por ‘reglas de construcción’⁶⁹ que permiten comprender la generación de patrones biológicos.

En este sentido, a la hora de abordar la relación entre genes y rasgos morfológicos, la perspectiva morfogenética ha tratado de identificar las ‘unidades morfogenéticas’ que emergen a lo largo de la ontogenia, así como los mecanismos o regímenes de causalidad asociados a cada escala organizativa⁷⁰. Y es que las distintas fases de la ontogénesis no sólo se distinguen por niveles de complejidad crecientes, sino tam-



⁶⁸ Alberch, “From genes to phenotype”; Oster y Alberch, “Evolution and bifurcation of developmental programs”; G. F Oster et al., “Evolution and morphogenetic rules: the shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny,” *Evolution* 42, n.º. 5 (1988): 862–884.

⁶⁹ Alberch, “The logic of monsters”; P. Alberch, “Developmental constraints in evolutionary processes,” en *Evolution and Development: Report of the Dahlem Workshop on Evolution and Development* (Berlin, 1982), 313.

⁷⁰ B. K. Hall, “Unlocking the Black Box between Genotype and Phenotype: Cell Condensations as Morphogenetic (modular) Units,” *Biology and Philosophy* 18, n.º. 2 (2003): 219-247.

bién por los cambios en los mecanismos ontogenéticos que gobiernan cada estadio del despliegue del orden jerárquico⁷¹. Partiendo de esta premisa, el desarrollo puede conceptuarse como “una jerarquía de procesos emergentes” organizados a diversas escalas de interacción⁷²: entre genes y otros componentes moleculares en el interior del oocito, entre células durante el clivaje y la gastrulación, entre grupos celulares dentro de las capas germinales, entre las capas germinales durante la gastrulación, entre los tejidos en la organogénesis y entre los propios órganos en el proceso de integración orgánica que tiene lugar en el estadio más tardío del desarrollo. Desde esta perspectiva, en función del fenómeno biológico que quiera explicarse, habrá de prestarse atención a una escala organizativa u otra y, por tanto, a un mecanismo ontogénico u otro. En este sentido, como advierte Wagner,

Cualquier asunción a priori sobre cuáles son los mecanismos o a qué escala han de residir, sea reduccionista u holista, es una posición metafísica incapaz de apreciar la naturaleza jerárquica de las organizaciones biológicas⁷³.

Es más: no es sólo que las reglas morfogenéticas que gobiernan la morfogénesis no sean reducibles al lenguaje morfogenético, sino que la relación entre las distintas escalas de organización que se despliegan en la ontogenia no puede formalizarse como una cadena causal secuencial. La formación de patrones resulta de interacciones en un complejo *circular* en el que la regulación afecta a la expresión genética a través de la morfología celular (la geometría celular y la topología de los contactos celulares) y las interacciones inductivas. La expresión genética es, pues, tanto efecto como causa de las interacciones celulares, la composición de la matriz extracelular y el tamaño y la forma del dominio embrionario en el que suceden estas interacciones físico-químicas⁷⁴.

Esta concepción sistémica de la causalidad, fundada en la jerarquía del desarrollo y la codeterminación dinámica de las diversas escalas organizativas generadas a lo largo de la ontogenia, permite interpretar ciertas propiedades generales de los sistemas ontogenéticos en un sentido muy distinto al que les atribuye la genética del desarrollo.

Por un lado, la jerarquía ontogenética no se plantea como el resultado automático de una cascada de expresión génica: dado que los sistemas generativos son sistemas no lineales y sensibles a las condiciones iniciales, cambios pequeños en la ontogénesis temprana (un desplazamiento en la invaginación del epitelio, una nueva área de contacto entre tejidos hasta entonces separados, la alteración en el comienzo o térmi-

⁷¹ G. B. Müller, “Developmental mechanisms at the origin of morphological novelty: a side-effect hypothesis,” en , ed. M. H. Nitecki y D. V. Nitecki (University of Chicago Press, 1990).

⁷² Alberch, “Developmental constraints in evolutionary processes,” 320; Hall, “Unlocking the Black Box between Genotype and Phenotype.”

⁷³ G. P. Wagner, “What is the promise of developmental evolution? Part I: Why is developmental biology necessary to explain evolutionary innovations?,” *Journal of Experimental Zoology* 288, n.º. 2 (2000): 95-98.

⁷⁴ Oster et al., “Evolution and morphogenetic rules.”

no de la osificación, etc.) pueden magnificarse a lo largo del desarrollo, mientras que influencias tardías afectarán probablemente a aspectos menores de tamaño y forma⁷⁵. Desde la perspectiva morfogenética, los procesos ontogenéticos se conciben como sistemas dinámicos complejos y los efectos de las alteraciones genéticas o ambientales en las propiedades ontogenéticas básicas como perturbaciones paramétricas del sistema⁷⁶.

Por otro lado, la perspectiva morfogenética permite dar cuenta de la asimetría genotipo-fenotipo: el mismo conjunto de genes regulatorios puede dar lugar a distintos resultados morfológicos en función del tiempo y lugar en el que se exprese. *Sonic hedgehog*, por ejemplo, activa diferentes proteínas en función de que su expresión se produzca en la extremidad embrionaria o durante la somitogénesis. El efecto de un gen puede variar incluso entre generaciones de una misma especie: una mutación que en un individuo provoca la ausencia de brazos, en la siguiente generación puede dar lugar simplemente a la falta de un pulgar. Una diferencia genética no explica, por tanto, una diferencia morfológica mientras no se comprenda la red de interacciones genéticas, celulares y epigenéticas en la que el gen está implicado. Como han señalado Wagner y Laubichler en su polémica con Rosenberg, incluso si lograrse revelarse la ‘sintaxis molecular’, localizando cada uno de los componentes moleculares y de las reacciones bioquímicas que se despliegan en el tiempo ontogenético, la explicación del desarrollo requeriría apelar a la ‘semántica molecular’, pues es el contexto celular y orgánico de un sistema ontogenético el que determina el rol de las vías bioquímicas⁷⁷. De ahí que en la biología del desarrollo contemporánea “la expresión el ‘gen para’ ha sido sustituida por la del ‘gen implicado’ en”⁷⁸.

3.2. Los mecanismos ontogenéticos

*El desarrollo de una teoría físico-química general de la forma orgánica
es uno de los problemas más difíciles y fascinantes de la biología
teórica*

RASHEVSKY, 1933

Si bien la concepción sistémica de la causalidad se ha articulado conceptualmente a lo largo de todo el siglo XX, desde la embriología experimental hasta la biología teó-

⁷⁵ Hall, “Unlocking the Black Box between Genotype and Phenotype”; Müller, “Developmental mechanisms,” 120.

⁷⁶ Alberch, “Developmental constraints in evolutionary processes,” 323.

⁷⁷ M. D. Laubichler y G. P. Wagner, “How molecular is molecular developmental biology? A reply to Alex Rosenberg’s reductionism redux: computing the embryo,” *Biology and Philosophy* 16, n.º. 1 (2001): 53–68.

⁷⁸ Gilbert, “Diachronic Biology Meets Evo-Devo: C. H. Waddington’s Approach to Evolutionary Developmental Biology.”

rica contemporánea, pasando por la biología de sistemas, apenas se han ensayado estudios sistemáticos de los mecanismos ontogenéticos que permitan confrontar la causalidad morfogenética con la elegante simplicidad de la regulación genética. La propia lógica de la causalidad sistémica ha complicado esta tarea, pues—como advierte Meinhardt—el carácter circular de la causalidad ontogenética complica la aplicación de la estructura secuencial de un texto a los mecanismos ontogenéticos⁷⁹.

La perspectiva morfogenética trata de capturar la lógica básica que gobierna las transformaciones de patrón que se suceden a lo largo de la morfogénesis. Salazar-Ciudad, Jernvall y Newman⁸⁰ definen los mecanismos ontogenéticos como las interacciones entre los productos genéticos y los cambios en los comportamientos celulares (proliferación, apoptosis, señalización, diferenciación, adhesión) que causan la formación de un patrón, es decir, una disposición particular de estados celulares en el espacio tridimensional, así como la interacción de estas redes y comportamientos con la información epigenética, entendida como la distribución espacial de señales y componentes extracelulares y las propiedades mecánicas de las células⁸¹. Desde esta perspectiva, los mecanismos ontogenéticos pueden agruparse en dos grandes categorías en función de si afectan o no al estado de diferenciación de las células (Cfr. Fig. 20). Si bien preferimos una clasificación que incorpore la escala tisular, nuestra taxonomía de los mecanismos ontogenéticos parte del mismo espíritu. Con el fin de sistematizar los distintos mecanismos que se han propuesto a lo largo del siglo XX para explicar la morfogénesis, los hemos agrupado en dos grandes categorías: la morfogénesis química y la morfomecánica.

⁷⁹ H. Meinhardt, *Models of biological pattern formation* (Academic Press London, 1982), 2.

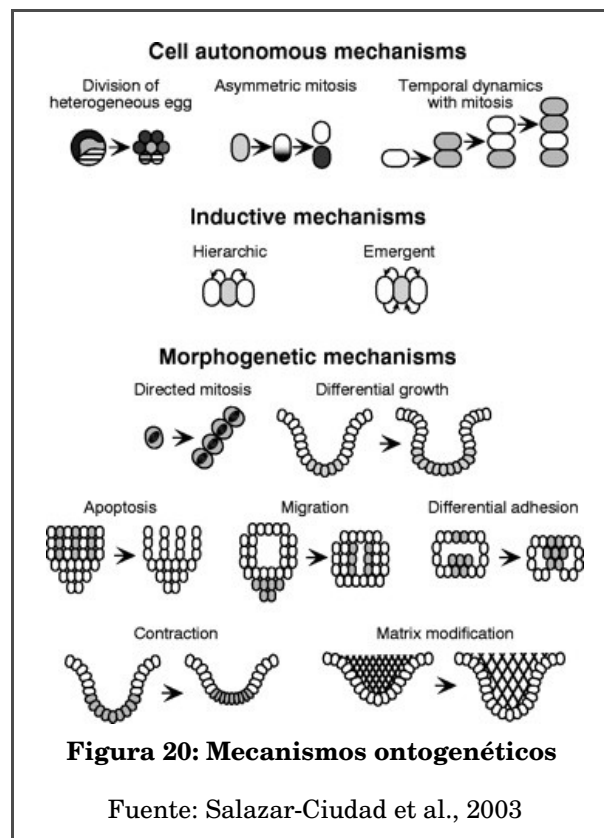
⁸⁰ I. Salazar-Ciudad, J. Jernvall, y S. A. Newman, “Mechanisms of pattern formation in development and evolution,” *Development* 130, n.º. 10 (2003): 2027-2037; G. Forgacs y S. Newmann, *Biological Physics of the Developing Embryo* (Cambridge University Press, 2005), 7.

⁸¹ I. Salazar-Ciudad, “Making evolutionary predictions about the structure of development and morphology: beyond the neo-Darwinian and constraints paradigms,” en *Evolving Pathways: Key Themes in Evolutionary Developmental Biology*, ed. G. Fusco (Cambridge University Press, 2008), 38.

3.2.1. La morfogénesis química

El desarrollo debe ser, en última instancia, un proceso bioquímico, consistente en las interacciones y movimiento de las moléculas.

MEINHARDT, 1982



La explicación de los patrones ontogénicos a partir de la interacción de las ‘partículas elementales’ que conforman la materia orgánica es un proyecto muy reciente en embriología. No obstante, ateniéndonos a la genealogía trazada por Joseph Needham, uno de los grandes fundadores de la ‘embriología química’ e historiador de la embriología, podemos reconstruir la débil genealogía intelectual de esta estrategia explicativa. Tras honrar la concepción aristotélica de la materia orgánica, Needham reconoce en el epigenetismo mecanicista que en el marco del cartesianismo trató de reconstruir la ontogénesis mediante movimientos de partículas regidos por fuerzas equivalentes a la gravedad, el gran ancestro intelectual de la embriología química. Si bien, como vimos arriba, la orientación teleomecanicista de la morfología del desa-

rrollo apeló a la complejidad organizativa de la materia orgánica, reconocemos con Needham que la expansión del vitalismo puede en parte atribuirse a la abstracción de la materia practicada por la morfología pura⁸². No obstante, la ausencia de técnicas experimentales para manipular el desarrollo explica fundamentalmente que a principios del siglo XX, el desafío de explicar la morfogénesis en virtud de las propiedades e interacciones de las ‘partículas elementales’ constitutivas de la materia orgánica continuara inexplorado.

En esta sección trataremos de sistematizar las diversas hipótesis causales que se han ensayado a lo largo del siglo XX para dar cuenta de la que hemos llamado ‘morfogénesis química’, es decir, de aquellos patrones celulares que resultan de la disposición espacial de las células en diferentes estados de diferenciación. Siguiendo la clasificación de Salazar-Ciudad Jernvall y Newman⁸³, los mecanismos ontogenéticos que gobiernan la morfogénesis química pueden agruparse, a su vez, en dos grandes categorías en función de que exista o no señalización celular: los mecanismos autónomos y los mecanismos inductivos.

Los mecanismos autónomos

Las características bioquímicas de las células pueden generar patrones mediante mecanismos autónomos, es decir, independientes del entorno celular. Desde la formulación de la teoría celular, la gran aspiración de la orientación reduccionista en embriología ha consistido en derivar la totalidad del desarrollo de mecanismos autónomos. Este fue el gran objetivo epistemológico de Matthias Jakob Schleiden (1804-1881) y Theodor Schwann (1810-1882), los fundadores de la teoría celular, quienes, en el marco del mecanicismo genealógico neokantiano⁸⁴, se proponen reducir el organismo a la suma de sus partes:

Como la primera célula decide la naturaleza de la segunda, ésta de la tercera, etc., el todo depende de las propiedades físicas y químicas de la primera célula⁸⁵.

El reduccionismo celular tuvo una gran acogida entre ciertos embriólogos experimentales a finales del siglo XIX, pues prometía simplificar enormemente la explicación de la generación de la organización vital, reduciéndola a la multiplicación, agregación y diferenciación funcional de las células. En este marco teórico se articuló la

⁸² Needham, *Biochemistry and morphogenesis*.

⁸³ Salazar-Ciudad, Jernvall, y Newman, “Mechanisms of pattern formation in development and evolution.”

⁸⁴ J. L. González Recio, “Elementos dinámicos de la teoría celular,” *Revista de Filosofía (Universidad Complutense)* III, n.º. 4 (1990): 83–109.

⁸⁵ T. Schwann, *Notas manuscritas de un curso de anatomía general ofrecido en Lieja* (1853). Cit. en Albarracín, *La teoría celular*, 77.

teoría del desarrollo en mosaico de Weismann y Roux. Weismann⁸⁶ concibió el desarrollo como un proceso de autodiferenciación por el que los determinantes nucleares del cigoto se distribuyen asimétricamente en las distintas células a las que da lugar el clivaje (a excepción de las células germinales, que retienen el cromosoma completo), de modo que la formación de los tejidos y la organogénesis se revelan resultado automático de la disposición asimétrica de los distintos tipos celulares. Cinco años más tarde, Roux proclamó haber demostrado experimentalmente la hipótesis weismanniana: en una serie de experimentos que más tarde se revelarían defectuosos, Roux mostraba cómo al destruir las células de un embrión de salamandra en los primeros estadios del clivaje, obtenía medias blástulas.

Poco tiempo después, los célebres experimentos de Driesch⁸⁷ con embriones de erizo de mar demostraban la inconsistencia de semejante hipótesis: al contrario de lo predicho por la teoría del desarrollo en mosaico, si se separaban los blastómeros durante los primeros estadios del clivaje, cada uno de ellos daba lugar a una larva completa. Las sorprendentes capacidades regulativas de las células embrionarias condujeron a Driesch a concebir al embrión como un “sistema equipotencial armónico”, pues sus partes potencialmente independientes funcionan coordinadamente para formar un solo organismo; el destino de las células había de depender de su posición en la totalidad embrionaria.

En realidad, los resultados de Driesch refutaron la universalidad de la teoría del desarrollo en mosaico, pero esta estrategia explicativa ha perdurado en la explicación del desarrollo de los invertebrados. En la mayor parte de los vertebrados, la llamada *especificación condicional* determina un desarrollo regulativo donde las interacciones celulares restringen los destinos de las células. Sin embargo, la *especificación autónoma* se ha demostrado relativamente ajustada para explicar el desarrollo en mosaico de los protostomos (tunicados, anélidos y moluscos). En este caso, se asume que la diferenciación está causada por la segregación de los determinantes citoplasmáticos (proteínas o ARNm) que, localizados en distintas regiones del oocito, se distribuyen en las diversas células en las que se divide el cigoto especificando (autónomamente) su destino. No obstante, incluso en el caso del desarrollo en mosaico se ha demostrado que el destino de la mayor parte de las células depende de interacciones celulares (mecánicas y de señalización) apropiadas⁸⁸.

Los mecanismos autónomos actúan, sin duda, en ciertos períodos del desarrollo: tanto la mitosis asimétrica que resulta de la heterogeneidad del citoplasma como la expresión cíclica de ciertos genes, desacoplada de la división celular, pueden generar ciertos patrones. Sin embargo, la presencia de mecanismos independientes de las interacciones celulares se ha demostrado muy limitada; implicados fundamentalmente en el desarrollo temprano, los mecanismos autónomos están aquejados de dos gran-

⁸⁶ A. Weismann, *The Germ-Plasm: A Theory of Heredity*, On-line Electronic Edition: Electronic Scholarly Publishing. (London: Charles Scribner's Sons, 1893).

⁸⁷ Driesch, *The Science and Philosophy of the Organism*, vol. 2.

⁸⁸ Gardner y Stern, “Integration in development.”

des limitaciones⁸⁹: para que funcionen se requiere un posicionamiento invariable de las células y son incapaces de producir un gran número de variaciones de patrón. La mayor parte de patrones celulares que resultan del cambio de estado de las células se deriva de mecanismos donde intervienen procesos de señalización intercelular: los mecanismos inductivos.

Los mecanismos inductivos

El primer programa de investigación que se propuso explicar fenómenos morfogenéticos complejos como resultado de interacciones moleculares fue la embriología química liderada por Needham, Waddington y Albert Brachet (1869-1930) a lo largo de los años veinte y treinta del siglo pasado. La llamada *Gestaltungsgesetze*, articulada en torno a los conceptos de gradiente, inducción y campo morfogenético, aspiraba a descubrir las “leyes de la forma” con el fin de “construir el puente secular entre la morfología y la química”⁹⁰.

El descubrimiento del organizador condujo a un gran optimismo entre los nuevos embriólogos, que dirigieron sus esfuerzos a aislar las sustancias inductoras que parecían controlar el desarrollo. Pronto esta estrategia explicativa se demostró inútil: estímulos muy poco específicos, como la implantación de otro tejido u hormonas muy dispares, podían inducir los mismos fenómenos. Los teóricos de la *Gestaltungsgesetze* reconocieron inmediatamente que la clave de la morfogénesis no podía residir en las moléculas inductoras, sino en la competencia de los tejidos para reaccionar al inductor morfogenético. En este contexto se desarrolló conceptualmente el concepto de *campo morfogenético*, con el fin de capturar las relaciones tanto espaciales como informacionales que caracterizaban las regiones del embrión con autonomía morfogenética.

Como apuntábamos arriba, la embriología química no fue capaz de ofrecer un mecanismo que explicase cómo las diferencias cuantitativas relativas a la distribución diferencial de ciertas sustancias químicas podían traducirse en patrones estructurales. Sin embargo, no creemos que esta incapacidad se debiera a la ausencia de técnicas moleculares, como ha defendido la historia de la embriología reconstruida por la genética del desarrollo. A la luz de ciertas conceptualizaciones contemporáneas de la noción de campo morfogenético⁹¹ muy próximas al espíritu de los primeros embriólogos químicos, creemos que las razones internas que llevaron al concepto de campo a un callejón sin salida han de localizarse también, y fundamentalmente, en la ausencia de herramientas matemáticas capaces de modelar las interacciones moleculares en un espacio morfológico.

⁸⁹ Salazar-Ciudad, Jernvall, y Newman, “Mechanisms of pattern formation in development and evolution.”

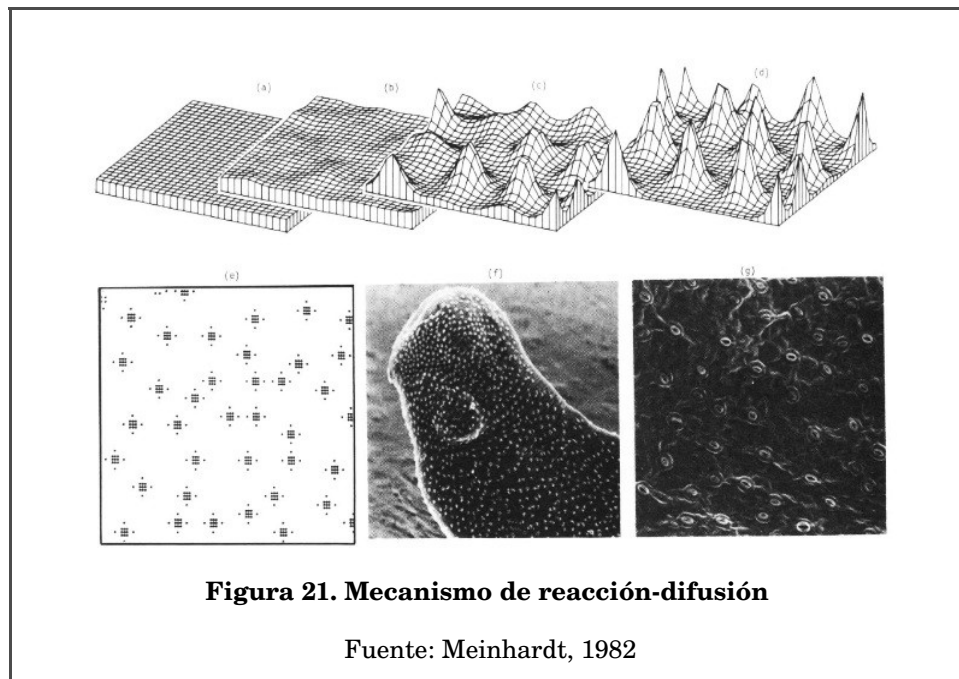
⁹⁰ Needham, *Biochemistry and morphogenesis*, xv.

⁹¹ B. Goodwin, *Las manchas del leopardo: la evolución de la complejidad*. (Barcelona: Tusquets, 1998).

En efecto—como ha subrayado Pérez Herranz, el gran atractivo de los sistemas dinámicos para la comprensión de la forma reside precisamente en que “centran su investigación categorial en sistemas recortados a la misma escala de los objetos percibidos, es decir, objetos de tamaño medio que conforman el mesocosmos, así como la utilización de herramientas matemáticas adecuadas para ello: espacio de fases, teoría de bifurcaciones de estados de equilibrio, singularidades, fibrados...”⁹²

El desarrollo de la teoría de los sistemas dinámicos permitió a la biología teórica ensayar una nueva estrategia metodológica para explicar la formación de patrones, a saber: modelar los tipos de interacciones moleculares cuya dinámica conduce a patrones estables. Mediante sistemas de ecuaciones diferenciales acopladas que describen los cambios en la concentración de una sustancia como una función de otras sustancias y de coordenadas espacio-temporales, podía alcanzarse el sueño frustrado de la embriología química: explicar de un modo cuantitativo observaciones experimentales aparentemente complejas⁹³.

Fue Alan Turing quien, en su célebre artículo de 1952, inauguró el proyecto de fundar una “teoría química de la morfogénesis”⁹⁴, ofreciendo el primer modelo capaz de dar cuenta de la generación de patrones biológicos a partir de un sistema de reacciones bioquímicas. El sistema de reacción-difusión consiste en un conjunto de sustancias químicas (morfógenes⁹⁵) que difunden en una masa de tejido de cierta forma



⁹² Pérez Herranz, “El “giro morfológico”: la forma, condición del sentido.”

⁹³ Meinhardt, *Models of biological pattern formation*, 1.

⁹⁴ A. M. Turing, “The chemical theory of morphogenesis,” *Phil. Trans. Roy. Soc* 237 (1952): 32.

⁹⁵ Los morfógenes son moléculas solubles que pueden difundir, transmitiendo señales de diferenciación celular de un modo dependiente de su concentración.

geométrica (según las leyes de la difusión) y que reaccionan entre sí obedeciendo a la ley de masas. Poco tiempo después del comienzo de una inestabilidad en la distribución de los morfogenes, el sistema de reacciones bioquímicas acopladas puede producir patrones espaciales (es decir, patrones de concentración de morfogenes) y, en particular, estructuras periódicas como las que se observan en la epidermis de insectos (Cfr. Fig. 21).

Desde principios de los setenta, Alfred Gierer y Hans Meinhardt⁹⁶ tomaron el relevo legado por Turing, identificando un nuevo mecanismo (el sistema activador-inhibidor) capaz de formar otros patrones biológicos: la autocatálisis de corto alcance acoplada con inhibición lateral de largo alcance.

Junto a la aplicación de la teoría de los sistemas dinámicos al problema de la formación de patrones, el concepto de *información posicional* introducido por Wolpert a principios de los setenta⁹⁷, jugó un rol vital en la articulación de una teoría química de la morfogénesis. Según la metáfora de la ‘información posicional’, “existe un parámetro celular [...] relacionado con la posición de la célula en el sistema ontogénico”⁹⁸. Las células interpretan su ‘valor posicional’ como resultado de la exposición a diferentes concentraciones de un morfogen, que actúa como un sistema de coordenadas. La información sobre la posición espacial de las células especifica la naturaleza de su destino, ya sea su diferenciación o cambios en su crecimiento o motilidad. La coordinación espacio-temporal de los comportamientos celulares resulta del uso autónomo, por parte de cada célula, de su programa genético, especificado mediante el ambiente de señalización inductivo. La teoría de Wolpert parecía, así, reconciliar los extremos aparentemente incompatibles legados por Roux y Driesch, consumando el sueño anhelado por Wilson:

... que constantemente debemos sostener, con Driesch, que el valor prospectivo de una célula puede ser función de su posición y al mismo tiempo sostener con Roux que la célula tiene, en cierta medida, un poder independiente de auto-determinación debido a su estructura inherente específica⁹⁹.

La combinatoria de los modelos químicos de generación de patrones y la metáfora de la información posicional ha permitido definir un nuevo programa de investigación dedicado a identificar los mecanismos de señalización (generados por cierto tipo de interacciones bioquímicas) que permiten a la célula diferenciarse de acuerdo con su posición¹⁰⁰.

⁹⁶ H. Meinhardt y A. Gierer, “Pattern formation by local self-activation and lateral inhibition,” *Bioessays* 22, n.º. 8 (2000): 753–760; A. Gierer y H. Meinhardt, “A theory of biological pattern formation,” *Biological Cybernetics* 12, n.º. 1 (1972): 30–39.

⁹⁷ L. Wolpert, “The concept of positional information and pattern formation,” *Towards a Theoretical Biology* (1972): 83–94.

⁹⁸ L. Wolpert, “Positional information revisited,” *Development* 107 (1989): 3–12.

⁹⁹ Wilson, “Mosaic cleavage”, 12. Cit. en Gilbert, “The Embryological Origins of the Gene Theory.”

¹⁰⁰ Gierer y Meinhardt, “A theory of biological pattern formation”; Meinhardt y Gierer, “Pattern formation by local self-activation and lateral inhibition”; Meinhardt, *Models of biological pattern for-*

La genética del desarrollo ha tendido a despreciar los modelos matemáticos de la morfogénesis química. Carroll, en alusión al modelo de Turing, afirma que “[l]os matemáticos nunca imaginaron que los interruptores genéticos modulares tenían la clave para la formación de patrones”¹⁰¹. El propio Wolpert, junto con Lewis, acabó interpretando la teoría de la información posicional en términos de genética molecular¹⁰²: el oocito contiene un programa para el desarrollo cuya naturaleza lógica puede reproducirse tratando las células como autómatas, entidades equipadas con un repertorio limitado de actividades que interaccionan entre sí mediante señales simples; la complejidad del desarrollo reside en la especificación del estado interno, que puede describirse como una red de interruptores genéticos con distintos estados de activación.

Sin embargo, es precisamente la interacción de las células la que permite comprender la formación de patrones. En ciertos casos, las interacciones inductivas pueden ser, en efecto, simples, consistentes en una relación puramente jerárquica según la cual, una célula transmite una señal a otra, lo cual desata una cascada genética que conduce a un cierto patrón de expresión genética estable. En este tipo de inducción jerárquica, el carácter unidireccional de la señalización intercelular permite interpretar la formación de patrones como resultado de una cascada de expresión genética. Sin embargo, los modelos que acabamos de describir capturan una dinámica mucho más compleja según la cual, las células interactúan recíprocamente. La inducción de tipo emergente¹⁰³ característica de los mecanismos de reacción-difusión o el sistema Delta-Notch no puede describirse en términos de reacciones bioquímicas ligadas por la activación y desactivación de ciertos genes. Los modelos matemáticos actúan en este sentido como ‘mecanismos hipotéticos’ cuyo comportamiento (es decir, las soluciones numéricas a las ecuaciones diferenciales) da cuenta de observaciones biológicas y permite predecir la formación de patrones¹⁰⁴. Aunque los modelos de reacción-difusión y el sistema activador-inhibidor se postularon sin conocer las moléculas implicadas, la biología molecular ha permitido identificar los genes y proteínas cuya interacción se rige por los mecanismos químicos hipotetizados en los sistemas de ecuaciones diferenciales: el mecanismo de señalización activador/inhibidor está muy extendido en el desarrollo y el sistema Delta-Notch aparece en contextos embrionarios muy distintos como la neurogénesis, la determinación de la asimetría izquierda-derecha, la diferenciación muscular o la formación de vasos sanguíneos.

Si la genética del desarrollo ha tendido a menospreciar los modelos matemáticos que formalizan los mecanismos químicos de formación de patrones, los teóricos enrolados en el proyecto de desarrollar una teoría química de la morfogénesis han ten-

mation.

¹⁰¹ Carroll, *Endless forms most beautiful*, 123.

¹⁰² L. Wolpert y J. H. Lewis, “Towards a theory of development,” *Federation Proceedings* 34, n.º. 1 (1975): 14-20.

¹⁰³ J. R. Collier et al., “Pattern formation by lateral inhibition with feedback: a mathematical model of delta-notch intercellular signalling,” *Journal of Theoretical Biology* 183, n.º. 4 (1996): 429-446.

¹⁰⁴ Meinhardt, *Models of biological pattern formation*.

dido, a su vez, a minusvalorar el rol de la mecánica en el desarrollo. Meinhardt, por ejemplo, ha defendido que la morfogénesis es esencialmente reducible a la diferenciación espacial, considerando que el cambio de contorno y estructura es un mero efecto de la primera¹⁰⁵. Turing, sin embargo, fue mucho más prudente que sus sucesores y reconoció que su teoría se limitaba a aquellos casos donde, al ser el aspecto químico el más significativo, podía ignorarse el componente mecánico involucrado en la formación de patrones: la posición, las masas, las velocidades y las propiedades elásticas de las células, así como las fuerzas intercelulares, o el esfuerzo interno, la densidad y la elasticidad de los tejidos¹⁰⁶.

La explicación meramente molecular de la morfogénesis ha de enfrentarse, de hecho, a dos limitaciones insuperables desde una perspectiva exclusivamente bioquímica¹⁰⁷. En primer lugar, para generar formas sin el uso de la mecánica es necesario inventar algoritmos para transformar un patrón químico en uno geométrico y después introducir nuevas reglas de juego para cada nueva estructura. La mecánica, al contrario, nos provee de reglas universales y holistas que permiten generar formas más complejas¹⁰⁸. Por otro lado, los patrones de expresión genética asociados a cierto estadio pueden ser normales a pesar de perturbaciones dramáticas en el estadio anterior, lo que invita a identificar las reglas que regulan estas estructuras a una escala macromorfológica en lugar de postular una relación causal estricta entre los patrones. Este es el objetivo de la aproximación morfomecánica al problema de la morfogénesis.

3.2.2. La morfomecánica

La forma de un objeto es un 'diagrama de fuerzas'... a partir del cual podemos juzgar o deducir las fuerzas que actúan o han actuado sobre él

D'ARCY THOMPSON, 1917

Si bien la aproximación mecánica a los fenómenos biológicos ha tenido cierto éxito en fisiología y hoy vive una expansión extraordinaria en la investigación de los mecanismos moleculares que gobiernan la 'maquinaria celular', la 'materia embriológica' se ha resistido durante mucho más tiempo a dejarse aprehender por los métodos de la física. No obstante, la primera mitad del XX está puntuada por tres grandes pro-

¹⁰⁵ Ibid., 2.

¹⁰⁶ Turing, "The chemical theory of morphogenesis," 38.

¹⁰⁷ L. V. Belousov y V. I. Grabovsky, "Morphomechanics: goals, basic experiments and models," *International Journal of Developmental Biology* 50, n.º 2 (2006): 81.

¹⁰⁸ El propio Turing, en su introducción a "The chemical theory of morphogenesis", advirtió de esta limitación (los organismos—reconoce—se desarrollan de patrón a patrón, no a partir de patrones heterogéneos) y propuso resolverlo utilizando ecuaciones no lineales e incorporando el aspecto mecánico.

yectos, que aunque radicalmente ignorados en su época, se han convertido en reconocida inspiración de la morfomecánica contemporánea.

La explicación mecánica de la morfogénesis tiene su precedente más destacado en la obra de D'Arcy Thompson, que por vez primera¹⁰⁹ se propone explicar las forma orgánica como resultado de la actuación de fuerzas físicas sobre una materia reactiva. Si bien *Sobre el crecimiento y la forma* se limita a dar cuenta de morfologías de organismos unicelulares (la forma externa de los protozoos se deriva de la tensión superficial), la premisa teórica resumida en la cita que inaugura este epígrafe se convertirá en fuente de inspiración de la morfomecánica del desarrollo.

En embriología, la obra clave en la fundación de una teoría mecánica de la morfogénesis es la de Wilhelm His¹¹⁰. Para His, conforme avanza la ontogénesis, las diferencias químicas que determinan la organización del cigoto se traducen en las complejas diferenciaciones morfológicas que emergen durante el desarrollo. El 'movimiento transmitido' que inaugura la embriogénesis hace que la materia orgánica se pliegue en los diversos tubos y láminas elásticas que conforman el embrión; a su vez, estos procesos morfogenéticos dan lugar al crecimiento desigual de los tejidos y, con él, a la diferenciación de las partes. La morfogénesis se revela, en definitiva, resultado automático de presiones mecánicas producidas por desigualdades locales de crecimiento.

En la década de los treinta, la obra de Nicolas Rashevsky (1899-1972), fundador de la biofísica matemática, representa una rara excepción en la nueva embriología. Basándose en las leyes de la termodinámica, Rashevsky¹¹¹ postula que, al margen de la naturaleza particular de cada célula, las formas geométricas que pueden asumir los agregados celulares bajo la influencia de dos tipos fundamentales de fuerzas intercelulares (una fuerza de repulsión, debida al metabolismo, y una fuerza de atracción debida a la irritabilidad) se corresponden en general con el espectro de formas naturales. De este modo, a partir de una serie de teoremas fundamentales sobre la interacción celular, Rashevsky construye una clasificación sistemática de las principales formas animales, con un espíritu similar al que más tarde fundara el estructuralismo de procesos.

Los trabajos de His, Thompson y Rashevsky sufrieron una resistencia similar por parte de la comunidad biológica. Haeckel ridiculizó el proyecto de His y, a pesar del éxito de la embriología experimental, la focalización de la embriología en el interior de la célula y el ulterior triunfo de la genética impidieron que su topología embrioló-

¹⁰⁹ Aunque no se trató más que de ensayos especulativos, la biomecánica del siglo XVII estuvo orientada por el mismo espíritu. El caso más destacado es el de Claude Perrault (1613-1688), quien, por ejemplo, atribuyó la variación de la forma de las lentes del ojo, esférica en los peces y lenticular en los cuadrúpedos terrestres a los índices de refracción del medio.

¹¹⁰ W. His, *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung*, Leipzig, 1968. Cit. en Hopwood, "Giving Body" to Embryos".

¹¹¹ N. Rashevsky, "The theoretical physics of the cell as a basis for a general physico-chemical theory of organic form," *Protoplasma* 20, n°. 1 (1933): 180-188.

gica encontrara ninguna continuidad en la biología del desarrollo posterior¹¹². La morfología teórica y la morfometría geométrica retomaron la obra de Thompson, pero los embriólogos ignoraron el potencial de su estrategia explicativa hasta hace muy poco. Tampoco la obra de Rashevsky corrió mejor suerte; su teoría de los agregados celulares no encontró ningún eco entre los embriólogos, y los biólogos opusieron, en general, una radical resistencia a sus métodos matemáticos¹¹³.

Si bien la morfomecánica continúa constituyendo una aproximación minoritaria entre los biólogos del desarrollo, en las últimas dos décadas la progresiva expansión de la biofísica ha acabado por penetrar la disciplina de la embriología¹¹⁴ y recientemente ha despertado un interés creciente en filosofía de la biología.

Siguiendo a Salazar-Ciudad et al.¹¹⁵, los mecanismos morfomecánicos ('morfogenéticos' en su terminología) pueden definirse como aquellas 'reglas de construcción' capaces de generar patrones sin necesidad de generar nuevos tipos celulares. Modelos simples, basados en las propiedades físicas de las células y sus interacciones pueden explicar muchos de los cambios morfológicos que tienen lugar a lo largo del desarrollo: la mitosis dirigida, el crecimiento diferencial, la apoptosis, la migración celular, la adhesión diferencial y las distintas modificaciones de la matriz extracelular son capaces de producir estructuras genéricas como segmentos, tubos, esferas huecas o láminas celulares (Cfr. Fig. 17). La cuestión radical, desde la perspectiva de la causalidad, es que todas estas formas genéricas pueden realizarse con diferentes materiales celulares, es decir, que el estado interno de la célula resulta hasta cierto punto indiferente.

No obstante, y si bien incluye las transformaciones de la matriz extracelular, esta definición de los mecanismos morfomecánicos se construye esencialmente a partir de la escala celular. Desde los tiempos de His, sin embargo, la escala tisular juega un rol esencial en la comprensión de la generación de formas multicelulares complejas. Como reclamara Thom, la escala celular es insuficiente; es necesario recuperar una concepción continuista de la morfogénesis¹¹⁶, pues aunque los tejidos embrionarios puedan y deban analizarse citológicamente, cada 'despliegue' tisular actúa como una totalidad irreducible¹¹⁷. Forgacs y Newman han reconocido cómo las distintas propiedades mecánicas de los tejidos embrionarios les confieren capacidades morfogenéticas específicas¹¹⁸: los tejidos epiteliales se comportan como líquidos en el plano y como láminas elásticas cuando se deforman, una combinación de propiedades que explica su capacidad para sufrir un amplio rango de cambios morfológicos; por su

¹¹² Hopwood, "Giving Body" to Embryos."

¹¹³ T. H. Abraham, "Nicolas Rashevsky's Mathematical Biophysics," *Journal of the History of Biology* 37, n.º. 2 (2004): 333-385.

¹¹⁴ Forgacs y Newmann, *Biological Physics of the Developing Embryo*.

¹¹⁵ Salazar-Ciudad, Jernvall, y Newman, "Mechanisms of pattern formation in development and evolution."

¹¹⁶ Thom, "Comment la biologie moderne redécouvre la kinésis d'Aristote," 204.

¹¹⁷ Belousov, "Form, rather than Features of Form Features."

¹¹⁸ Forgacs y Newmann, *Biological Physics of the Developing Embryo*.

parte, los tejidos mesenquimales consisten en células suspendidas en una matriz extracelular con propiedades viscoelásticas, de modo que al moverse durante la gastrulación y la dispersión de la cresta neural, se comportan como un medio mecánicamente coherente. Las distintas propiedades físicas de los tejidos embrionarios tienen radicales consecuencias para la comunicación celular: mientras las células de los tejidos epiteliales pueden hacerlo mediante el intercambio de moléculas, en los mesenquimales han de comunicarse a grandes distancias a través de la matriz extracelular, mecánicamente o a través de moléculas difusibles.

Inspirada en la obra de Wilhelm His y D'Arcy Thompson, la investigación del rol de las tensiones mecánicas en la morfogénesis y la diferenciación celular es objeto de renovado interés en biología del desarrollo. Belousov y Grabovsky¹¹⁹ sugieren que los movimientos morfogenéticos y las deformaciones celulares que caracterizan la mayor parte de los eventos ontogenéticos (la gastrulación, la neurulación, la organogénesis) son indispensables para generar esfuerzos internos estructurados en los tejidos embrionarios que, a su vez, regulan los futuros movimientos celulares y la diferenciación celular. Dependiendo de su forma y la orientación relativa de las fuerzas a las que están sujetos, los tejidos pueden responder de un modo muy distinto al esfuerzo interno: las tensiones mecánicas, íntimamente asociadas con una forma geométrica, pueden afectar la maquinaria molecular subyacente de manera que esta ofrezca la forma para el siguiente estadio. A su vez, los esfuerzos mecánicos pueden acoplarse entre sí de modo que se produzcan estructuras macromorfológicas más complejas en ausencia de un patrón detallado.

La investigación morfomecánica de la ontogénesis tiene implicaciones de radical importancia para el estatus ontológico de la forma. Como hemos visto, la embriología contemporánea baraja dos estrategias para identificar las 'reglas morfogenéticas' que gobiernan la transformación de los patrones que se suceden en la ontogénesis¹²⁰: la genética del desarrollo postula una cadena causal molecular, una secuencia de cambios en la expresión genética ligados por patrones de señalización. En este marco teórico, las estructuras morfológicas se consideran producto de la actividad genética en lugar de miembros activos de las cadenas causales. Sin embargo, desde la perspectiva morfogenética, la forma no sólo es resultado sino causa de los procesos generativos. La investigación de las tensiones mecánicas¹²¹, por ejemplo, demuestra que tanto la morfología celular como la forma de los tejidos vinculan las cadenas causales ontogenéticas que afectan al fondo molecular y, por tanto, a las estructuras morfológicas emergentes. Como en la embriología aristotélica, la forma orgánica es, en este marco teórico, causa y efecto del desarrollo. No en vano, el rol causal desempeñado por la forma en su propia transformación ha permitido recuperar el sentido clá-

¹¹⁹ Belousov y Grabovsky, "Morphomechanics."

¹²⁰ Ibid.

¹²¹ Ibid.

sico del término información: “[l]a forma per se debe contener *información* sobre su desarrollo”¹²².

Belousov y Grabovsky plantean estos dos modos de explicar la ontogenia como estrategias epistemológicas mutuamente excluyentes. Nosotros preferimos concebirlas—en la línea de otros autores¹²³—como ‘modos de desarrollo’, ambos existentes en distintos filos y momentos del desarrollo, dependientes de la coordinación temporal de los mecanismos morfoquímicos y morfomecánicos. En ciertos casos, como en las extremidades vertebradas, los mecanismos inductivos actúan primero, estableciendo grupos de células de estados similares que a continuación utilizan mecanismos morfogenéticos. La teoría de la información posicional y, en general, las teorías químicas de la morfogénesis, suponen que este esquema causal puede aplicarse a la totalidad del desarrollo. Sin embargo, en muchos otros casos, como sucede en la formación de los dientes, ambos mecanismos interaccionan modificando recíprocamente su dinámica: mediante mecanismos morfomecánicos, los territorios cambian de forma a la vez que cambian de estado por mecanismos inductivos. En este caso no se requiere una interpretación precisa de la concentración de señales o un programa genético para cada célula; las células no siguen un programa “sino que se mueven por una trayectoria ontogenética por una interacción continua con un microambiente molecular-geométrico cambiante”¹²⁴. De otro modo: no importa sólo la interpretación de la señal en el interior de las células, sino que el ‘fenotipo intermedio’ (es decir, las formas, distancias y orientaciones relativas entre los territorios celulares y su transformación espacial) es causalmente determinante.

La dinámica que resulta de la combinatoria temporal de los mecanismos químicos y mecánicos que gobiernan la formación de patrones permite recuperar el sentido clásico del concepto de campo morfogenético. Paul Weiss (1898–1989)¹²⁵ y Joseph Needham¹²⁶ definieron los campos como sistemas organizados (una red de interacciones donde cada célula está definida por su posición) que designan áreas de información embriológica ligadas a un sustrato físico a partir del cual surge un patrón dinámico. El concepto de campo de Brian Goodwin¹²⁷ (1931-2009) se corresponde con la noción de la embriología experimental: las fuerzas mecánicas y las influencias químicas resultan en actividades espacialmente organizadas que conducen a la formación de patrones.

La causalidad formal asociada a los mecanismos morfogenéticos está profundamente vinculada a la causalidad final. También en este sentido, podemos decir que la perspectiva morfogenética recupera la noción aristotélica de finalidad. Como subra-

¹²² Belousov, “Form, rather than Features of Form Features.”

¹²³ Salazar-Ciudad, Jernvall, y Newman, “Mechanisms of pattern formation in development and evolution.”

¹²⁴ Ibid.

¹²⁵ P. A. Weiss, *Principles of development: a text in experimental embryology* (H. Holt and company, 1939).

¹²⁶ J. Needham, *Biochemistry and Morphogenesis*, 1st ed. (Cambridge University Press, 1942).

¹²⁷ Goodwin, *Las manchas del leopardo*.

yara Thom, existe una distinción fundamental en Aristóteles en relación al *telos*: aquella que se establece entre *teleion* (el estado “perfecto”, “el punto *central* de la existencia de una entidad o de un acto”¹²⁸) y *telenté*, el fin de un proceso entendido como acabamiento. Aplicado a la historia vital de un individuo, su *telenté* sería la muerte y su *teleion* el estado adulto, pero en el caso de la gestación, su fin sería el neonato, y el *teleion* se identificaría con el momento en el que la forma del organismo individual se ha actualizado: el inicio del estado fetal o larvario, en términos contemporáneos. En la concepción aristotélica del acto, “la finalidad del acto (su *telos*) es el centro organizador de un proceso que puede considerarse como el campo morfogenético”¹²⁹. Esta validez—argumenta Thom—es sólo cualitativa (es decir, topológica) y, por tanto, no puede predicarse nada sobre la dimensión cuantitativa del dominio en el que se aplica el modelo. Toda finalidad es condicional; de ahí la fórmula aristotélica según la cual si bien “el agente es causa como origen del movimiento, el fin, en cambio, no ejerce acción”. La finalidad se cumple—como a menudo repite Aristóteles—si no hay impedimento, como sucede cuando la acción de un experimentador perturba, amputa o aniquila el desarrollo de un campo morfogenético.

La explicación de la morfogénesis no puede agotarse en un enfoque puramente genético, químico o mecánico, pues es precisamente la determinación a todas las escalas de la jerarquía orgánica la que asegura que cada fuerza morfogenética esté constreñida por otras fuerzas¹³⁰. Es más: como apuntábamos arriba, la biología del desarrollo ha de tener en cuenta no sólo las interacciones entre sus partes, sino también con el contexto embrionario y ambiental. En los últimos años, la ecología del desarrollo ha ofrecido numerosas evidencias de la dependencia ambiental del desarrollo. Uno de los ejemplos más fascinantes de la dependencia de la madre en un aspecto crucial de la ontogenia viene dado por la especificación del eje anterior-posterior en *Drosophila*, que depende crucialmente de la actividad del genoma materno en el oocito y en sus células foliculares¹³¹.

Si bien el programa morfogenético es desafortunadamente minoritario en la biología del desarrollo contemporánea¹³², y a pesar de la desconfianza de la genética del desarrollo hacia el mecanicismo físico-químico, creemos haber demostrado que la perspectiva morfogenética, a través de los diversos mecanismos que hemos tratado de sistematizar y de su combinatoria, es capaz de dar cuenta de la morfogénesis de un

¹²⁸ R. Thom, *Esquisse d'une sémiophysique. Physique aristotélicienne et Théorie des Catastrophes* (Paris: InterEditions, 1988), 164.

¹²⁹ *Ibid.*, 264.

¹³⁰ Forgacs y Newmann, *Biological Physics of the Developing Embryo*, 50.

¹³¹ Cfr. Gardner y Stern, “Integration in development.”

¹³² De las revistas especializadas, sólo una de ellas (*Developmental dynamics*), apela a mecanismos de la morfogénesis que cubran “todos los niveles de la organización biológica” (<http://www.wiley.com/WileyCDA/WileyTitle/productCd-DVDY.html>)

modo inasequible al método genético. Como apuntábamos arriba, gran parte del escepticismo de los biólogos hacia la formalización del desarrollo procede de la resistencia a la abstracción matemática de los métodos de la física y de la química teórica. La filosofía de la biología articulada en torno al esfuerzo de la Síntesis Moderna para delimitar la autonomía de la biología frente a las ‘ciencias de lo inerte’¹³³ ha contribuido en gran parte a esta situación. La perspectiva morfogenética contemporánea, sin embargo, combina las técnicas matemáticas y experimentales¹³⁴. Por un lado, la investigación biofísica del desarrollo ha recuperado las técnicas clásicas de la embriología experimental para perturbar la morfogénesis; el cultivo de tejidos *in vitro*, los experimentos de escisión y trasplante de tejidos o la alteración de las condiciones ambientales del desarrollo ofrecen valiosa información sobre las capacidades generativas de un sistema ontogenético al producir morfologías alternativas con un fondo genético constante. Por otro lado, desde los años setenta, los modelos formulados matemáticamente han adquirido un progresivo protagonismo en biología del desarrollo, no sólo para cuantificar la microdinámica de las redes genéticas regulatorias, sino también para formalizar la dinámica de las interacciones celulares y tisulares con el fin de predecir si se formará un patrón estable. Como apuntábamos arriba, creemos que gran parte de los fracasos de la embriología experimental de principios de siglo puede atribuirse a la ausencia de herramientas matemáticas apropiadas para modelar los procesos generativos¹³⁵. La articulación entre el programa teórico y el programa experimental en la biofísica del desarrollo contemporánea demuestra un potencial explicativo muy superior al de la genética del desarrollo.

La fuerza explicativa del programa morfogenético reside en su capacidad para predecir el rango de morfologías que pueden generar los mecanismos ontogenéticos. En general, en los sistemas dinámicos el determinismo no se concibe como “alguna clase de unicidad en las soluciones”, sino como “cualquier tipo de ligaduras que operan sobre el conjunto de las evoluciones virtuales”¹³⁶. Desde esta perspectiva, la causalidad puede inferirse comprobando cómo un mecanismo ontogenético predice las ‘propiedades variacionales’, es decir, el rango de resultados morfológicos que pueden generar¹³⁷. Los mecanismos morfodinámicos generan más variación fenotípica por menos variación molecular que los morfoestáticos, pues, dado que el resultado ontogenético depende del fenotipo intermedio, implican una relación más compleja entre

¹³³ Véase, por ejemplo, E. Mayr, “Footnotes on the Philosophy of Biology,” *Philosophy of Science* (1969): 197-202.

¹³⁴ G. B. Müller, “Six Memos for Evo-Devo,” en *From embryology to evo-devo*, ed. J. Maienschein y M. D. Laubichler (Cambridge: MIT Press, 2006).

¹³⁵ Driesch, por ejemplo, trató de describir matemáticamente los patrones de crecimiento coloniales de los hidrozooos, pero tuvo que admitir que las matemáticas de su tiempo eran simplemente insuficientes para llevar a cabo esta tarea. Hoy, como imagina Gilbert (“Selective history induction”), estaría fascinado con los análisis fractales del desarrollo en corales y otros animales.

¹³⁶ R. Thom, “Determinismo e innovación,” en *Proceso al azar*, ed. J. Wagensberg (Tusquets, 1986), Coloquio, 72.

¹³⁷ Salazar-Ciudad, Jernvall, y Newman, “Mechanisms of pattern formation in development and evolution.”

genotipo y fenotipo. Así, cambios pequeños en el crecimiento y la orientación relativa de los territorios celulares pueden alterar la inducción de nuevos territorios; por su parte, los mecanismos morfoestáticos requerirían grandes cambios en la inducción para producir un cambio comparable.

4. CONCLUSIONES

El problema de la relación causal entre genotipo y fenotipo no depende tanto del papel relativo atribuido a los genes respecto a otros ‘factores’ ontogenéticos como de los distintos conceptos de causalidad ontogenética que se manejan en biología del desarrollo:

- La concepción *atomicista* atribuye la causalidad a partículas o factores determinantes de rasgos morfológicos o efectos fenotípicos, ignorando los procesos generativos. Esta concepción de la causalidad subyace al marco explicativo de los defensores de los factores determinantes del desarrollo, ya sean citoplasmáticos o ambientales. Si bien la concepción de la causalidad ontogenética en términos de activación genética diferencial permite tender un puente entre los factores genéticos y los rasgos morfológicos, con la genética del desarrollo el reduccionismo se impone en su doble dimensión espacial y temporal: por un lado, los procesos ontogenéticos se identifican con la microdinámica de los circuitos o redes genéticas regulatorias; por otro, la totalidad del desarrollo se concibe como un epifenómeno de la organización molecular del cigoto.
- La perspectiva morfogenética identifica la causalidad con los *mecanismos ontogenéticos* (no los factores) que gobiernan la construcción de la forma. Las propiedades genéricas que resultan de las interacciones a escala molecular, celular y tisular no están codificadas en el genoma, sino que emergen de la dinámica del sistema ontogenético en un complejo circular: la expresión genética es causa y efecto de las interacciones celulares, la composición de la matriz extracelular y el tamaño y la forma del dominio embrionario en el que suceden estas interacciones.
- Los mecanismos de formación de patrón pueden agruparse en dos grandes categorías en función de que las células cambien o no de estado: (1) los mecanismos que gobiernan la *morfogénesis química* pueden ser autónomos, si no implican interacciones celulares, o, en su mayor parte, inductivos, mecanismos de señalización que permiten a la célula diferenciarse de acuerdo con su posición; (2) los mecanismos *morfomecánicos* incluyen todas aquellas ‘reglas de construcción’ capaces de generar patrones sin generar nuevos tipos celulares; operan tanto a la escala celular (adhesión, apoptosis...) como tisular (tensiones mecánicas).
- La investigación morfomecánica de la ontogénesis tiene implicaciones esenciales para el estatus ontológico de la forma. En los mecanismos morfomecánicos, la forma no sólo es resultado sino causa de los procesos generativos: tanto la morfología celular como la forma de los tejidos vinculan las cadenas causales ontogenéticas que afectan al fondo molecular y, por tanto, a las estructuras morfológicas emergentes.

- La fuerza explicativa del programa morfogénético reside en su capacidad para predecir el rango de morfologías que pueden generar los mecanismos ontogenéticos.

La dinámica del morfoespacio

De la genética de poblaciones a la evo-devo

Como subrayara Bateson, la postulación de la causalidad evolutiva está inextricablemente ligada a la investigación de los patrones de variación¹. En la primera parte, exploramos en detalle las distintas concepciones de la diversidad orgánica que deparan la taxonomía y la biología poblacional, dedicadas a resolver el problema de las especies, y la morfología, centrada en el problema de la unidad de plan. A lo largo de los dos primeros capítulos de esta segunda parte hemos analizado cómo la concepción lógica y morfológica de la forma dan lugar a explicaciones muy distintas de la dimensión funcional de las morfologías y del problema de la morfogénesis. Dedicamos este tercer y último capítulo a investigar cómo todas estas líneas teóricas convergen en las dos grandes aproximaciones que se disputan la comprensión causal de la evolución de la forma en la biología contemporánea: la genética de poblaciones y la biología evolutiva del desarrollo.

1. LA EVOLUCIÓN DE LAS CLASES

1.1. La dinámica poblacional

Evolution is a process of change or movement

DOBZHANSKY, 1937

La teoría darwinista suele presentarse como una revolución análoga en biología al giro copernicano y su formalización newtoniana en las ciencias físicas: desde la Grecia Clásica, las especies se concebían tan inmóviles como lo fuera la Tierra para la física aristotélica, y Darwin habría jugado el doble papel de Galileo y Newton al im-

¹ Bateson, *Materials for the study of variation*, 274-275.

primir movimiento a los taxones y descubrir en la selección natural la causa motora de su transformación.

La analogía con la revolución newtoniana no es meramente retórica; al igual que hiciera Newton con el movimiento, la concepción darwinista del cambio orgánico y la apuesta por la causalidad eficiente acabarán exorcizando a la forma y la teleología del dominio evolutivo. Con la lectura poblacional de la evolución, la concepción de la transformación de los seres vivos sufre, así, un vuelco inverso al que fundó la teoría aristotélica del cambio: si esta concibió la dinámica (orgánica e inorgánica) en términos biológicos, fundamentando toda transformación o movimiento en un sujeto invariante en el cambio (la *sustancia* en el caso de los seres vivos), la ‘revolución darwinista’ permitirá concebir la evolución análogamente a cómo la mecánica clásica había explicado el movimiento.

La inspiración en el mecanicismo newtoniano como modelo de ciencia para construir una nueva biología² que no sólo describiese sino explicase las semejanzas y diferencias entre los organismos fue común a los transformismos lamarckiano y darwinista³. Ahora bien: la apuesta de Darwin por la filosofía de la ciencia frente a la filosofía de la naturaleza se revelará esencial para la conversión del cambio orgánico en movimiento y, en consecuencia, para la desaparición de la forma de la teoría evolucionista: si para Lamarck la conquista de una teoría de la naturaleza orgánica requería una filosofía de la naturaleza radicalmente mecanicista⁴, el *Origen* se inspira en la filosofía de la ciencia recomendada por el neokantismo anglosajón, donde lo que interesa es el modo en el que la ciencia ha de estudiar la naturaleza al margen de sus esencias⁵. En particular, la recomendación neokantiana de transformar la descripción de la naturaleza en una historia de la naturaleza que elimine el concepto de organismo del marco explicativo será fundamental para abordar el problema de la evolución desde la perspectiva de la mecánica poblacional.

Como es bien sabido, la relectura de Malthus fue vital para la concepción darwinista del cambio biológico en términos de dinámica poblacional⁶. Retrospectivamente, el crecimiento geométrico⁷ aparece como una ley fundamental de la dinámica po-

² Es en este contexto en el que Lamarck acuña en 1802 el término ‘biología’ para designar la ciencia que habrá de perseguir las leyes fundamentales de la vida y distinguirla, así, de la historia natural, que se limita a la recopilación de hechos y datos.

³ Sobre la configuración del “darwinismo newtoniano” véase D. J. Depew y B. H. Weber, *Darwinism evolving* (MIT Press, 1995).

⁴ Lamarck, *PZ*, 69-70.

⁵ Cfr. M. Ruse, “Darwin's debt to philosophy: an examination of the influence of the philosophical ideas of John FW Herschel and William Whewell on the development of Charles Darwin's theory of evolution.” *Studies in History and Philosophy of Science* 6, n.º. 2 (1975): 159-81.

⁶ R. M. Young, “Malthus and the evolutionists: the common context of biological and social theory,” *Past & Present* 43, n.º. 1 (1969): 109-145.

⁷ Según el principio poblacional establecido por Malthus para afrontar el problema de la demografía humana, las poblaciones crecen geométricamente mientras el suministro de comida sólo puede hacerlo aritméticamente. T. Malthus, *An essay on the principle of population* (Harmondsworth: Penguin Classics, 1798).

blacional, desempeñando un papel similar al de la primera ley de Newton en física, una ‘ley ecológica de la inercia’ que describe el comportamiento del sistema en ausencia de perturbaciones⁸: el estado predefinido de una población no es el reposo (una población constante), sino el movimiento (el crecimiento o declive exponencial); cuando esto no sucede, puede inferirse que una fuerza ambiental externa (biótica o abiótica) está alterando las tasas de natalidad y/o mortalidad. En la biología evolutiva contemporánea, la ley poblacional por excelencia que da cuenta de la relación entre el equilibrio de las poblaciones y su transformación por selección natural se formula en el marco de la genética de poblaciones: según el principio de Hardy-Weinberg, la composición genética de una población permanece en equilibrio mientras no se produzca ninguna mutación ni actúe la selección natural ni ningún otro factor externo⁹.

La eliminación de las esencias y la introducción de la perspectiva poblacional permite explicar mecánicamente la evolución de las especies mediante la ‘externalización’ de la fuerza evolutiva: así como en la física moderna lo que define la fisicalidad de un hecho no es la realidad misma de los cuerpos sino su sometimiento a leyes universales¹⁰, lo que demarca a los seres vivos de los inertes es su sujeción a una ley exclusiva: como la fuerza gravitatoria sobre la totalidad de los cuerpos, la presión selectiva actúa constantemente sobre los organismos, independientemente de sus esencias; al igual que el movimiento, la evolución deja de atribuirse a una forma o fuerza immanente para convertirse en resultado de una fuerza externa: la selección natural.

1.2. La eliminación de la morfogénesis

toda variación es en última instancia cuantitativa, consistente en el aumento o disminución de las partículas vivas o de sus constituyentes, las moléculas

WEISMANN, 1904

Una de las grandes claves del poder explicativo de la teoría de la selección natural y —como veremos en la próxima sección— de su insuficiencia, reside en la eliminación del problema de la generación y la reproducción de la forma. La selección natural se plantea como una teoría independiente del problema de la morfogénesis y de la herencia¹¹: si bien Darwin cree que las variaciones han de obedecer necesariamente a

⁸ L. R. Ginzburg y M. Colyvan, *Ecological Orbits: How Planets Move and Populations Grow* (Oxford University Press, USA, 2004).

⁹ E. Sober, “Equilibrium explanation,” *Philosophical Studies* 43, n.º. 2 (1983): 201–210.

¹⁰ G. R. de Echandía, “Introducción,” en *Física* (Madrid: Gredos, 1998), 22-23.

¹¹ Y también—queremos apuntar—del problema del origen primero de las formas. La teoría de la selección natural permite separar el mecanismo evolutivo del enigma del origen de la vida, como había recomendado Kant y seguiría haciéndolo la filosofía neokantiana. De ahí que Darwin no admitiese que la falta de explicación del origen fuese una objeción a su teoría (*Origen*, 191); al contra-

causas mecánicas o eficientes¹² (entre las que admite la ley del uso y el desuso, las condiciones de vida y la variación correlativa asociada al desarrollo) y que la variabilidad ha de estar ligada, de algún modo, a la herencia, la selección natural sólo necesita disponer de una variabilidad abundante, independientemente de su origen¹³. La fuerza formativa que dirige el proceso evolutivo no se atribuye, por tanto, a los organismos sino a la selección natural.

Ahora bien: la externalización ecológica del cambio requería, a su vez, una reconceptuación radical de la *variación*: si quería mantenerse el carácter externo de la fuerza transformadora, la variación modelada por la selección había de ser *isotrópica* (es decir, equiprobable en cualquier dirección) y *gradual*, pues si los cambios evolutivos podían ser producto de variaciones teleológicas o discontinuas, la creatividad residiría en la variación misma¹⁴.

Al igual que la mecánica newtoniana se fundó en la ‘especialización’ del tiempo, un análisis del continuo que permitió el seguimiento de las relaciones causales entre los fenómenos, si querían convertirse en objeto científico, las dinámicas geológica y biológica debían regirse por leyes que actuaran en un tiempo homogéneo¹⁵; si se admitía el gradualismo geológico de Charles Lyell (1797-1875) y se consideraba que las variaciones individuales respondían a cambios ambientales, el cambio específico (resultado del efecto acumulado de variaciones minúsculas) había de ser también muy lento. En palabras de Darwin:

Puesto que la selección natural actúa solamente por acumulación de variaciones favorables, pequeñas y sucesivas, no puede producir modificaciones grandes o súbitas; sólo puede obrar a pasos cortos y lentos¹⁶.

rio, la *epojé* del origen actuaba como una premisa necesaria del “largo argumento” del *Origen de las especies*: partiendo de la existencia de un número reducido de formas sobre cuya génesis no es necesario posicionarse (*Ibid.*, 490), la legalidad natural (la selección natural, en este caso) puede empezar a operar.

¹² Darwin, *Origen*, 31, 263, 563.

¹³ Mayr, *Una larga controversia*, 95.

¹⁴ Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución*, 171.

¹⁵ González Recio, *Teorías de la vida*.

¹⁶ Darwin, *Origen*.

Independientemente del mecanismo generador de las variaciones, la modificación de las especies había, por tanto, de estar basada en una variación continua. En este contexto ha de comprenderse la polémica entre gradualistas y saltacionistas que había mantenido en tensión a la biología evolucionista desde la publicación del *Origen* y que volvió a desatarse con el redescubrimiento del trabajo de Gregor Mendel (1822-1884)¹⁷. Cuando los primeros genetistas localizaron en las ‘mutaciones’ el mecanismo responsable de la variabilidad, la teoría de la selección natural pareció tambalearse: según el nuevo saltacionismo, si bien la selección podía actuar sobre variaciones menores, existía una constrictión intraespecífica que sólo podían superar las macromutaciones que—heredadas conforme a la lógica mendeliana—serían un mecanismo de especiación suficiente.

A lo largo de las décadas de 1920 y 1930, la genética de poblaciones logró resolver el conflicto entre el gradualismo darwinista y la teoría particulada de la herencia, integrando los métodos estadísticos de la biometría y los resultados experimentales de la genética mendeliana en la investigación de la dinámica de las frecuencias genéticas en las poblaciones biológicas. Como demostrara Fisher, la teoría particulada de la herencia era suficiente para mantener el gradualismo darwinista sin necesidad de apelar a fuerzas añadidas¹⁸; al igual que en la teoría cinética de los gases, donde los efectos a gran escala se producen por la suma de una miríada de actos individuales que sólo pueden estudiarse por su efecto estadístico en el todo, la acumulación y recombinación de mutaciones minúsculas mantenidas por herencia y filtradas por la selección natural es capaz de producir una variación fenotípica continua. En el nuevo marco de la genética poblacional, la evolución podía redefinirse como el resultado de cambios en las frecuencias génicas en las poblaciones¹⁹ y la selección natural como la reproducción diferencial no aleatoria de los genotipos.

Desde nuestra perspectiva, la cuestión central para explicar el sacrificio definitivo de la forma en el marco de la genética de poblaciones no reside en el triunfo genérico del gradualismo, sino en la imposición de la visión ‘atomicista’ de la evolución. Como ha reconocido Gayon²⁰, la reformulación ‘particulada’ de la selección articulada por la teoría genética fortalecía las tendencias atomicistas que ya eran perceptibles en la filosofía darwinista de la evolución, a pesar de su gradualismo: Darwin concebía la selección como el mecanismo mediante el cual se produce la difusión y eliminación de las variaciones, no de los individuos. La exclusión de la morfología procede precisamente de sustituir el problema de la transformación de las estructuras morfológicas por el del cambio de las variaciones. Y en este punto coincidían mutacionistas y gradualistas, antes y después del redescubrimiento de Mendel. En ambos ca-

¹⁷ Cfr. J. Gayon, *Darwinism's struggle for survival: heredity and the hypothesis of natural selection* (Cambridge University Press, 1998), lib. 2.

¹⁸ R. A. Fisher, *The genetical theory of natural selection* (The Clarendon Press, 1930).

¹⁹ Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*.

²⁰ Gayon, *Darwinism's struggle for survival*, 308.

sos, la concepción atomista de la causalidad permitió que la cuestión de la herencia se desligara del problema del desarrollo²¹.

Junto a la concepción de causalidad genética institucionalizada por la teoría cromosómica, la teoría de la herencia de Weismann sentó los fundamentos sobre los que se erigiría el célebre ‘dogma central’ de la biología molecular. Según la hipótesis de la línea germinal, las células somáticas sólo contienen la información para formar ciertos tejidos, mientras las células germinales están destinadas a fabricar nuevos organismos mezclando la información heredada de los progenitores; la separación entre ambos linajes celulares sucede en un estadio tan temprano de la ontogenia que las células sexuales quedan blindadas a toda influencia externa, impidiendo la herencia de caracteres adquiridos. Si bien la teoría weismanniana de la herencia todavía incluye el desarrollo²², la asimetría entre genotipo (plasma germinal) y fenotipo (soma) puede considerarse pionera de la ruptura con la concepción epigenética de la herencia que se impondría con la biología molecular. De hecho, el concepto particulado de herencia encajaba perfectamente con la concepción de la causalidad ontogenética en términos de partículas determinantes que examinamos en el capítulo anterior. No en vano, la teoría del plasma germinal se articuló expresamente con la teoría de la selección natural; según Weismann, la supervivencia de las células germinales depende de cómo los cuerpos en los que anidan se desenvuelven en la lucha por la existencia, de modo que la adaptación resulta del cambio en la proporción de las células germinales en las poblaciones. Si bien—como vimos en el capítulo anterior—la teoría weismanniana del desarrollo se demostró errónea, el atomocismo continúa dominando la perspectiva darwinista de la generación de la forma²³.

Las profundas transformaciones sufridas por el concepto de herencia desde la publicación del *Origen*²⁴ acabaron por provocar la separación entre herencia y desarrollo y, en consecuencia, entre ontogenia y filogenia. Con el nuevo siglo, la perspectiva estructuralista, que interpretó la transmisión de los caracteres en términos de partículas hereditarias (como las ‘gémulas’ de la teoría de la pangénesis) se impuso a la concepción de la herencia como una fuerza de intensidad variable hasta acabar imponiéndose con la genética mendeliana, la teoría cromosómica y la genética molecular.

La eliminación de la concepción ontogenética de la herencia permitió articular el vínculo entre el darwinismo y la genética mendeliana²⁵. La genética de poblaciones concibe la herencia como una relación intergeneracional entre rasgos fenotípicos mediada por una entidad hipotética llamada ‘gen’, un concepto operacional requerido

²¹ P. J. Bowler, “Variation from Darwin to the modern synthesis,” en *Variation*, ed. B. K. Hall y B. Hallgrímsson, 2005, 9-27.

²² Griesemer, “The informational gene and the substantial body.”; Gould, *La estructura de la teoría de la evolución*, 552-557.

²³ Rieppel, “Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes.”

²⁴ J. Gayon, “From measurement to organization: A philosophical scheme for the history of the concept of heredity,” *The concept of the gene in development and evolution: Historical and epistemological perspectives* (2000): 69-90.

²⁵ P. J. Bowler, *The Non-Darwinian Revolution* (Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1988); Bowler, “Variation from Darwin to the modern synthesis.”

para el éxito de las predicciones. A pesar del desconocimiento de su naturaleza físico-química y fisiológica, el ‘gen’ se interpretó como el factor responsable de un rasgo fenotípico a lo largo de generaciones de organismos en experimentos de cría, una unidad diferenciada que aparece en una especie en diferentes variantes o alelos.

La concepción de los genes como ‘marcadores de diferencias’ permitió formalizar la ruptura entre la biología evolucionista y la embriología, cuya amalgama—argumentó Morgan—se había debido a la confusión de sus problemas de estudio: la *genética de transmisión* se ocupaba de explicar la transmisión de los genes que determinan los rasgos hereditarios; la *genética del desarrollo* de su expresión:

La teoría del gen [...] no dice nada en relación al modo en el que los genes están conectados con el producto final o carácter [...] la distribución de los caracteres en sucesivas generaciones puede explicarse, en el presente, sin hacer referencia al modo en el que el gen afecta los procesos de desarrollo²⁶.

Como más tarde denunciara Viktor Hamburger (1900-2001)²⁷, la reducción de la explicación de la evolución a la mutación y la selección de genes permitió a la Síntesis Moderna eliminar la perspectiva embriológica de la teoría evolucionista por innecesaria. De ahí que Mayr advirtiese que todo aquel que utilizase los descubrimientos de la ontogenia de un individuo para extrapolarlo al ‘tipo’ evolutivo demostraba una absoluta incompreensión de la evolución^{28 29}: la selección natural es la responsable del ensamblaje de los programas genéticos; la decodificación de los mismos durante el desarrollo es irrelevante para el proceso evolutivo.

Griesemer³⁰ ha explorado las consecuencias de la generalización de la teoría evolutiva por abstracción de la materia: al concebir el gen como una unidad abstracta o ‘informacional’ instanciada en todas las copias e igualar la reproducción a la replicación (una relación de copia entre dos objetos donde se ignora el mecanismo que la genera), la materialidad biológica se sustrae de la conexión intergeneracional. El reduccionismo genético se deriva de esta estrategia de abstracción, pues lo que importa desde la perspectiva evolutiva no es la composición material de una entidad, sino si esta puede o no funcionar en el proceso evolutivo.

²⁶ T. H. Morgan, *The theory of the gene*, s.d., 26.

²⁷ V. Hamburger, “Embryology and the modern synthesis in evolutionary theory,” en *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*, ed. E. Mayr y W. B. Provine, 1980, 97-112; G. Gottlieb, *Individual development and evolution* (Lawrence Erlbaum Associates, 2001); Amundson, *The Changing Role of the Embryo*.

²⁸ Mayr, “Darwin and the evolutionary theory in biology,” 8.

²⁹ La distinción entre causas próximas y últimas se acuñó para salvar el enfoque naturalista en un momento en que la biología molecular, guiada por un reduccionismo fisicalista, estaba invadiendo el terreno explicativo de la biología evolutiva, lo que hacía necesario clarificar los conceptos y métodos de las ciencias naturales históricas y defender la autonomía de la biología. Cfr. C. Chung, “On the origin of the typological/population distinction in Ernst Mayr's changing views of species, 1942-1959,” *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 34, n.º. 2 (2003): 277-296.

³⁰ Griesemer, “The informational gene and the substantial body.”

Al considerarse el azar mutacional como fuente de la diversidad orgánica y eliminarse del marco explicativo las relaciones internas entre las partes, las especies se consideran—en palabras de Fisher—“provistas de variación heredable abundante, preparadas de antemano para sufrir cambios en todas las direcciones”³¹. Toda forma es, en principio, posible, limitada sólo por constricciones funcionales, a saber: “siempre el medio debe ofrecer algunas oportunidades y los organismos deben tener la posibilidad de aprovecharlas”³². De este modo, la evolución puede interpretarse como una exploración aleatoria del espacio de secuencias genéticas donde la selección asume el rol de ‘filtro’ funcional externo. Al establecer un vínculo lineal entre genes y efectos fenotípicos, la biología molecular permite concebir al organismo como un sistema simple y descomponible, a la manera de un autómatas cartesiano, en el que toda la responsabilidad causal en el diseño de sus partes recae en un agente externo: la selección natural³³. Los organismos se convierten, así, en colecciones de rasgos óptimamente diseñados que varían aleatoriamente a lo largo del tiempo evolutivo³⁴. Incluso la integración orgánica, uno de los grandes *explananda* de la morfología, logra traducirse al lenguaje atomicista de la genética de poblaciones: las correlaciones morfológicas se convierten en asociaciones estadísticas (‘covarianza’) entre rasgos fenotípicos heredables, asumiéndose que cuando dos rasgos tienen una alta correlación genética (es decir, cuando se heredan conjuntamente), la selección de uno conducirá a la del otro.

La transformación de la variación en variación molecular y el protagonismo de la selección permiten formalizar la evolución como un ‘proceso algorítmico’, en el sentido de que los algoritmos son reglas abstractas de cálculo que no se refieren a ningún contenido particular³⁵: la evolución se comporta como un programador informático que varía aleatoriamente el código y selecciona las variantes en función de su aptitud. La genética de poblaciones se convierte, así, en una pura ‘cinemática formal’, que abstrae las cualidades de los objetos sujetos al cambio y describe su ritmo de evolución bajo ciertas condiciones³⁶.

Como ha advertido Francesca Merlin³⁷, la formulación sintética del carácter espontáneo, accidental o azaroso de la variación no se formula en términos estrictamente matemáticos, siendo sinónimo de “igualmente probable” e independiente, tanto estadística como causalmente; la variación siempre es aleatoria en relación a su

³¹ R. A. Fisher, “Natural selection from the genetical standpoint,” *Australian Journal of Science* 22 (1959): 16–17.

³² Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, 77

³³ T. García Azkonobieta, “Evolución, desarrollo y (auto) organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo” (San Sebastián, 2005).

³⁴ Gould y Lewontin, “The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm”; Webster y Goodwin, *Form and transformation*.

³⁵ S. J. Gould, “Darwinian fundamentalism,” *New York Review of Books* 44 (1997): 34–37.

³⁶ Gayon, “La marginalisation de la forme dans la biologie de l'évolution,” 143.

³⁷ F. Merlin, “Evolutionary Chance Mutation: A Defense of the Modern Synthesis' Consensus View,” *Info: Ann Arbor, MI: MPublishing, University of Michigan Library* 2 (2010).

valor adaptativo para el organismo, de modo que la aleatoriedad de una mutación se define en términos evolutivos. Sin embargo, es precisamente aquí donde reside el problema desde la perspectiva de la morfología: al convertirse la lógica adaptativa en el único *explanandum* de la biología evolutiva, la lógica del morfoespacio se ignora y, con ella—como veremos en la próxima sección—las causas que la gobiernan.

La desaparición de la forma del marco teórico darwinista sólo puede comprenderse teniendo en cuenta las distintas concepciones de la fenomenología orgánica y de las causas que la gobiernan. En la primera parte comprobamos cómo la concepción de la forma que subyace al *Origen* y que se explicita y exagera en la Síntesis Moderna hasta hacerla desaparecer no es consecuencia necesaria del evolucionismo sino del marco lógico en el que se inserta el gran desafío teórico de la taxonomía y la sistemática: el problema de las especies. En este sentido, la revolución lógica del darwinismo consiste en transformar la relación taxonómica entre clases de individuos (concebidos, a su vez, como conjuntos de rasgos) en una relación dinámica a través de la introducción de la variación de los rasgos y la selección de los más aptos. A lo largo de esta sección hemos explorado cómo la aplicación de la perspectiva poblacional al problema de la adaptación ecológica³⁸ y la sustitución del problema de la morfogénesis por la cuestión de la variación posibilita la externalización de las causas rectoras del cambio orgánico. Como comprobaremos a continuación, la reacción de las disciplinas morfológicas a la caracterización darwinista del proceso evolutivo vino tanto del frente descriptivo como del explicativo. A partir de finales de los setenta, la ‘rebelión morfológica’ y la ‘rebelión mecanicista’ comenzaron a confluir en la emergencia de una nueva disciplina que más tarde recibiría el nombre de biología evolutiva del desarrollo (evo-devo).

2. LA LÓGICA DEL MORFOESPACIO Y LA INSUFICIENCIA DEL NEODARWINISMO

¿Por qué los animales adoptan unas formas y no otras? ¿Por qué [...] todos los vertebrados terrestres son ‘tetrápodos’ (salvo pérdida secundaria de los miembros, como en las serpientes) y ninguno tiene seis, ocho o muchos miembros? ¿Por qué ocurre justo lo contrario en los artrópodos terrestres? En general, ¿por qué ciertas áreas del morfoespacio pluricelular están densamente pobladas [...] mientras que otras áreas, que aparentemente caracterizan diseños viables, no están ocupadas por ningún animal vivo o extinto?

ARTHUR & FARROW, 1999

³⁸ Mayr, *Una larga controversia*, 90-97.

Como advertimos en la primera parte, una de las grandes claves para interpretar la incompreensión sintética de la morfología radica en que la explicación de la forma no se reconoce como objetivo. En la Síntesis Moderna, los patrones que constituyen el *explananda* de la teoría evolutiva se identifican con el árbol filogenético y los procesos evolutivos (el *explanandum*) con la variación genética y la selección natural³⁹. Según este esquema, las disciplinas morfológicas (la paleontología, la anatomía y la embriología comparadas) han de subordinarse al registro sistemático de la historia filogenética, mientras que la investigación de los mecanismos evolutivos le corresponde a la ecología y la genética de poblaciones, ajenas a los intereses teóricos de la morfología. Asociados al fantasma del tipologismo, la lógica neodarwinista trató de digerir los problemas morfológicos convirtiéndolos en fenómenos sistemáticos y adaptativos: por un lado, como vimos en la primera parte, el interés taxonómico por las diferencias interespecíficas y la caracterización de los patrones evolutivos como patrones de cambio gradual ignora el carácter discreto del morfoespacio; por otro, como comprobamos al abordar el adaptacionismo darwinista, los fenómenos morfológicos se traducen al lenguaje adaptativo. Sin embargo, los problemas de los que clásicamente se había ocupado la morfología se rebelaron contra la explicación darwinista. Las disciplinas morfológicas negaron entonces que los patrones estructurales (los cambios rápidos de forma en el registro fósil, los rasgos no adaptativos, las homologías y los planes corporales, las novedades evolutivas⁴⁰...) fueran los esperados por el modelo darwinista y que, por tanto, pudieran explicarse en el lenguaje de la genética de poblaciones.

Hasta los años treinta, el programa genético se basó en experimentos mendelianos de cruce, pues para descubrir la base genética de un rasgo, sus portadores debían cumplir dos requisitos: variar en la posesión del carácter y poder cruzarse. Como ha reconocido Amundson⁴¹, ambas limitaciones metodológicas impedían a la genética de poblaciones enfrentarse a los grandes problemas de la morfología: las homologías y las novedades morfológicas.

Las homologías

La genética de poblaciones es incapaz de investigar las identidades entre largos segmentos del árbol taxonómico: al igual que la selección natural no puede actuar sobre rasgos que no varían, la genética de poblaciones no puede estudiar aquellos caracteres que sean fijos. Aunque incapaz de modelar la identidad morfológica en el lenguaje de la genética poblacional, la Síntesis Moderna la explica en términos de herencia genética y selección natural: las homologías (homogenias) se explican como rasgos heredados genéticamente y mantenidos por la selección estabilizadora, mien-

³⁹ W. Arthur, "The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms," *Evolution & Development* 2, n.º. 1 (2000): 49-57.

⁴⁰ Müller, "Six Memos for Evo-Devo."

⁴¹ Amundson, *The Changing Role of the Embryo*.

tras que las convergencias morfológicas se atribuyen a procesos evolutivos independientes guiados por convergencia adaptativa en entornos ambientales similares. Sin embargo, la lógica de la herencia y la convergencia adaptativa se demuestra incapaz de explicar dos grandes fenómenos:

– En primer lugar, la comparación sistemática de los resultados arrojados por la genética y la morfología reveló una profunda asimetría genotipo-fenotipo, es decir, la ausencia de una estricta correlación entre eventos moleculares y fenómenos morfológicos⁴²: como veremos en detalle más adelante, genotipos idénticos pueden dar lugar a fenotipos distintos (polifenismos), y a la inversa.

– En segundo lugar, la investigación de los patrones de variación intraespecífica reveló fenómenos morfológicos inexplicables bajo la lógica darwinista. Las convergencias morfológicas identificadas en poblaciones de la misma especie no relacionadas filogenéticamente⁴³ y ligadas, en muchos casos, a necesidades adaptativas distintas⁴⁴ no podían explicarse ni por herencia ni por convergencia adaptativa. Es el caso de las variaciones estructurales del patrón osteológico del autopodo en salamandras neotropicales pertenecientes a distintas poblaciones.

La lógica de los monstruos, seres disfuncionales por excelencia cuya recurrencia no puede atribuirse a la selección natural, se ha revelado especialmente atractiva para el estudio de las propiedades generativas de los sistemas ontogenéticos: por un lado, la embriología experimental demuestra que el tratamiento con teratógenos provoca un conjunto discreto de fenotipos, no un espectro continuo; por otro, las desviaciones del desarrollo normal suelen resultar en formas letales o menos adaptadas; si atendieran a la lógica adaptativa, la selección natural debería prevenir su aparición. En definitiva: como vimos al retratar la caracterización del morfoespacio, la investigación de la variación a escala fenotípica depara un panorama muy distinto al que imagina la concepción molecular y adaptativa de la variación: la variación morfológica no es ni aleatoria ni continua.

Las novedades evolutivas

⁴² S. P. Rachootin y K. S. Thomson, “Epigenetics, paleontology, and evolution,” *Evolution today* 2 (1981): 181–193; P. Alberch y E. A. Gale, “A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibians,” *Evolution* 39, n.º. 1 (1985): 8–23; M. W. Ho y P. T. Saunders, *Beyond neo-Darwinism: An introduction to the new evolutionary paradigm* (Academic Press, 1984).

⁴³ P. Alberch, “Morphological variation in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*,” *Evolution* 37, n.º. 5 (1983): 906–919.

⁴⁴ P. Alberch, “Convergence and parallelism in foot morphology in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. I. Function,” *Evolution* (1981): 84–100.

Desde la publicación del *Origen*, el carácter discontinuo de la variación morfológica se arguyó como una de las evidencias más poderosas de la insuficiencia de la lógica selectiva. Como vimos arriba, la teoría sintética explica las novedades evolutivas como resultado de la variación gradual de un rasgo que, al permitir desempeñar una función distinta, es seleccionado. Sin embargo, el argumento del cambio de función deja sin resolver el problema del propio origen del rasgo:

– En primer lugar, incluso limitándonos a las innovaciones que se derivan de un rasgo ancestral (*innovaciones cuantitativas*), la esterilidad de los cruces impide a la genética de poblaciones explicar aquellos caracteres que sólo varían entre especies o entre taxones superiores⁴⁵.

– En segundo lugar, el adaptacionismo resulta insuficiente para comprender el origen de muchos rasgos a los que no puede atribírseles ninguna aptitud. En los años ochenta, los rasgos no adaptativos constituyen una de las líneas argumentativas más poderosas contra el ‘panselccionismo’ en el que acabó derivando la Síntesis Moderna. Como Gould y Elisabeth Vrba (1942) pusieron de manifiesto, contingencias históricas muy diversas podrían haberles conferido funciones variadas convirtiéndolos en *exaptaciones*⁴⁶, pero las causas de su origen han de residir en otro lugar. El paleontólogo Adolf Seilacher (1925)⁴⁷ fue uno de los primeros autores post-sintéticos en contraponer las ‘necesidades’ del desarrollo al adaptacionismo darwinista: las constricciones ‘arquitectónicas’ son rasgos que en su origen no fueron adaptaciones, sino consecuencias necesarias de los ‘materiales de construcción’ que intervienen en la ‘fabricación’ de los organismos; la arquitectura divaricada que sucede en todos los grupos de moluscos y brachiópodos, por ejemplo, aparece durante el desarrollo debido a cierto patrón de inhomogeneidad en el manto en crecimiento.

– Por último, a la hora de explicar las *innovaciones cualitativas*, la genética de poblaciones se demuestra impotente, dado que el carácter que dará lugar a una novedad ha de estar sujeto a variación cuantitativa y modificación adaptativa y, por lo tanto, ha de existir previamente: la selección no puede actuar sobre rasgos que no existen y, por tanto, es incapaz de causar directamente la novedad⁴⁸. A pesar de la insistencia neodarwinista en interpretar toda explicación saltacionista como un residuo del pensamiento tipológico⁴⁹, los resultados arrojados por la paleontología planteaban serias dudas sobre la capacidad de los mecanismos microevolutivos (a saber, el valor adaptativo diferencial de los genotipos) para explicar el origen de las novedades morfoló-

⁴⁵ Amundson, *The Changing Role of the Embryo*, 182.

⁴⁶ El término ‘exaptación’ hace referencia a la utilidad (*aptus*) de un rasgo como consecuencia (*ex*) de su forma: las exaptaciones pueden deberse al uso tanto de caracteres originados por razones adaptativas diferentes como de rasgos originariamente no adaptativos. Cfr. S. J Gould y E. S Vrba, “Exaptation—a missing term in the science of form,” *Paleobiology* 8, n.º. 1 (1982): 4–15.

⁴⁷ A. Seilacher, “Divaricate patterns in pelecypod shells,” *Lethaia* 5, n.º. 3 (1972): 325–343.

⁴⁸ George Jackson Mivart (*On the Genesis of Species* (London: R. Clay Sons and Taylor Printers, 1871).) llamó a este problema la ‘paradoja de la selección’.

⁴⁹ E. Mayr, “The emergence of evolutionary novelties,” *Evolution after Darwin, The University of Chicago Centennial* 1 (1960): 357.

gicas. Como señalara Goldschmidt, la aparición del pelo de los mamíferos, las plumas de los pájaros, la segmentación de artrópodos y vertebrados, la transformación de los arcos branquiales, los dientes, los caparzones moluscos o los ojos compuestos⁵⁰ resultaban difícilmente atribuibles a la acumulación y selección de mutaciones minúsculas.

La ‘explosión morfológica’ del Cámbrico es una de las evidencias paleontológicas más desafiantes para la explicación gradualista y adaptacionista del origen de la forma: por un lado, a pesar de que la biología molecular cuestionó en cierto momento el carácter puntuado de las innovaciones morfológicas del Cámbrico, las últimas técnicas de datación ha vuelto a confirmar la visión paleontológica; por otro, las explicaciones ambientales de la aparición de los planes corporales animales dejan sin resolver el problema del propio origen de la variación: los cambios ambientales ofrecieron probablemente la plataforma que aumentó la posibilidad de éxito de las innovaciones ontogenéticas, pero no pueden explicar el origen de las formas. En general—como reconoce Erwin, la comprensión de las novedades evolutivas exige distinguir el origen de las nuevas estructuras de su éxito o fracaso en el entorno ecológico⁵¹.

El darwinismo, en definitiva, se demuestra incapaz de abordar el problema del origen de la forma, desde el origen de los planes corporales, pasando por las grandes innovaciones morfológicas hasta la variación cualitativa de partes ya existentes⁵². Desde principios del siglo XX, morfólogos y embriólogos⁵³ insistieron en la necesidad de distinguir entre el origen y la fijación de la variación morfológica. En palabras de Bateson:

Los fenómenos de la Variación y el origen de una variedad deben ser estudiados en primer lugar, mientras que la cuestión de la perpetuación de la variación constituye propiamente un tema distinto⁵⁴.

La distinción entre el origen y la perpetuación de la forma se ha convertido en un argumento recurrente entre los biólogos evolutivos del desarrollo: la selección natural no puede crear nuevas variantes; sólo retener o fijar, expandir o eliminar las que ya estén presentes en la población⁵⁵.

⁵⁰ Goldschmidt, *The material basis of evolution*. Cit. en Gilbert, Opitz, and Raff, “Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology”

⁵¹ D.H. Erwin, “The origin of animal body plans,” en *Evolving Form and Function. Fossils and Development: Proceedings of a symposium honoring Adolf Seilacher for his contributions to paleontology, in celebration of his 80th Birthday*, ed. E. G. Briggs (Peabody Museum of Natural History, 2005), 67-80.

⁵² En este sentido disintimos de Müller, quien recientemente ha defendido que los mecanismos clásicos (variación-selección) son suficientes para explicar las novedades cuantitativas. Cfr. Müller, “Epigenetic Innovation.”

⁵³ En la misma línea, Ritter advierte de que “la hipótesis de la selección natural no pretende explicar el origen de las variaciones, sino que las asume.” (Ritter, *The unity of the organism or the organismal conception of life*, 41.)

⁵⁴ Bateson, *Materials for the study of variation*, 76.

⁵⁵ Arthur, “The concept of developmental reprogramming.”

En definitiva: la genética de poblaciones deja fuera del ámbito de lo explicable precisamente aquellos problemas de los que se ocupa la morfología. Sin embargo— como advertiera Alberch, la selección natural opera a escala fenotípica y no puede asumirse que las propiedades de la variación genética puedan extrapolarse a escala fenotípica⁵⁶. A partir de la década de los setenta, un número creciente de biólogos procedentes de las diversas disciplinas morfológicas volvió a denunciar la insuficiencia del adaptacionismo para dar cuenta de los resultados de la investigación morfológica y la necesidad de postular una causalidad distinta a la selectiva. Anatomistas (Riedl) paleontólogos (Seilacher⁵⁷, Gould, Eldredge, Vrba) y embriólogos (Waddington, Bonner) llegaron a la misma conclusión: muchos de los vacíos entre morfologías no pueden atribuirse al carácter no adaptativo de las formas ausentes, sino a la dificultad de su construcción ontogenética. Como señalara Riedl⁵⁸, las desviaciones del azar son orden, es decir, la estructura del morfoespacio apunta a la lógica que gobierna la construcción de las formas posibles disponibles para la selección. Las propiedades del morfoespacio revelan que las carencias explicativas del neodarwinismo se deben a su tratamiento del desarrollo como una ‘caja negra’ y la consiguiente ausencia de reglas generativas que conecten genotipo y fenotipo⁵⁹. La variación fenotípica, las convergencias morfológicas, las teratologías... la lógica del morfoespacio, en definitiva, ha de proceder del orden interno de los programas ontogenéticos.

3. LA EVOLUCIÓN DEL MORFOESPACIO: LA BIOLOGÍA EVOLUTIVA DEL DESARROLLO

*Sólo prestando más atención a la naturaleza del animal en evolución,
no tanto a la del ambiente, parece plausible que hagamos progreseemos
a mayor velocidad en nuestra comprensión de la evolución*

C. H. Waddington, 1953

En la tradición morfológica, las hipótesis en torno al origen, la reproducción y la evolución de la forma han estado profundamente asociadas a las teorías ontogenéticas. Como ya apuntábamos en el capítulo 2, tanto la embriología aristotélica como el teleomecanicismo de los morfólogos del desarrollo plantearon la cuestión de la forma en el contexto teórico delimitado por el problema de la estabilidad morfológica: las formas orgánicas son estables porque se *reproducen* mediante un proceso también estable de *generación*.

⁵⁶ Alberch, “Morphological variation in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*.”

⁵⁷ Seilacher, “Divaricate patterns in pelecypod shells.”

⁵⁸ Riedl, *Order in living organisms*.

⁵⁹ Gilbert, Opitz, y Raff, “Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology.”

En el caso de la teoría aristotélica, la vinculación entre desarrollo y reproducción se opone tanto al idealismo platónico como al mecanicismo de los presocráticos⁶⁰, que alegando que los rasgos orgánicos se forman mecánicamente durante el desarrollo⁶¹, se demuestra incapaz de explicar porqué siempre se produce el mismo tipo de organismos. La teoría aristotélica de la herencia reside en el modo en que se especifican los movimientos por los que progresivamente se diferencia la materia. Las diferencias tienen aquí la misma entidad conceptual que atribuíamos al *genos* como herramienta definitoria⁶², pero si en el plano lógico comenzáramos por las diferencias generales para luego concretarlas hasta alcanzar “lo indivisible en especie”, en la generación lo que prima es lo individual⁶³. Tanto el esperma masculino como el femenino poseen los movimientos (unos en acto, otros en potencia) susceptibles de definir las características individuales del ser que va a engendrarse. El juego de movimientos dominantes y dominados determinará el parecido del ser engendrado con la madre, el padre, los antepasados o, simplemente, con los miembros de su especie.

A lo largo de la primera mitad del XIX, las especulaciones evolucionistas ensayadas por ciertos morfólogos del desarrollo se formularon en el marco de la teleología mecanicista que había servido para explicar la ontogenia⁶⁴ ⁶⁵: la fuerza morfogenética, transmitida hereditariamente, explicaba la unidad de tipo, mientras que las variaciones morfológicas asociadas a modificaciones adaptativas se atribuyeron a la desviación de la misma fuerza, provocada por los cambios en las condiciones ambientales. Ante el advenimiento de la teoría darwinista, la mayoría de los morfólogos se negó a aceptar que la transformación de las especies pudiera explicarse sin apelar a ninguna ley inmanente. Hasta principios del siglo XX convivieron, de hecho, distintas teorías de carácter internalista para explicar la evolución (el mutacionismo, el ne-

⁶⁰ D. M. Balme, “Teleology and necessity,” en *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, ed. J. G. Lennox y A. Gotthelf, 1987, 275.

⁶¹ Empédocles defendió que muchos de los rasgos animales se producían mecánicamente durante el proceso de formación “como tener tal tipo de columna vertebral porque al estar doblada se ha llegado a fracturar”, mientras Demócrito había imaginado que el útero materno actuaba análogamente a un artesano, modelando el contorno del embrión.

⁶² Thom, “Homéomères et anhoméomères en théorie biologique d'Aristote à aujourd'hui,” 502-503.

⁶³ Cfr. *GA*, IV, 777b 17-778b5.

⁶⁴ Lenoir, *The strategy of life: teleology and mechanics in the nineteenth-century German biology*, cap. 2.

⁶⁵ Como vimos en la primera parte, Kant apuesta por construir una historia de la forma que al ordenar secuencialmente las morfologías, permita al Entendimiento establecer las leyes reproductivas que regulan los lazos de parentesco. Sin embargo, la investigación histórico-mecánica de la evolución ha de asumir la imposibilidad de conquistar el estatuto definitivo de cientificidad, pues por mucho que avance el análisis causal mostrando cómo cada eslabón de la cadena evolutiva se deriva mecánicamente del anterior, acabará topándose con una “organización primitiva” “que utilice aquel mecanismo para producir otras formas organizadas o desarrollar la suya en nuevas figuras” (*KU*, § 80). Kant consideró demasiado arriesgada esta hipótesis, pero propuso un mecanismo para la modificación de las razas conceptualmente análogo al que los morfólogos del desarrollo aplicarán a la transformación de las especies; según Kant, las razas se producen por la activación paulatina, de acuerdo con las circunstancias ambientales, de un conjunto de gérmenes y disposiciones constitutivos de una organización original transmitida a través de las generaciones.

olamarckismo y la ortogénesis), pero con el doble triunfo de la embriología experimental y la genética de poblaciones, el vínculo entre evolución y desarrollo se deshizo también desde una perspectiva causal. No obstante—como veremos a lo largo de la próxima sección, el problema de la mecánica generativa de la evolución morfológica continuó siendo una cuestión latente en embriología a lo largo de todo el siglo XX hasta convertirse, desde finales de la década de los setenta, en un desafío ineludible para la teoría sintética.

3.1. La mecánica generativa del morfoespacio

3.1.1. De la cinética a la dinámica de la forma

Si bien la crítica de la embriología experimental a la causalidad histórica defendida por la morfología evolucionista fue uno de los desencadenantes de la separación entre ontogenia y filogenia⁶⁶, ni la dicotomía entre descripción y experimento ni la separación entre la historia y la mecánica de la forma fueron tan tajantes como a menudo se presentan en historia de la biología. A pesar de que el abandono de la ley biogenética y la escisión entre embriología y genética provocó la desaparición del desarrollo del marco explicativo de la heterodoxia sintética, tanto embriólogos como anatomistas mantuvieron el vínculo entre ontogenia y filogenia a lo largo de todo el siglo XX. Ante todo, la rebelión de la mecánica del desarrollo contra la explicación exclusivamente histórica de la ontogénesis no pretendía sustituir a la morfología evolucionista; el objetivo era, más bien, abandonar la evolución para volver a ella con el nuevo conocimiento sobre los mecanismos que rigen la morfogénesis⁶⁷. La reacción general entre los nuevos embriólogos fue considerar que el análisis mecánico y el filogenético se ocupaban de objetos distintos: “la mecánica del desarrollo y la mecánica de la herencia—dice His—son hechos de distinto orden”⁶⁸. Aunque, naturalmente, los morfólogos evolucionistas y los embriólogos experimentales destacaron las virtudes de su propio método, ambas escuelas admitieron que sus respectivas explicaciones no agotaban el contenido de la causalidad⁶⁹. En muchos casos, la renuncia de los embriólogos a investigar cuestiones evolutivas no se debió a la negación de su importancia para comprender la ontogénesis, sino a las distracciones especulativas en las que se había sumido la biología evolutiva, muy alejada del tipo de ciencia analítica y experimental a la que aspiraba a convertirse la embriología⁷⁰. De hecho, en la

⁶⁶ Maienschein, “The origins of Entwicklungsmechanik.”

⁶⁷ Gilbert, *Developmental biology*, cap. 22.

⁶⁸ W. His, 1894. *Ueber mechanische Grundvorgänge thierischer Formenbildung*, Arch. Anat. Physiol. Anat. Abt., 2. Cit. en Gould, *Ontogeny and phylogeny*, 191.

⁶⁹ Cfr. Gould, *Ontogeny and phylogeny*, chap. 6 para las declaraciones de Haeckel, His, Boveri y Roux al respecto.

⁷⁰ J. Maienschein, “To Evo-Devo Through Cells, Embryos, and Morphogenesis,” en *From embryo-*

práctica, la ruptura entre la morfología evolucionista y causal fue relativa⁷¹: Jacques Loeb (1859-1924), Curt Herbst y Hans Spemann (1869-1941) interpretaron la regeneración y la homeosis en términos de atavismo y homología, y algunos embriólogos ensayaron explícitamente distintas vías de conciliación entre las visiones histórica y causal del desarrollo: para unos, la morfología descriptiva ofrecía sugerencias de “nuevas conexiones causales”⁷² que habían de ser elucidadas por la investigación experimental; otros, como Spemann, apostaron por establecer primero las leyes mecánicas, de donde se derivaría la construcción de las series morfológicas. Herman Braus (1868-1924)⁷³ incluso trató de construir una ‘morfología experimental’ que fundará de las posteriores tentativas de síntesis entre embriología y evolución. Para Braus, tanto la morfología histórica como la ‘legal’ eran formas legítimas y complementarias de ciencia que habían de contribuir a una sola imagen de la verdad histórica; la morfología había de dedicarse a resolver las inconsistencias de las descripciones arrojadas por la anatomía y la embriología comparadas mediante el establecimiento de conexiones causales en el desarrollo.

Aunque la ortodoxia de la Síntesis condenó estas tentativas al ostracismo académico, y la morfología y la embriología mecanicista siguieron trayectorias relativamente independientes, la ruptura entre la causalidad inmediata del desarrollo y la causalidad evolutiva tampoco fue absoluta; biólogos tanto ‘ortodoxos’ (Wright, G. Ledyard Stebbins (1906-2000)) como ‘heterodoxos’ (Goldschmidt, Waddington, Schmalhausen), intentaron integrar la embriología, la genética y la biología evolutiva en una nueva síntesis. Un caso ilustrativo es el de John Tyler Bonner (1929), quien, recuperando el debate que separó a los embriólogos experimentales de los morfólogos evolucionistas, trata de conjugar la causalidad ontogenética y la causalidad histórica como único modo de resolver “problema de la forma”⁷⁴.

Al margen de cómo deban conjugarse, la separación entre la historia y la mecánica de la forma establecida a finales del siglo XIX es una distinción fundamental. De hecho, la confusión entre la descripción histórica y la causalidad mecánica impregnó los orígenes de la evo-devo y todavía hoy continúa generando importantes malentendidos.

Como vimos en el capítulo 2, después de las largas décadas que mediaron la separación entre evolución y desarrollo, la reconciliación entre ontogenia y filogenia en el marco de la heterocronía que tuvo lugar a finales de los setenta se planteó en los mismos términos en los que lo hiciera la morfología evolucionista decimonónica. De hecho—como señala Arthur⁷⁵, muchos autores todavía consideran la evo-devo una

logy to evo-devo, ed. J. Maienschein y M. D. Laubichler (Cambridge: MIT Press, 2007), 109-121.

⁷¹ Schmitt, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties*, 415-437?

⁷² W. Roux [Comments]. *Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft* (Halle 1902). *Anat Anz Suppl* 22:162. Cit. en Nyhart, “Learning from history”, 9.

⁷³ H. Braus, *Vorwort. Die Morphologie als historische Wissenschaft. Experimentelle Beiträge zur Morphologie* (1906). Cfr. Nyhart, “Learning from history”.

⁷⁴ J. T. Bonner, *Morphogenesis: an essay on development* (Atheneum, 1963).

⁷⁵ Arthur, “The concept of developmental reprogramming.”

disciplina esencialmente descriptiva, dedicada al establecimiento de patrones filogenéticos.

En este contexto, Pere Alberch⁷⁶ volvió a denunciar las limitaciones de la perspectiva transformacionista en el terreno evolutivo: la concepción ‘cinemática’, de espíritu haeckeliano, concibe las ontogenias como secuencias discontinuas de estadios morfológicos que compara entre sí con el fin de caracterizar su conservación y su alteración por heterocronía. La cinemática de la forma es, sin embargo, insuficiente, y ha de complementarse con una nueva ‘dinámica’ de la forma basada en la comprensión de los mecanismos responsables de la morfogénesis y la comparación, no de los estadios, sino de los eventos que caracterizan los procesos ontogenéticos, examinando los cambios en las condiciones iniciales del desarrollo y las reglas morfogenéticas. Con el mismo espíritu, Smith⁷⁷ ha censurado la reducción gouldiana de la heterocronía al crecimiento relativo y ha abogado por recuperar la aproximación de Gavin de Beer, donde las trayectorias ontogenéticas se modelan como una serie de eventos morfogenéticos, y la heterocronía se define como un cambio en la posición secuencial de un evento en relación a otros.

En definitiva: si bien la caracterización del morfoespacio y la construcción de filogenias son estadios epistemológicos de radical importancia para comprender la causalidad evolutiva, la ‘cinética de la forma’ ha de articularse con una ‘dinámica de la forma’ que investigue mecánicamente los procesos generativos que subyacen a la evolución morfológica.

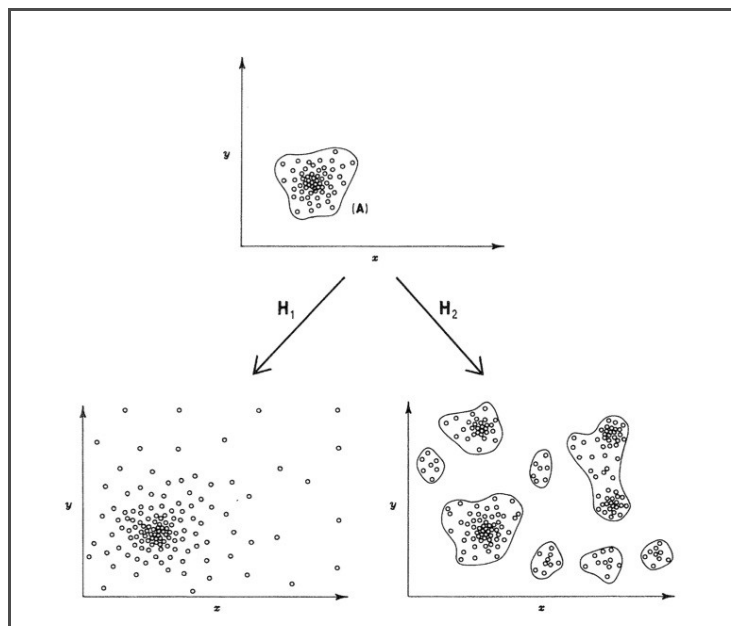


Figura 22. La estructura del morfoespacio

Dos hipótesis (H1: genética de poblaciones y H2: evo-devo) sobre los efectos de eliminar la selección natural de una población

Fuente: Alberch, 1982.

⁷⁶ Oster et al. development

⁷⁷ K. K. Smith 252, n.º. 1 (2

interpretation of
of Morphology

3.1.2. De la variación a la variabilidad

evolution is not only a statistical genetical problem but also one of the developmental potentialities of the organism

GOLDSCHMIDT, HANNAH & PITERNICK, 1951

Desde finales de los ochenta, el concepto de ‘constricción ontogenética’^{78 79} ha articulado la discusión en torno a la relación entre ontogenia y filogenia. En un célebre artículo colectivo destinado a alcanzar un cierto consenso entre las visiones ontogenética y poblacional de la evolución, las constricciones del desarrollo se definió como “una tendencia en la producción de variantes fenotípicas o una limitación en la variación fenotípica causada por la estructura, carácter, composición o dinámica del sistema ontogenético”⁸⁰. Actuando como plano de intersección entre la mecánica del desarrollo y la mecánica evolutiva⁸¹, el concepto de constricción pone en evidencia los límites tanto de la concepción molecular de la variación como del programa adaptacionista:

– Por un lado, las constricciones subrayan la importancia de lo ontogenéticamente posible en relación a la *variación molecular*⁸². Como subrayara Waddington⁸³, puesto que la variación genética sólo tiene efecto en la evolución morfológica si conlleva cambios en los procesos epigenéticos que generan las formas, los cambios que pueden producirse en un fenotipo están limitados a las alteraciones posibles de la totalidad del sistema ontogenético. La evolución no puede reducirse a un problema de cambios en las frecuencias genéticas, sino que “debe estudiarse desde una perspectiva ontogenética”⁸⁴. De ahí que haya una distancia irreconciliable en las distintas predicciones sobre lo que le ocurriría a una población en ausencia de selección⁸⁵: desde la perspectiva de la genética molecular, la variación se expandiría por la población,

⁷⁸ El concepto de constricción abarca distintos grados de generalidad que abarcan desde aquellas que se aplican a todos los sistemas físicos, como la gravedad, hasta el dominio más restringido: las reglas de construcción morfogenéticas específicas para cada género (Oster et al., “Evolution and morphogenetic rules.” C. H. Waddington, *New patterns in genetics and development*, vol. 21 (Columbia University Press New York, 1962).)

⁷⁹ Gould y Lewontin, “The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm.”

⁸⁰ J. Maynard-Smith et al., “Developmental constraints and evolution: a perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution,” *The Quarterly Review of Biology* 60, n.º. 3 (1985): 265.

⁸¹ von Dassow y Munro, “Modularity in animal development and evolution.”

⁸² El propio Darwin, haciéndose eco de una de las conclusiones más firmes de la morfología pura, reconoce que las variaciones que pueden sufrir las partes orgánicas “están dentro de los límites de lo posible” (*Origen*, 580).

⁸³ C. H. Waddington, “Genetic assimilation of an acquired character,” *Evolution* 7, n.º. 2 (1953): 191.

⁸⁴ P. Alberch, “Ontogenesis and Morphological Diversification,” *Integrative and Comparative Biology* 20, n.º. 4 (1980): 653-667.

⁸⁵ Ibid.

ocupando una región muy amplia del morfoespacio, mientras que la morfología supone que los organismos estarían agrupados en ciertas regiones (Cfr. Fig. 22).

– Por otro lado, las constricciones del desarrollo evidencian la impotencia del *adaptacionismo* para dar cuenta de la estructura del morfoespacio. Los programas de investigación del neodarwinismo y la evo-devo se dirigen a distintos *explananda* y ofrecen, por tanto, distintos *explanantia*. El objetivo del neodarwinismo es explicar la aptitud, para lo cual resulta irrelevante el desarrollo: la evolución se reconstruye a partir de la modificación y diversificación local y a corto plazo de las especies, mediante los modelos de la genética de poblaciones; la evo-devo se ocupa del problema de la evolución morfológica⁸⁶, para lo cual es imprescindible investigar la causalidad responsable de la generación de variación fenotípica (y no de su destino o fijación)⁸⁷; parafraseando a Gilbert, a la evo-devo le preocupa más “la llegada del más apto que su supervivencia”⁸⁸. Atendiendo al argumento de Wagner⁸⁹, existen fenómenos poblacionales como la razón de sexo en los que la genética de poblaciones tendrá una mayor ‘fuerza explicativa’, en el sentido de que sólo hará falta apelar a los mecanismos de transmisión genética clásica para explicarlos, pero para comprender fenómenos morfológicos como el origen de los ocelos de las mariposas es necesario investigar los mecanismos ontogenéticos responsables de su generación. Desde esta perspectiva, como supo ver Amundson⁹⁰, los conceptos de restricción manejados por la biología sintética y la evo-devo son muy distintos, precisamente porque se refieren a *explananda* irreductibles.

⁸⁶ B. K. Hall, “Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms,” *International Journal of Developmental Biology* 47, n.º. 7 (2003): 491-496; Müller, “Evolutionary developmental biology.”

⁸⁷ A. C. Love, “Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology,” *Biology and Philosophy* 18 (2003): 309-345; G. P. Wagner, C. Chiu, y M. Laubichler, “Developmental Evolution as a Mechanistic Science: The Inference from Developmental Mechanisms to Evolutionary Processes” 40 (2000): 819-831; G. B. Müller y S. A. Newman, “The Innovation Triad: An EvoDevo Agenda,” *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 304 (2005): 487-503; Wagner y Altenberg, “Perspective”; P. Alberch, “The generative and regulatory roles of development in evolution,” *Environmental adaptation and evolution* (1982): 19–36.

⁸⁸ Gilbert, *Developmental biology*, cap. A new evolutionary synthesis.

⁸⁹ Wagner, en “What is the promise of developmental evolution? I.”, argumenta que la genética de poblaciones y la evo-devo tienen fuerzas explicativas distintas, lo que obliga a adoptar un ‘pluralismo cambiante’ en función del fenómeno. El criterio es el siguiente: el mecanismo que explique un fenómeno dado ha de permanecer estable durante el proceso de transformación evolutiva: en la evolución de la razón de sexo, el carácter fenotípico es una variable cuantitativa que depende de muchos mecanismos ontogenéticos, pero todas las propiedades de transmisión hereditaria relevantes para explicarlo (genotipos diploides, segregación mendeliana, etc.) permanecen estables durante el proceso evolutivo; lo que importa es la variación heredable de este carácter; sin embargo, si queremos explicar la aparición de los ocelos en mariposas es imprescindible aludir a los mecanismos ontogenéticos: tanto el fenotipo como la arquitectura genética responsable de los patrones de pigmentación cambian radicalmente como consecuencia del origen de los ocelos, tanto que cualquier intento de explicarla por transmisión genética no es informativo: después de la emergencia de una novedad, necesitamos un nuevo sistema de coordenadas para describir la variación del sistema.

⁹⁰ R. Amundson, “Two concepts of constraint: Adaptationism and the challenge from developmental biology,” *Philosophy of Science* (1994): 556–578.

El adaptacionismo interpreta las constricciones como constricciones sobre la selección natural o la *adaptación*. Como vimos arriba, desde la perspectiva molecular, la variación puede darse, en principio, en cualquier dirección, aunque naturalmente sólo aparece en ciertas regiones del morfoespacio. En este sentido, muchos biólogos evolucionistas han interpretado las constricciones en términos funcionales: la selección opera sobre un número limitado de variantes que constriñen o desvían la adaptación óptima, un requisito indispensable para formalizar cualquier proceso de optimización. En los modelos de optimización, la adaptación es, por tanto, un a priori para identificar las constricciones, que no suponen, en este sentido, ningún desafío al marco clásico⁹¹. El artículo de Gould y Lewontin contribuyó, en parte, a interpretar las constricciones como constricciones a la selección natural. Las ‘constricciones históricas’, por ejemplo, se definen como constricciones confinadas a taxones particulares que aparecen como consecuencia de “accidentes históricos congelados”⁹² que limitan las rutas posibles; la inercia filogenética explica, por ejemplo, que los humanos estamos mal diseñados para la postura erguida, dado que gran parte de nuestro plan corporal evolucionó para la vida cuadrúpeda.

Desde la perspectiva del desarrollo, sin embargo, las constricciones no actúan sobre la selección natural; en evo-devo, las constricciones ontogenéticas hacen referencia a los procesos por los que ciertas *formas* se generan más probablemente que otras, limitando de un modo no aleatorio la producción de variantes fenotípicas, independientemente de su aptitud⁹³. En este sentido, la construcción de morfoespacios generativos en morfología teórica contrasta ejemplarmente con el método sistémico de la morfología funcional. La construcción de morfoespacios es indiferente a la función de las formas; la ocupación diferencial del espacio de formas posibles no afirma nada sobre la adaptación, pues se refieren a regiones ontológicas distintas: “[l]a morfología teórica se ocupa de la forma y de la posibilidad; la adaptación se ocupa de la función y la eficiencia en el reino de lo actual”⁹⁴. Los parámetros no pueden ser adaptativos, sólo sus valores. El análisis funcional es, por tanto, una herramienta posterior a la construcción del morfoespacio que se utiliza para interpretar la distribución de las formas. De hecho, una de las virtudes más poderosas de los morfoespacios teóricos es precisamente que permiten comparar lo actual con lo posible e interpretar la ocupación diferencial del morfoespacio en contextos ontogenéticos, filogenéticos y

⁹¹ Según el método sistémico que analizamos en el capítulo 3, dado que el modelo se quedará ‘atrapado’ en ciertos puntos en los que la estructura es incapaz de mejorar su rendimiento, revelará los puntos en los que las constricciones deben romperse para que su optimización pueda seguir evolucionando. Cfr. Dullemeijer, “Functional morphology and evolutionary biology”.

⁹² Gould y Lewontin, “The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm.”

⁹³ Alberch, “The logic of monsters”; K. Schwenk, “A utilitarian approach to evolutionary constraint,” *Zoology* 98 (1995): 251–251; G. P. Wagner y B. Y. Misof, “How can a character be developmentally constrained despite variation in developmental pathways?,” *Journal of Evolutionary Biology* 6, nº. 3 (1993): 449–455.

⁹⁴ G. J. Eble, “Theoretical morphology: state of the art. Review of Theoretical Morphology: the concept and its applications.,” *Paleobiology* 26 (3) (2000).

funcionales⁹⁵. Es el caso del morfoespacio de Raup, quien después de construir el espacio de formas posibles, determinó el morfoespacio de lo actual, es decir, el espacio ocupado por las formas de gasterópodos, braquiópodos, amonitas y bivalvos extintos y fósiles (Cfr. Fig.)⁹⁶. A su vez, los morfoespacios ocupados por formas posibles y actuales se han comparado en virtud de modelos biomecánicos de optimización con el fin de revelar las constricciones funcionales que operan sobre el rango de morfologías posibles⁹⁷.

Las perspectivas poblacional y ontogenética son, por tanto, compatibles y, de hecho, pueden integrarse porque operan en estadios distintos del proceso evolutivo⁹⁸: en primer lugar, los análisis morfológicos y filogenéticos nos informan sobre los caracteres relevantes y las transiciones entre estados de carácter; a continuación, la biología del desarrollo investiga las constricciones o, de otro modo, la generación de variación fenotípica heredable; por último, la biología poblacional da cuenta de la selección de variación y, por lo tanto, de la adaptación.

En este marco teórico, las disciplinas morfológicas se revelan el puente imprescindible para articular la síntesis entre la embriología causal y la biología evolutiva⁹⁹. Los patrones de variación sirven de guía para identificar la existencia de constricciones y de variabilidad¹⁰⁰: identificamos una restricción a partir de la frecuencia relativa de una transformación morfológica observada, ya sea en experimentos de teratología o en su distribución filogenética¹⁰¹. Ahora bien: la probabilidad de una transformación siempre es relativa a la de otras transformaciones y, por tanto, el grado en el que está constreñida depende del contexto filogenético¹⁰². Así, mientras en mamíferos el incremento en el número de vértebras parece estar muy constreñido, pues las especies con un cuello muy largo mantienen el número de vértebras, en otros grupos tetrápodos la misma transformación se debe al aumento de las vértebras cervicales.

⁹⁵ G. R. McGhee, *Theoretical morphology: the concept and its applications* (New York: Columbia University Press, 1999); Eble, "Theoretical morphology"; McGhee, *The geometry of evolution*; R. E. Chapman y D. Rasskin-Gutman, "Quantifying morphology," en *Paleobiology II*, ed. D.E.G. Bricks y P.R. Crowther (Blackwell Science, 2001), 489–492.

⁹⁶ D. M. Raup, "Geometric analysis of shell coiling: general problems," *Journal of Paleontology* (1966): 1178–1190.

⁹⁷ G. R. McGhee, "Shell Form in the Biconvex Articulate Brachiopoda: A Geometric Analysis," *Paleobiology* 6, n.º. 1 (1980): 57-76.

⁹⁸ Alberch, "The generative and regulatory roles of development in evolution."

⁹⁹ G. P. Wagner, "The Current State and the Future of Developmental Evolution," en *From embryology to evo-devo*, ed. J. Maienschein y M. D. Laubichler (Cambridge: MIT Press, 2006), 530.

¹⁰⁰ Shubin y Alberch, "A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb"; Wagner y Altenberg, "Perspective."

¹⁰¹ Kauffman, *The origins of order*.

¹⁰² M. K. Richardson y A. D. Chipman, "Developmental constraints in a comparative framework: a test case using variations in phalanx number during amniote evolution," *Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.)* 296, n.º. 1 (2003): 8-22.

Si bien ciertos biólogos teóricos han explorado la heterogeneidad intrínseca a la evo-devo¹⁰³, la discusión filosófica que se ha desatado en torno a esta nueva síntesis ha tendido a centrarse en la dialéctica entre las visiones ontogenética y poblacional de la evolución. Sin olvidar los desafíos que la introducción del desarrollo en la teoría evolutiva supone, en general, para la visión sintética de la evolución, en las próximas secciones nos proponemos explorar las complejidades internas a la evo-devo. Para ello, distinguimos, en primer lugar, los dos grandes modos de comprender la relación entre evolución y desarrollo para examinar a continuación las distintas soluciones a los grandes problemas de la morfología propuestas por ambos programas de investigación, así como las consecuencias filosóficas para la tipología y la teleología.

3.2. El programa genético y el programa morfogenético en evo-devo

Si bien la biología evolutiva del desarrollo tiene la evolución morfológica como su principal *explananda*¹⁰⁴, como comprobamos en el capítulo anterior, existen formas muy distintas de abordar la causalidad ontogenética. En virtud de cómo se comprenda el *explanandum*, se concebirá también la relación entre evolución y desarrollo, dando lugar a dos grandes programas de investigación en evo-devo: el genético y el morfogenético¹⁰⁵.

3.2.1. El programa genético

Al igual que la embriología causal se identifica con la genética del desarrollo, la evo-devo suele considerarse sinónimo de la genética evolutiva del desarrollo; así como la ontogenia se percibe como resultado de la regulación genética, la visión más extendida de la evo-devo define la evolución como el producto de cambios en los genes regulativos¹⁰⁶:

El desarrollo de la forma depende del encendido y apagado de genes en

¹⁰³ G. B. Müller, “Evo-devo as a discipline,” *Evolving pathways: Key themes in evolutionary developmental biology* (2008): 5–30.

¹⁰⁴ A pesar de que la genética evolutiva del desarrollo ha tendido a ignorar el rol de la morfología en la constitución de la evo-devo. Cfr. A. C. Love y R. A. Raff, “Knowing your ancestors: themes in the history of evo-devo,” *Evolution and Development* 5, n.º. 4 (2003): 327–330.

¹⁰⁵ García Azkonobieta (“Evolución, desarrollo y (auto) organización.”) distingue tres programas: el genético, hoy mayoritario, el generativo, interesado en los mecanismos de control genéricos, y el jerárquico, que postula la existencia de varias entidades modulares que median la acción genética, tanto en el desarrollo como en la evolución. Como argumentaremos a lo largo de este epígrafe, nosotros preferimos distinguir dos grandes perspectivas dentro de cada cual pueden identificarse distintas modulaciones de la que consideramos la misma idea básica de causalidad.

¹⁰⁶ Arthur, *The origin of animal body plans*; W. Arthur, “The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology,” *Nature* (2002): 757-764; Carroll, *Endless forms most beautiful*; S. B. Carroll, J. K. Grenier, y S. D. Weatherbee, *From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design* (Madison, Wisconsin: Blackwell Publishing, 2001); Davidson, *Genomic regulatory systems*; Wilkins, *The evolution of developmental pathways*.

diferentes tiempos y lugares en el curso del desarrollo. Las diferencias morfológicas aparecen a partir de cambios evolutivos en el dónde y cuándo se utilizan los genes, especialmente aquellos que afectan el número, la forma o el tamaño de una estructura¹⁰⁷.

La lectura evolucionista de los resultados arrojados por la genética del desarrollo se remonta a la obra de los mismos autores que ensayaron las primeras tentativas de síntesis entre genética y embriología. Así, Goldschmidt y Waddington avanzaron la hipótesis según la cual, las novedades evolutivas podían haber resultado de mutaciones en los genes regulatorios¹⁰⁸. No obstante, la genética evolutiva del desarrollo no se consolidó como disciplina hasta la década de los noventa, cuando las nuevas técnicas moleculares (en particular, el ‘trasplante’ de genes entre distintas especies) permitieron expandir la metodología comparada a los análisis moleculares y experimentales del desarrollo¹⁰⁹. La genética molecular comparada reveló entonces un resultado imprevisible para la concepción darwinista de la variación molecular: la especialización fenotípica no estaba necesariamente correlacionada con el número de unidades generadoras, como había supuesto la genética mendeliana; al contrario: el aparato genético regulativo común a taxones filogenéticamente tan distantes como los artrópodos y los vertebrados parecía indicar que las grandes transformaciones evolutivas habían sido causadas por alteraciones en la organización de las redes genéticas, compuestas por un material básico (la llamada ‘caja de herramientas genética’) compartido por un gran número de especies¹¹⁰.

Desde esta perspectiva, la clásica dialéctica entre unidad de tipo y condiciones de existencia se recupera en el lenguaje de la genética: los genes Hox regulan la unidad de tipo y las adaptaciones a las condiciones de existencia son asimiladas por las redes genéticas y filtradas por la selección natural¹¹¹. Las constricciones del desarrollo se identifican con el sistema genético regulatorio que, al constreñir la expresión de genes, obliga a la selección a utilizar la caja de herramientas genética, lo cual, a su vez, facilita la adaptación a las exigencias selectivas. La comprensión de cómo se construyeron los instrumentos básicos la genética molecular y cómo se modificaron las redes genéticas que generaron la diversidad animal se convierte, así, en el gran objetivo de la evo-devo¹¹². De otro modo: la investigación de la relación entre evolución y desarrollo ha de dedicarse a estudiar las semejanzas y diferencias entre los genes regulatorios y sus patrones de expresión, así como la evolución de los factores de transcripción, los factores de transducción de señales y los factores paracrinos.

¹⁰⁷ Carroll, *Endless forms most beautiful*, 11.

¹⁰⁸ Cfr. Gilbert, “The morphogenesis of evolutionary developmental biology.”

¹⁰⁹ Carroll, *Endless forms most beautiful*, 285-290.

¹¹⁰ *Ibid.*, 106.

¹¹¹ Gilbert, Opitz, y Raff, “Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology”; Carroll, *Endless forms most beautiful*, 585.

¹¹² E. M. De Robertis, “Evo-Devo: Variations on Ancestral Themes,” *Cell* 132, n.º. 2 (2008): 185-195.

No obstante, el programa genético de la evo-devo no es homogéneo. En virtud de las diversas concepciones de la causalidad asociada a la genética del desarrollo, podemos distinguir dos grandes escuelas teóricas:

– La corriente imperante en genética evolutiva del desarrollo identifica la causalidad ontogenética con las mutaciones sufridas por los elementos regulatorios de la caja de herramientas genética. Desde esta perspectiva, suele considerarse que la comprensión del desarrollo simplemente informa de las causas próximas de la evolución, pero no percibe la evo-devo como alternativa al paradigma dominante, pues el cambio evolutivo continúa considerándose resultado de la mutación y la selección¹¹³: “la evolución de la forma—dice Carroll—es, en definitiva, una cuestión genética”¹¹⁴ y puede concluirse que “la extrapolación de la variación a pequeña escala a la evolución a gran escala está bien justificada”¹¹⁵. Hoekstra y Coyne¹¹⁶ ni siquiera comparten la perspectiva de Carroll por concederle demasiada importancia a los cambios cis-regulatorios, alegando que, en general, los cambios genéticos consisten en mutaciones estructurales. En cualquier caso, bajo esta perspectiva, la selección natural juega un rol protagonista al conferirle un sentido a la ‘sintaxis molecular’; según Rosenberg¹¹⁷, la capacidad para producir una variedad indefinida de formas a partir de un repertorio limitado de unidades (genes) sólo se explica si estos pueden combinarse de acuerdo con una sintaxis: las reglas de encendido y apagado de los elementos genéticos diseñadas por la selección.

– Por su parte, aquellos autores que, como Kauffman, han investigado la autoorganización de las redes genéticas consideran que muchas propiedades de los sistemas genéticos regulatorios son rasgos autoorganizados de sistemas de control complejos que prácticamente no requirieron selección¹¹⁸. Desde esta perspectiva, la concepción de la evolución como cambios en la expresión y no en la frecuencia de genes sí implica un desafío importante para el paradigma sintético: al estar mediada por procesos de interacción entre diferentes recursos, la expresión genética produce un nivel de organización autónomo cuya preservación no sólo depende de la selección externa, sino de las demandas integrativas de la red a la que pertenecen los genes¹¹⁹.

No obstante, al margen de las distintas concepciones de la caja de herramientas genética y del peso relativo atribuido a la selección natural, todos los proyectos que hemos agrupado bajo la categoría del programa genético conciben la evolución como resultado de la transformación de las redes genéticas.

¹¹³ Arthur, *The origin of animal body plans*; Carroll, *Endless forms most beautiful*, 69-70.

¹¹⁴ Carroll, *Endless forms most beautiful*, 291.

¹¹⁵ *Ibid.*, 65

¹¹⁶ H. E. Hoekstra y J. A. Coyne, “The Locus of Evolution: Evo Devo and the Genetics of Adaptation,” *Evolution* 61, n.º. 5 (2007): 995-1016.

¹¹⁷ Rosenberg, “Reductionism redux.”

¹¹⁸ Kauffman, *The origins of order*, 408.

¹¹⁹ García Azkonobieta, “Evolución, desarrollo y (auto) organización.”

Al igual que en el terreno del desarrollo, la reducción de la evolución ontogenética a la transformación de las redes genéticas regulatorias ha sido objeto de intensa discusión en filosofía de la biología. El cuestionamiento de la visión genética de la evolución se ha centrado fundamentalmente en la noción de herencia. Como señala Griesemer¹²⁰, la investigación molecular de los mecanismos de ‘codificación’ de la información ha revelado diferencias esenciales entre la replicación genética y los procesos de copia, cuestionando la legitimidad de la ‘abstracción de la materia’ practicada por la explicación sintética de la dinámica evolutiva. La ‘materialidad de la herencia’ puede resumirse en dos grandes cuestiones: por un lado—como demostraron los célebres experimentos de Spiegelman¹²¹—no es el genoma, sino el sistema celular en su totalidad el que se comporta como una unidad reproductora; dado que ningún proceso reproductivo puede resultar de un mero flujo de genes, otros elementos no genéticos deben transmitirse para fabricar una nueva entidad capaz de desarrollarse¹²². Por otro lado—como han argumentado en detalle Jablonka y Lamb¹²³—los sistemas de herencia epigenéticos demuestran que el origen de la variación no siempre se debe a cambios en las secuencias de ADN; también los ‘rasgos fenotípicos’ de los genes (los patrones de metilación, la estructura de la cromatina y la impronta genética) son heredables. Ciertas propiedades materiales son esenciales para el proceso evolutivo y si se abstraen, la generalización será vacua: para explicar la evolución ha de abandonarse la centralidad de *replicación*, que inspirada en el concepto de copia captura una noción abstracta de semejanza debida a la relación causa-efecto, para poner en el centro de la teoría evolutiva la *reproducción*, una noción concreta de semejanza debida a la descendencia con solapamiento material.

Ahora bien: existen importantes diferencias en la conceptualización de aquello que se transmite intergeneracionalmente más allá de los genes. A pesar de ciertas tentativas conciliatorias¹²⁴, la DST y la evo-devo se han enfrentado con particular rudeza en este terreno. La diferencia conceptual entre ambos desafíos a la ‘visión heredada’ de la evolución suele plantearse en los siguientes términos: mientras la evo-devo concibe la herencia en términos exclusivamente genéticos, distinguiendo las unidades hereditarias (los genes) de las unidades de transmisión de información (los genes y los componentes celulares que se transmiten de una generación a otra)¹²⁵, la DST maneja

¹²⁰ J. R. Griesemer, “Reproduction and the reduction of genetics,” en , ed. P. J. Beurton, R. Falk, y H. Rheinberger (Cambridge University Press, 2000), 240-333.

¹²¹ En varios experimentos, Spiegelman y sus colaboradores demostraron que el ADN aislado del contexto celular conduce a la evolución de este último hacia la simplicidad. Cfr. D. R. Mills, R. L. Peterson, y S. Spiegelman, “An extracellular Darwinian experiment with a self-duplicating nucleic acid molecule,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 58, n.º. 1 (1967): 217-224.

¹²² Griesemer, “Le concept reproducteur.”

¹²³ E. Jablonka y M. J. Lamb, *Epigenetic inheritance and evolution* (Oxford University Press, 1995).

¹²⁴ Robert, *Embryology, epigenesis, and evolution*.

¹²⁵ J. S. Robert, B. K. Hall, y W. M. Olson, “Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology,” *BioEssays* 23, n.º. 10 (2001): 954-962.

una noción de ‘herencia extendida’ según la cual el sujeto de la evolución es un ‘sistema ontogenético’ que incluye al organismo inmerso en un contexto ambiental más amplio¹²⁶. Como veremos enseguida, la visión de la herencia que la DST atribuye a la evo-devo sólo puede predicarse de la genética evolutiva del desarrollo; de hecho, ni siquiera el enfoque más organicista del programa genético estaría dispuesto a admitir que el sistema ontogenético es “un rasgo emergente del genoma”, por utilizar la expresión de Griffiths. El rechazo del ‘internalismo’ lleva incluso a identificar el estructuralismo de procesos de Goodwin con el reduccionismo genético, una posición insostenible, como veremos más adelante. En el capítulo anterior argumentamos ya que la gran impotencia de la DST se deriva de su concepción del ‘sistema ontogenético’ como un conjunto de ‘factores’, ya sean genéticos, citoplasmáticos o ambientales. De ahí que, desde la perspectiva de la causalidad evolutiva, podamos volver a afirmar la DST no es tan distinta de la explicación genética de la evolución, pues—como ha apuntado van der Weele—al tratar los recursos del desarrollo de un modo atomístico, la DST puede conservar la selección como la explicación primaria de la forma biológica¹²⁷. Para dar cuenta de la generación y la reproducción de la forma y, con ello, de la evolución morfológica, es necesario investigar, no los factores determinantes, sino los mecanismos generativos de la forma.

Sin duda, la cuestión de la herencia es un problema nuclear en la evolución: como recuerdan Robert, Hall y Olson en su dialéctica con la DST, “[e]l potencial epigenético es heredable, no los procesos epigenéticos”¹²⁸. Aquí nos encontramos con una cuestión conceptual análoga a la que enfrentó a Haeckel con aquellos embriólogos experimentales que trataron de reducir la complejidad de la evolución morfológica a la de la transformación del oocito. Como recordara Gould¹²⁹, el fundador del recapitulacionismo no podía ignorar que, de algún modo, el oocito debía contener un ‘recuerdo’ de todas las transformaciones experimentadas desde la ameba original hasta la actualidad, pero el problema de cómo evolucionó la complejidad morfológica que se despliega en la ontogenia continuaba siendo distinto del de la complejidad del oocito. Pues bien: reinterpretando a Haeckel desde la perspectiva mecanicista, podemos decir que el problema de cómo evolucionaron los mecanismos ontogenéticos es distinto de cómo evolucionó la complejidad del oocito. Por tres grandes razones que argumentaremos en detalle a lo largo de la próxima sección, la investigación de la evolución morfológica exige comprender la evolución de los sistemas ontogenéticos, no sólo de los componentes intracelulares cuya interacción permite explicar los primeros estadios del desarrollo: en primer lugar, porque el ‘potencial epigenético’ sólo puede comprenderse en su despliegue: los efectos morfológicos de la aparición de una nueva zona de contacto entre dos tejidos, por ejemplo, no pueden deducirse de la

¹²⁶ Griffiths y Gray, “Discussion.”

¹²⁷ C. van der Weele, *Images of development*, SUNY series in philosophy and biology (New York: State University of New York Press, 1999).

¹²⁸ Robert, Hall, y Olson, “Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology.”

¹²⁹ Gould, *Ontogeny and phylogeny*, 199.

alteración molecular del cigoto; en segundo lugar, porque muchos cambios genéticos pueden tener el mismo efecto en el desarrollo; por último, porque las razones que explican la selección de un mecanismo ontogenético no responden a la lógica adaptacionista clásica.

3.2.2. El programa morfogenético

La aproximación morfogenética a la evolución parte del *factum* del orden morfológico y exige, para explicarlo, “una teoría de la organización morfológica”¹³⁰ basada en las propiedades globales de la red de interacciones que caracterizan el desarrollo a todas las escalas organizativas, pues los cambios en los mecanismos ontogenéticos que gobiernan cada estadio del despliegue del orden jerárquico representan una oportunidad para el cambio filogenético¹³¹. Desde esta perspectiva, desentrañar las consecuencias evolutivas de las relaciones causales entre genotipo y fenotipo se convierte en el gran objetivo de la evo-devo, vinculando así la anatomía y la embriología comparada, la biología teórica, la biología evolutiva, la genética del desarrollo, la biología celular y la embriología¹³². A diferencia del programa genético, que presenta la evo-devo como resultado de la síntesis entre la genética del desarrollo y la genética de poblaciones, la perspectiva morfogenética se presenta como un programa integrador de disciplinas muy diversas, “reflejando—en palabras de Brian Hall—la organización jerárquica de los organismos y los múltiples niveles a los que puede suceder el cambio evolutivo”¹³³.

Las distintas concepciones de la evo-devo tienen, por tanto, consecuencias historiográficas esenciales¹³⁴: desde la perspectiva de la genética evolutiva del desarrollo, la evo-devo se considera el fruto de la convergencia entre la Síntesis Moderna y la genética del desarrollo, resultado, a su vez, de la síntesis entre embriología y genética; para el programa morfogenético, los orígenes de la evo-devo son mucho más heterogéneos, incluyendo tanto a la morfología¹³⁵ como al programa mecanicista de la embriología experimental de principios del siglo XX.

Gerd Müller¹³⁶ ha defendido una visión conciliadora de los programas de investigación genético y morfogenético (epigenético, en su terminología), presentándolos

¹³⁰ G. B. Müller y S. A. Newman, *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology* (Bradford Books, 2003), 51.

¹³¹ G. B. Müller, en *Evolutionary Innovations* (University Of Chicago Press, 1990), 99-130.

¹³² Hall, “Unlocking the Black Box between Genotype and Phenotype.”

¹³³ Hall, “Evo-Devo.”

¹³⁴ Love y Raff, “Knowing your ancestors.”

¹³⁵ A. C. Love, “Reflections on the Middle Stages of EvoDevo's Ontogeny,” *Biological Theory* 1, n°. 1 (2006): 94–97.

¹³⁶ Müller, “Evo-devo as a discipline.”

como estrategias explicativas dirigidas a distintas escalas de la organización animal. Si bien coincidimos con Müller en la necesidad de investigar todas las escalas de la jerarquía orgánica para alcanzar una comprensión cabal de la evolución morfológica, esta perspectiva refleja más un deseo que una realidad. En la práctica, los programas genético y morfogenético constituyen aproximaciones radicalmente divergentes a la comprensión causal de la evolución ontogenética. Como hemos tratado de demostrar, la ‘superioridad epistemológica’ del programa morfogenético reside en su capacidad de integrar el programa genético. No obstante, la mejor manera de testar sus respectivas fuerzas explicativas consiste en contrastar las teorías manejadas por ambos programas de investigación para explicar el morfoespacio.

3.3. La explicación del morfoespacio

Como comprobaremos a lo largo de esta sección, la biología evolutiva del desarrollo, en su doble vertiente genética y morfogenética, recupera los problemas clásicos de la morfología desde una perspectiva mecanicista¹³⁷. El reciente e intenso debate en torno a los conceptos de modularidad, homología, novedad y plan corporal ilustra cómo la tradición anatómica y mecanicista convergen en la evo-devo, resumiendo los objetivos epistemológicos característicos de la nueva síntesis, a saber: la investigación de las semejanzas morfológicas frente a las diferencias entre rasgos y la comprensión causal del origen de la forma¹³⁸.

La reinterpretación ontogenética de la lógica del morfoespacio tiene radicales implicaciones filosóficas. Como trataremos de demostrar, tanto el tipologismo como la teleología, los dos grandes anatemas de los que la Síntesis Moderna trató de liberar a la biología evolutiva, pueden reivindicarse en el marco de la evo-devo desde una perspectiva causal.

3.3.1. La identidad y la estabilidad de la forma: hacia una tipología mecanicista

El lenguaje ‘tipológico’ puebla de un modo más o menos implícito el discurso de la evo-devo: tanto los planes corporales como las homologías se asumen como ‘entidades ontológicas’ que requieren ser explicadas desde la perspectiva del desarrollo¹³⁹. En este sentido, la evo-devo no percibe las relaciones topológicas que caracterizan los patrones tipológicos como propiedades meramente abstractas, sino como estructuras causalmente arraigadas en los procesos ontogenéticos¹⁴⁰. La investigación com-

¹³⁷ Müller, “Six Memos for Evo-Devo.”

¹³⁸ Love, “Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology”; Müller y Wagner, “Novelty in evolution”; Müller; Müller y Newman, “The Innovation Triad.”

¹³⁹ Rieppel, “Modules, kinds, and homology.”

¹⁴⁰ Rieppel, “‘Type’ in morphology and phylogeny.”

parativa de los procesos ontogenéticos ha logrado recuperar para la biología evolutiva el problema de la unidad de plan, tal y como había imaginado de Beer en 1958:

... dado que la filogenia no es sino el resultado de la ontogenia modificada, existe la posibilidad de un análisis causal de la evolución presente en un estudio experimental de la variabilidad y la genética de los procesos ontogenéticos. Finalmente, es posible que, liberada de las redes y cadenas que han confinado el pensamiento, la totalidad del reino orgánico aparezca bajo una nueva luz, más homogénea y compacta de lo que habíamos imaginado, y con los huecos entre sus grandes grupos menos formidables y quizás incluso puenteables¹⁴¹.

En el contexto de la reinterpretación mecanicista de la tipología posibilitada por la evo-devo, un número creciente de filósofos de la biología ha apostado por recuperar la concepción de ciertas entidades biológicas como clases naturales, comprendidas como ‘clases homeostáticas de propiedades’. Según Richard Boyd¹⁴², la conceptualización del mundo arranca de la descripción de relaciones de semejanza que delimitan clases naturales; a continuación, las teorías científicas establecen la microestructura subyacente, determinando las propiedades causales de las clases, que se convierten, así, en clases naturales causalmente fundadas. Desde esta perspectiva, la ‘esencia’ de una clase no se identifica con las propiedades que la caracterizan, sino con los procesos homeostáticos que dan cuenta de la ‘semejanza familiar’ entre sus miembros, pues la definen a la vez que la explican. Wagner, Rieppel y Griffiths¹⁴³, entre otros, han aplicado este nuevo ‘realismo mecanicista’ a las clases biológicas, argumentado que la perspectiva homeostática permite vincular el carácter natural de las clases biológicas con la implicación de sus miembros en procesos causales como la reproducción y el desarrollo; en particular, los conceptos de homología y plan corporal se fundamentan, no en la semejanza de las propiedades morfológicas, sino en procesos ontogenéticos compartidos.

En el debate en torno a la concepción de las entidades biológicas como clases homeostáticas, los términos ‘clase’ y ‘tipo’ se utilizan indistintamente, asumiendo su sinonimia. A lo largo de la primera parte hemos desgranado en detalle las consecuencias de semejante confusión para la caracterización de la forma. Por eso hemos de advertir que si bien nos nutriremos parcialmente de esta literatura para defender la posibilidad de una tipología mecanicista, nuestro argumento se aplica al concepto de tipo y no al de clase, por los motivos que argumentamos entonces, y por otras razones relativas a la cuestión de la causalidad que desgranaremos a lo largo de este epígrafe.

¹⁴¹ de Beer, *Embryos and Ancestors*, 98.

¹⁴² R. Boyd, “Kinds, complexity and multiple realization,” *Philosophical Studies* 95, n.º. 1 (1999): 67–98.

¹⁴³ Griffiths, “Squaring the circle”; G. P. Wagner y G. P. Wagner, “Characters, units and natural kinds: an introduction,” en *The Character Concept in Evolutionary Biology*, 2001, 1-10; Wagner, “Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity”; Rieppel, “‘Type’ in morphology and phylogeny”; Rieppel, “Modules, kinds, and homology.”

Decíamos que desde la perspectiva causal, la naturalidad de los tipos se hace depender de la comunidad de desarrollo. Ahora bien: ¿qué quiere decirse con “procesos ontogenéticos compartidos”? ¿están los homólogos y los planes corporales determinados por los mismos patrones de expresión genética o más bien por procesos morfogenéticos comunes? ¿es posible, en cualquier caso, fundamentar la identidad estructural en el criterio embriológico, se interprete genética o morfogenéticamente?

La explicación de la re-producción de estructuras similares en el interior de un mismo organismo y entre organismos distintos a partir de los procesos que las generan constituye, en efecto, uno de los grandes objetivos epistemológicos de la evo-devo¹⁴⁴. Sin embargo, ninguno de los interrogantes que planteábamos arriba encuentra una respuesta sencilla a la luz de los resultados de la evo-devo contemporánea. Y es que si bien desde la perspectiva descriptiva el fenómeno de la modularidad y la identidad de las partes morfológicas y los planes corporales es un *factum* bien establecido, su comprensión causal sigue siendo, como lo era en tiempos de Gavin de Beer, “un problema sin resolver”¹⁴⁵.

Homologías y homoplasias

El descubrimiento de las homologías moleculares que median planes corporales tan distintos como los *Baupläne* artrópodo y vertebrado ha llevado a recuperar las antiguas hipótesis de la morfología desde la perspectiva de la genética evolutiva del desarrollo. Curiosamente, la secuencia de descubrimientos de las homologías que revelarían la unidad molecular del reino animal siguió un patrón paralelo al de la morfología pura del siglo XIX. Como vimos en nuestro primer capítulo, el carácter metamérico de los planes corporales vertebrado e invertebrado condujo a Geoffroy a postular la unidad de plan a partir de la homología entre los segmentos de los artrópodos y las vértebras. Análogamente, el descubrimiento de la conservación de los complejos Hox que controlan el eje antero-posterior de los filos artrópodo y vertebrado ha llevado a concluir que un complejo Hox funcionaba ya en el Urbilateria. Es más: a partir de la homología entre los genes Hox, noción de ‘animalidad’ de Geoffroy se ha recuperado explícitamente desde la perspectiva genética. Slack, Holland y Graham¹⁴⁶ definen un animal como “un organismo que muestra un patrón espacial particular de expresión genética” (el ‘zootipo’) que se expresa con mayor claridad en el estadio filotípico. Más tarde, el descubrimiento del control genético de la polaridad dorso-ventral, determinada por los mismos genes en orientación inversa, permitió re-

¹⁴⁴ Brigandt, “Typology now”; von Dassow y Munro, “Modularity in animal development and evolution.”

¹⁴⁵ de Beer, *Homology, an Unsolved Problem*.

¹⁴⁶ J. M. W. Slack, P. W. H. Holland, y C. F. Graham, “The zootype and the phylotypic stage,” *Nature* 361, n.º. 6412 (1993): 490–492.

sucitar la concepción geoffroiana de los deuterostomos como protostomos invertidos¹⁴⁷.

La interpretación genética de la unidad de plan permite, por tanto, tanto inferir la naturaleza del ancestro común a todos los animales como explicar la ‘animalidad’ que vincula a los filos actualmente existentes:

– Por un lado, asumiendo que los genes regulatorios que controlan la morfogénesis de estructuras en protostomos y deuterostomos gobernaron la formación de estructuras similares en el ancestro común de ambos clados, la genética evolutiva del desarrollo ha postulado la existencia de un organismo común a todos los animales relativamente complejo desde un punto de vista morfológico¹⁴⁸: el Urbilateria estaría considerablemente estructurado a lo largo de los ejes antero-posterior y dorso-ventral, tendría una cabeza diferenciada, apéndices, segmentación y tejidos especializados, incluyendo un sistema nervioso complejo, varios sistemas sensoriales, un corazón y un estómago diferenciado.

– Por otro lado, la regulación genética de la unidad de plan permite recuperar la noción de arquetipo embriológico que examinamos en el capítulo 2¹⁴⁹. El concepto de estadio filotípico ha inspirado el ‘modelo del reloj de arena’, según el cual, existe una constricción ontogenética vinculada al patrón espacio-temporal de expresión de los genes Hox que obliga a todas las especies de un filo a atravesar cierto estadio ontogenético¹⁵⁰.

En la década de los noventa, el desvelamiento de las identidades genéticas que parecían conectar la totalidad del reino animal sumió a la genética evolutiva del desarrollo en un estado de ‘entusiasmo’ en el que se afirmaba haber resuelto el problema de la homología¹⁵¹. La amplísima extensión de las homologías moleculares parecía, de hecho, disolver la clásica distinción entre homología y analogía¹⁵²: el descubrimiento de ingredientes genéticos comunes a órganos y estructuras hasta entonces consideradas análogas (los ojos, los corazones o las extremidades de artrópodos y vertebrados) parecía convertir la ‘maravillosa diversidad’ de las especies que tanto había admirado Darwin en un asunto menor desde la perspectiva de la genética del desarrollo. El desarrollo del ojo es un ejemplo paradigmático: a partir de la expresión de genes homólogos en la morfogénesis de los ojos artrópodo y vertebrado se ha de-

¹⁴⁷ De Robertis y Sasai, “A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria.”

¹⁴⁸ Cfr. Erwin, “The origin of animal body plans,” 72-73.

¹⁴⁹ Como vimos en el capítulo 2, la embriología comparada ha recuperado una versión modificada del arquetipo embriológico según la cual, existe un estadio de la ontogenia en todos los grandes filos y, en particular, en los cordados, en el que se manifiesta, del modo más evidente, el *Bauplan* de cada filo.

¹⁵⁰ Duboule, “Temporal colinearity and the phylotypic progression.”

¹⁵¹ Wagner, “Does history recapitulate itself?”

¹⁵² Recordemos que las estructuras análogas son aquellas partes superficialmente similares asociadas a una función común que, desde la perspectiva darwinista, se asocian a la actuación de presiones selectivas similares.

ducido que ambos descienden de una célula fotoreceptiva básica regulada por el mismo gen.

Sin embargo, la comparación de las homologías moleculares y morfológicas ha demostrado la ausencia de una correspondencia directa entre ambas escalas de identidad: por un lado, la misma estructura puede estar regulada por genes distintos (el gen bicoid, esencial en el desarrollo del eje antero-posterior de drosófila, no existe en otros dípteros similares pero filogenéticamente distantes, donde otros genes desempeñan el mismo rol) o por diversos patrones genéticos reclutados a lo largo de la evolución para regular la generación de una misma estructura¹⁵³; por otro lado, genes y patrones genéticos homólogos están implicados en el desarrollo de estructuras no homólogas; el gen Ubx, por ejemplo, puede reprimir la formación de alas en el tercer segmento torácico de drosófila y activar la formación de patrones de color en las alas inferiores de mariposas.

La asimetría entre las homologías genéticas y estructurales ha llevado a muchos biólogos evolucionistas a volver a insistir en la vital importancia de la morfología para delimitar la fenomenología que ha de explicar la evo-devo. Desde esta perspectiva, el concepto ontogenético de homología no pretende remplazar los criterios morfológicos (topología, conectividad) y sistemáticos (congruencia) de homología; al contrario: como reconoce Wagner, la explicación ontogenética de la identidad depende de la identificación morfológica de las unidades estructurales, así como de la disponibilidad de filogenias confiables¹⁵⁴. Ahora bien: “¿cuál puede ser el mecanismo que resulta en la producción de órganos homólogos [...] a pesar de no estar controlados por los mismos genes?”¹⁵⁵.

La ‘deriva fenotípica’, es decir, el proceso según el cual un mismo fenotipo puede producirse a partir de una amplia variedad de genes¹⁵⁶, responde, en parte, a la lógica selectiva: dado que la dinámica poblacional sólo se ve afectada por los resultados fenotípicos, no por los procesos de construcción, un mecanismo complejo puede descomponerse en varios mecanismos modulares que podrían remplazarse sucesivamente a lo largo del tiempo evolutivo. La deriva fenotípica requiere, sin embargo, una continuidad intergeneracional que deja sin explicar las convergencias morfológicas, es decir, la recurrencia de las mismas formas en organismos filogenéticamente no relacionados.

Desde la publicación del *Origen*, muchos embriólogos reconocieron que ciertas semejanzas morfológicas no debían atribuirse a la ascendencia común sino a la semejanza de las leyes ontogenéticas. Oscar Hertwig (1849-1922) fue uno de los primeros

¹⁵³ Abouheif et al., “Homology and developmental genes.”

¹⁵⁴ G. P. Wagner, “A research programme for testing the biological homology concept,” *Novartis Foundation Symposium* 222 (1999): 125-34; Roth, “Homology and hierarchies”; Rieppel, “Modules, kinds, and homology”; Rieppel, “The language of systematics, and the philosophy of ‘total evidence’”; Bolker y Raff, “Developmental genetics and traditional homology.”

¹⁵⁵ de Beer, *Homology, an Unsolved Problem*, 16.

¹⁵⁶ K. M. Weiss y S. M. Fullerton, “Phenogenetic Drift and the Evolution of Genotype-Phenotype Relationships,” *Theoretical Population Biology* 57, n.º. 3 (2000): 187-195.

en advertir que muchos de los procesos que caracterizan el desarrollo temprano son los medios necesarios para alcanzar ciertos fines. Edmund Beecher Wilson (1856-1939) y Frank Rattray Lillie (1870-1947) reconocieron, por ejemplo, que el clivaje era resultado de causas mecánicas¹⁵⁷, y más tarde Needham¹⁵⁸ utilizó el mismo argumento al oponerse a la explicación histórica del estadio de gástrula: la división celular del cigoto sólo puede generar una bola esférica de células. Con el tiempo, las evidencias de convergencias morfológicas no sólo entre las formas genéricas del desarrollo temprano, sino también entre formas complejas, se multiplicaron. Como vimos al retratar la lógica del morfoespacio, tanto en especies próximas como en filos distantes encontramos la reaparición de estructuras complejas morfológicamente idénticas, asociadas a procesos ontogenéticos homólogos. El término *paralelismo* se acuñó precisamente para designar un canal generativo homólogo que guía dos secuencias de selección independientes¹⁵⁹.

En la década de los ochenta, la explicación de las convergencias morfológicas en virtud de la comunidad de las leyes morfogenéticas parecía un argumento muy poderoso para retomar el concepto embriológico de homología filogenética desde una perspectiva mecanicista. El llamado ‘estructuralismo de procesos’¹⁶⁰ encarnó la actitud más optimista en este sentido. Reviviendo el proyecto de la taxonomía racional, el programa de investigación abanderado por Goodwin anhela una clasificación de las formas orgánicas que, al igual que la tabla periódica, no se fundamente ni su genealogía ni en accidentes históricos, sino en los principios generativos que rigen la construcción de la forma. Desde esta perspectiva, los organismos pertenecen a un mismo taxón (y los órganos son homólogos) porque un mismo conjunto de leyes ontogenéticas gobierna su desarrollo, mientras la variación de las partes y los planes corporales se debe a cambios en los parámetros y condiciones iniciales de tales leyes. Por su parte, los biólogos de la evo-devo con una orientación más experimental han reivindicado el criterio embriológico de la identidad morfológica en términos más próximos a la morfología del desarrollo que a la morfología trascendental. Es el caso de autores como Oster o Alberch, para quienes la estrategia epistemológica para abordar la homología consiste en comparar los eventos que caracterizan los procesos que generan las partes o los estadios ontogenéticos morfológicamente idénticos¹⁶¹. También esta solución explicativa permite dar cuenta tanto de la identidad como de la variación morfológica que—como vimos en la primera parte—subyace al concepto morfológico de homología. La extremidad tetrápoda, ejemplo paradigmático en la

¹⁵⁷ S. F. Gilbert, “Edmund Beecher Wilson and Frank R. Lillie and the relationship between evolution and development,” en *DevBio. A companion to Developmental Biology 9th edition* (Sinauer Associates, 2006), <http://9e.devbio.com/article.php?ch=19&id=261>.

¹⁵⁸ Needham, *Chemical embryology*, 1639.

¹⁵⁹ Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución*, 1164.

¹⁶⁰ Ho y Saunders, *Beyond neo-Darwinism*; B. C. Goodwin, “Changing from an evolutionary to a generative paradigm in biology,” *Evolutionary theory: Paths into the future* (1984): 99–120; Webster y Goodwin, *Form and transformation*.

¹⁶¹ Oster et al., “Evolution and morphogenetic rules,” 877.

morfología pura y evolucionista, se ha vuelto a convertir en la ilustración paradigmática de la aproximación morfogenética al problema de la homología. Como reconociera Woodger, el desarrollo de las extremidades vertebradas revela la estructura jerárquica tal y como se conceptúa en la definición morfológica: la primera condensación cartilaginosa marca el húmero, mientras su bifurcación distal y la segmentación subsiguiente dan lugar al radio y la ulna¹⁶². Asimismo, la variabilidad en el número de dedos puede explicarse en virtud del mismo modelo mecánico de bifurcación y segmentación en la condrogénesis temprana. La explicación de las diferencias en el patrón de reducción de dígitos en las extremidades de diferentes especies de anfibios se ha convertido en un modelo ejemplar: en el tiempo evolutivo, las salamandras pierden primero los dedos quinto y cuarto, mientras las ranas pierden el primero y después el quinto. Alberch y Gale¹⁶³ demuestran que cualquier perturbación que reduzca el número de células en un momento crítico del desarrollo tendrá el mismo efecto: el primer dedo que se pierde en la evolución es el último en formarse en el desarrollo. En efecto, en las ranas el quinto y el primer dígito son los últimos en formarse, mientras en las salamandras lo son el cuarto y el quinto. Desde esta perspectiva, la explicación de los patrones de reducción de dígitos reside en la secuencia de eventos que se suceden en la esqueletogénesis; la pérdida de un dedo resulta de la ausencia de una bifurcación y, por lo tanto, no tiene sentido preguntar qué dedo se perdió durante la evolución, pues es la secuencia generativa básica lo que se ha alterado. Dado que muchos eventos moleculares tienen el mismo efecto, la explicación ha de situarse en la escala de organización supracelular: las propiedades de las células mesenquimales y, en particular, su capacidad de agregarse y formar condensaciones. Naturalmente, hay moléculas que regulan estas propiedades; los genes Hox, por ejemplo, regulan la activación de proteínas que determinan las propiedades de la superficie celular, pero es el comportamiento colectivo de las células, invariante en todas las extremidades embrionarias, lo que permite comprender la formación del patrón osteológico¹⁶⁴.

La distinción entre patrones morfológicos y procesos generativos hace posible recuperar la tipología desde una perspectiva mecanicista. En palabras de Shubin y Alberch,

este enfoque tipológico y estático no se opone a la evolución [...] La búsqueda de un conjunto general de principios de la forma es legítima si cambiamos el concepto metafísico de un *Bauplan* por uno mecánico basado en principios de morfogénesis e integración interna¹⁶⁵.

¹⁶² Woodger, "On biological transformations."

¹⁶³ Alberch y Gale, "A developmental analysis of an evolutionary trend"; P. Alberch y E. A. Gale, "Size dependence during the development of the amphibian foot. Colchicine-induced digital loss and reduction," *Development* 76, n.º. 1 (1983): 177.

¹⁶⁴ Laubichler y Wagner, "How molecular is molecular developmental biology?."

¹⁶⁵ Shubin y Alberch, "A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb," 377.

Los conceptos morfológicos pueden comprenderse como una abstracción o idealización científica definida por las relaciones entre los componentes o procesos relevantes. Ahora bien: los conceptos de homología y *Bauplan* no se consideran meras abstracciones arbitrarias de ciertos rasgos al servicio de determinados fines epistemológicos, sino que apelan—en palabras de Hall—a “una organización estructural y filogenética preservada debido al modo en que la ontogenia está organizada”¹⁶⁶. Volviendo a nuestro ejemplo, la ‘extremidad tetrápoda’ aparece como un conjunto de relaciones internas estables evolutivamente conservadas por constricciones ontogenéticas a través de todas las variaciones¹⁶⁷:

El término *Bauplan* se utiliza para describir un conjunto de procesos conservados e integrados a diferentes niveles jerárquicos que construyen la extremidad: actividad genética regulatoria, superficie celular localizada y propiedades migratorias, división celular diferencial y síntesis de la matriz, interacciones inductivas¹⁶⁸.

Ahora bien: a pesar de que casos como el de la extremidad tetrápoda nos ofrecen paradigmas ejemplares de la tipología mecanicista, la realidad es mucho más compleja. En este sentido, podemos decir que la perspectiva morfogenética de la evolución ha pecado también de entusiasmo, como le sucediera (y le sucede todavía) a la genética evolutiva del desarrollo ante el descubrimiento de las primeras homologías moleculares. En el segundo capítulo apuntamos ya cómo desde la primera mitad del XIX muchos morfólogos reconocieron las limitaciones del método embriológico, concluyendo que la homología denota constancia de organización morfológica *a pesar de cambios en los mecanismos generativos subyacentes*. Pero como advertíamos en la introducción, cuando se pierden los marcos teóricos, desaparece con ellos la información empírica, y esto es precisamente lo que ha sucedido en relación al criterio embriológico de homología. Dado el abandono de la embriología evolucionista, la evo-devo hubo de redescubrir la asimetría entre la identidad morfológica y la de los procesos generativos: las estructuras homólogas pueden generarse no sólo a partir de diferentes genes, sino también de distintos materiales celulares, secuencias embriológicas y mecanismos inductivos¹⁶⁸. La ‘autonomía morfológica’ de los procesos ontogenéticos sucede incluso entre especies muy cercanas, como ilustra el desarrollo directo e indirecto de los erizos *Heliocidarus tuberculata* y *Heliocidarus erythrogramma*, que al principio fueron considerados miembros la misma especie¹⁶⁹. E incluso entre individuos de una misma especie, como demuestran los experimentos de regeneración: como vimos arriba, las mismas estructuras morfológicas pueden regenerarse a partir de distinto material celular o mecanismos inductivos.

¹⁶⁶ Hall, “Baupläne, phylotypic stages, and constraint.”

¹⁶⁷ Rieppel, “‘Type’ in morphology and phylogeny.”

¹⁶⁸ Scholtz, “Homology and ontogeny.”

¹⁶⁹ Love y Raff, “Knowing your ancestors.”

Si bien la asimetría entre estructuras y procesos generativos ha sido fundamentalmente ignorada en el debate filosófico en torno a las nociones mecanicistas de tipo y clase natural, en biología evolucionista este desacuerdo ontológico ha llevado a dos grandes soluciones con importantes consecuencias filosóficas¹⁷⁰.

Ciertos autores han apostado por enriquecer el *explananda* de la evo-devo. Inspirándose en la filosofía procesualista que analizamos en el capítulo 2, Gilbert y Bolker distinguen dos tipos de homología¹⁷¹: la *homología estructural*, que apela a la identidad morfológica clásica (estadios ontogenéticos como el de clivaje o el estadio larvario, el patrón óseo de las extremidades tetrápodos o los patrones de segmentación), y la *homología de procesos*, que hace referencia a la identidad entre los procesos implicados en la generación de estructuras distintas. Al igual que la homología estructural, los procesos ontogenéticos pueden definirse a todas las escalas de la jerarquía orgánica e incluyen, por tanto, tanto a procesos epigenéticos (la secuencia de divisiones celulares del clivaje espiral de moluscos y anélidos que dan lugar, respectivamente, a las capas germinales y a las bandas ciliares) como a patrones de expresión genética homólogos, como los que participan en la construcción de los ojos y las extremidades de vertebrados y artrópodos. Gerhardt Scholtz¹⁷² ha acuñado el término ‘paso ontogenético’ (*developmental step*) para incluir a los patrones tanto estructurales como temporales que pueden ser sujeto de comparación.

La independencia evolutiva de los patrones ontogenéticos ha llevado a ciertos autores a negar la posibilidad de inferir relaciones causales a partir de la homología entre los patrones. Según Scholtz, las ontogenias deben concebirse como series de patrones potencialmente independientes (ya sean estructurales o temporales) ninguno de los cuales juega un papel nuclear en la organización de un grupo de organismos. La metodología comparada, en definitiva, no permite inferir relaciones causales; sólo la independencia evolutiva de un carácter. Coincidimos con la advertencia de Scholtz sobre las consecuencias de extrapolar el carácter teleológico del desarrollo individual a la totalidad de las ontogenias que conforman un cierto ‘tipo embriológico’. En efecto, la distinción entre la ‘teleología individual’ y la ‘teleología evolutiva’ revela la importancia de la morfología comparada para la postulación de cualquier hipótesis mecanicista en torno a las causas ontogenéticas de la evolución. Sin embargo, el pesimismo de Scholtz sobre la imposibilidad de inferir ningún tipo de relación causal a partir de la identidad de los estadios ontogenéticos nos parece exagerado. Teniendo en cuenta la asimetría entre la causalidad ontogenética y la causalidad histórica, la complejidad causal que gobierna la homología estructural puede abordarse desde una perspectiva mecanicista.

La mayoría de los teóricos de la evo-devo ha tratado de reformular el concepto mecanicista de homología estructural. La primera tentativa en este sentido había sido

¹⁷⁰ L. Nuño de la Rosa y A. Etxeberria, “Pattern and Process in Evo-Devo: Descriptions and Explanations,” en *EPSA09:2nd Conference of the European Philosophy of Science Association*.

¹⁷¹ Gilbert y Bolker, “Homologies of process and modular elements of embryonic construction.”

¹⁷² Scholtz, “Homology and ontogeny”; Scholtz, “Baupläne versus ground patterns.”

ya ensayada por Spemann, a partir de los sorprendentes resultados a los que dio lugar la manipulación experimental del ojo vertebrado¹⁷³. En el desarrollo normal, el cristalino se forma por el aumento e invaginación del tejido epidérmico en contacto con la vesícula óptica, pero si se sustrae el cristalino (como demostró Gustav Wolff (1834-1913) para al salamandra), este se regenera a partir de las células del iris, de origen nervioso. Ambos cristalinos son estructuralmente idénticos, pero se derivan de tejidos diferentes. Más tarde, a partir de experimentos de trasplante de tejido óptico, Spemann demostró que la diferenciación de la vesícula óptica depende de que haya contacto con el ectodermo. Reinterpretando el concepto de homoplasia de Lankester, Spemann define la homología desde una perspectiva mecanicista: al igual que los organismos que resultan de los blastómeros de un cigoto, las lentes pueden considerarse homólogas, y el único modo de comprender causalmente este fenómeno morfológico consiste en postular que las estructuras idénticas proceden de “esbozos dotados de potencialidades idénticas” sometidos a la misma “influencia”.

Conservando el espíritu de Spemann¹⁷⁴, otros biólogos evolucionistas han tratado de identificar los procesos ontogenéticos que se mantienen en la generación de estructuras homólogas, distinguiendo los procesos que explican la originación de las partes de aquellos que dan cuenta de su conservación.

Según Wagner y Misof¹⁷⁵, la identidad de los módulos morfológicos se mantiene por constricciones *morfoestáticas* parcialmente desacopladas de los procesos que los generan (constricciones *generativas*). Los mecanismos morfoestáticos no sólo permiten a las partes ontogenéticamente individualizadas ser autónomas frente a estímulos epigenéticos y ambientales, sino que constriñen también los efectos fenotípicos de la variación genética. Una estructura morfológica puede estar constreñida ontogenéticamente y, por tanto, ser evolutivamente estable independientemente de los procesos y entidades a otras escalas de organización como los genes y los procesos ontogenéticos. En el caso de la regeneración de lentes, por ejemplo, no importa el origen de las células siempre que estas sean capaces de interactuar con otras para construir y estabilizar el carácter. En este sentido, los mecanismos morfoestáticos explican la estabilidad evolutiva de los homólogos y la variabilidad de los procesos generativos, lo cual permite ofrecer una definición mecanicista de homología: según el ‘concepto biológico de homología’ acuñado por Wagner, son homólogos aquellos rasgos que comparten las mismas constricciones del desarrollo¹⁷⁶. Newman y Müller proponen un escenario similar para explicar el origen y el mantenimiento de la organización morfológica: en una primera fase, los procesos *generativos* (de naturaleza mecánica y física) habrían originado ciertas estructuras; en una segunda fase, procesos de *inte-*

¹⁷³ Cfr. Hall, “Balfour, Garstang and de Beer”; Laubichler, “Homology in development and the development of the homology concept.”

¹⁷⁴ Recuperando a Spemann, Gavin de Beer (*Homology, an Unsolved Problem*) volvió a conectar el problema de la homología con la embriología, sentando la base de los debates contemporáneos.

¹⁷⁵ Wagner y Misof, “How can a character be developmentally constrained despite variation in developmental pathways?.”

¹⁷⁶ Wagner, “The biological homology concept.”

gración como la regulación genética habrían aumentado la autonomía de las estructuras con respecto a los procesos generativos. Sin embargo, en lugar de definir la homología en función de los mecanismos conservativos, Newman y Müller optan por reformular la definición clásica de homología: “una organización estructural que mantiene bloques de construcción idénticos a pesar de la variación en su composición molecular, ontogenética y genética”¹⁷⁷. Striedter defiende una posición análoga, recuperando la metáfora waddingtoniana del paisaje epigenético desde una perspectiva comparada: los ‘homólogos epigenéticos’ pueden definirse como “fondos del valle (atractores) equivalentes en los paisajes epigenéticos” que “han reaparecido continuamente en las ontogénias de organismos individuales desde su origen en una población ancestral de organismos”¹⁷⁸.

El debate contemporáneo en torno a la explicación ontogenética de la homología derivada de la asimetría entre la identidad morfológica y los procesos generativos tiene importantes consecuencias epistemológicas y ontológicas. Por un lado, la noción de homología de procesos pone en cuestión el significado ontológico clásicamente atribuido a los patrones y los procesos biológicos, dado que estos últimos no se conciben ya como causas sino como fenómenos que requieren explicación. En este sentido, el *explananda* de la evo-devo se enriquece y la división epistemológica entre descripción y explicación asociada a los patrones y los procesos se disuelve. Por otro lado, la estabilidad de las morfologías, irresoluble bajo la óptica de la mera herencia genética pero tampoco desde una perspectiva simple de la comunidad de desarrollo, se convierte en un fenómeno mucho más complejo. De hecho, la cuestión de la estabilidad de la forma se está convirtiendo en un problema conceptualmente análogo a uno de los desafíos más fascinantes de la biología molecular: el plegamiento de las proteínas. Al igual que una proteína puede alcanzar su estructura tridimensional a través de diversas vías de plegamiento, partes morfológicas idénticas pueden generarse en el interior de un mismo individuo o en diferentes organismos mediante trayectorias ontogenéticas distintas¹⁷⁹. Sin embargo, mientras la estabilidad de la estructura tridimensional de una proteína es de una naturaleza bien conocida (representa la energía libre mínima entre todos los estados posibles) la estabilidad estructural de la forma anatómica todavía es misteriosa.

Los planes corporales

La explicación de la estabilidad evolutiva de los grandes planes corporales animales es uno de los grandes desafíos de la evo-devo contemporánea. Como vimos en la

¹⁷⁷ Müller, “Homology,” 58-59.

¹⁷⁸ G. F. Striedter, “Stepping into the same river twice: homologues as recurring attractors in epigenetic landscapes,” *Brain, Behavior and Evolution* 52, n.º. 4 (2000): 218-231.

¹⁷⁹ Sobre las implicaciones en torno a la causalidad formal del problema del plegamiento de las proteínas, véase L. Nuño de la Rosa y F. M. Pérez Herranz, “The problem of Form in molecular biology,” en *Philosophical Essays on Physics and Biology*, ed. J. L. González Recio (Hildesheim, Zürich, New York: Georg Olms Verlag, 2009), 128-150.

primera parte, la biología comparada ha reconocido el carácter discreto de los *Baiiplane* animales desde diversas perspectivas: anatómicamente, el criterio topológico ha permitido caracterizar un número limitado de planes corporales, la embriología comparada ha identificado el estadio ontogenético en el que estos últimos encontrarían su manifestación morfológica más plecara, y la paleontología ha caracterizado la estabilidad evolutiva de los planes corporales desde su explosión cámbrica. En el capítulo 3 hemos comprobado también cómo en el marco de la morfología funcional, la estabilidad evolutiva de los planes corporales se ha atribuido a la integración funcional de las partes. Desde la perspectiva de la generación de la forma de la que nos ocupamos ahora, la evo-devo ha tratado de explicar, de diversos modos, la relación causal entre el origen ontogenético y evolutivo de los *Baiiplane*.

Como vimos arriba, la genética evolutiva del desarrollo explica el estadio filotípico en virtud de un patrón de expresión genética común a todos los filos animales. Algunos autores infieren de la comunidad de la genética regulatoria la estructura morfológica del Urbilateria; otros reconocen que la hipótesis del zootipo no afirma nada sobre la morfología visible del proto-animal, pues se trata de un sistema de información posicional que no codifica necesariamente ninguna estructura particular¹⁸⁰.

Por su parte, la explicación morfogenética de la estabilidad de los planes corporales ha apelado a los eventos interactivos que tienen lugar en el estadio filotípico. Tanto desde una perspectiva sistémica¹⁸¹ como morfogenética se ha postulado que la constricción del plan corporal en el estadio filotípico se explica por las dramáticas consecuencias que su alteración tendría en el desarrollo posterior, dado que—como apuntábamos al abordar el problema de la integración orgánica—los eventos interactivos que tienen lugar en el estadio previo a la organogénesis afectan a la totalidad del embrión. No obstante, este tipo de estrategia explicativa sólo permite dar cuenta de la estabilidad genética de los planes corporales animales. Recientemente, Salazar-Ciudad¹⁸² ha ensayado una explicación de los distintos ‘tipos ontogenéticos’ en virtud de la combinatoria de los mecanismos ontogenéticos.

3.3.2. El origen de la forma

Junto a la tipología, la teleología ha sido el otro gran anatema que la teoría sintética ha procurado conjurar de la biología moderna. En 1978 Mayr afirmaba que las disciplinas convergentes en la teoría sintética habían refutado el finalismo tanto desde una perspectiva fenomenológica como causal: por un lado, la paleontología habría confirmado la ausencia de tendencias evolutivas; por otro, la biología molecular habría de-

¹⁸⁰ Slack, Holland, y Graham, “The zootype and the phylotypic stage.”

¹⁸¹ W. Wimsatt, “Echoes of Haeckel? Reentrenching Development in Evolution,” en *From embryology to evo-devo*, ed. J. Maienschein y M. Laubichler (Cambridge: MIT Press, 2007).

¹⁸² I. Salazar-Ciudad, “Morphological evolution and embryonic developmental diversity in metazoa,” *Development* 137, n.º. 4 (2010): 531-539.

mostrado que el cambio genético sólo puede ser aleatorio¹⁸³. Sin embargo, al igual que—como hemos argumentado en la primera parte—muchos de los malentendidos respecto a la concepción morfológica de la unidad de plan dependen de la noción de tipo asumida por la Síntesis Moderna, creemos que muchas de las reticencias hacia la teleología se diluyen si esta deja de asociarse con una “tendencia finalista hacia la perfección”¹⁸⁴. Es cierto que—como ha denunciado Rieppel¹⁸⁵—la orientación platónica de la evolución racional defendida por ciertos estructuralistas de procesos ha contribuido a esta visión de la teleología, ligándola con la asunción de algún tipo de consciencia que guía el diseño de los procesos naturales. La teleología, sin embargo, implica que ciertas transformaciones demuestran una lógica hacia el cambio en una dirección determinada, no hacia la perfección. Es en este sentido en el que las disciplinas morfológicas que convergerían en la evo-devo contemporánea vienen cuestionando, desde finales de los setenta, la aleatoriedad del cambio evolutivo en su doble dimensión fenomenológica y causal. Como vimos en la primera parte, la investigación del tempo y el modo de la evolución ha traído aparejado un creciente interés por la direccionalidad del cambio evolutivo y, en general, por la lógica del morfoespacio. Desde la perspectiva causal, la evo-devo, en su doble vertiente genética y morfogenética, se ha poblado de términos ‘teleológicos’ (posibilidades, potencialidades, disposiciones...) en relación al cambio evolutivo, que frente a la contingencia darwinista subrayan la ‘inherencia’¹⁸⁶, es decir, la tendencia hacia la organización y el cambio en determinadas rutas. La evo-devo recupera, así, la concepción del cambio orgánico que había caracterizado a la tradición morfológica: la dialéctica aristotélica entre potencia y acto, que explica la ontogénesis como un despliegue de potencialidades, se proyecta—como veremos enseguida—a la escala evolutiva.

La creatividad del desarrollo: la explosión cámbrica y las novedades evolutivas

Como apuntábamos arriba, la genética evolutiva del desarrollo concibe las novedades evolutivas como resultado de alteraciones en la caja de herramientas genética que daría cuenta de la unidad de la organización animal. En este marco teórico, las mutaciones que proveyeron la variación sobre la que habría actuado la selección natural pueden clasificarse en cuatro grandes categorías¹⁸⁷: mutaciones cis-regulatorias¹⁸⁸, mutaciones estructurales, duplicaciones genéticas y eliminación de genes. En cuanto al origen de los grandes planes corporales, la explicación genética más extendida de

¹⁸³ E. Mayr, “La evolución,” *Investigación y ciencia* 26 (1978): 6.

¹⁸⁴ *Ibid.*

¹⁸⁵ Rieppel, “Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes.”

¹⁸⁶ E. M. Neumann-Held y C. Rehmann-Sutter, eds., “Inherency in the Evolution of Developmental Mechanisms,” en *Genes in development: re-reading the molecular paradigm* (Duke University Press, 2006), 38-73.

¹⁸⁷ Hoekstra y Coyne, “The Locus of Evolution”; De Robertis, “Evo-Devo.”

¹⁸⁸ Carroll, Grenier, y Weatherbee, *From DNA to diversity*; Davidson, *Genomic regulatory systems*.

la explosión cámbrica arguye que los cambios ambientales aumentaron la tasa mutacional o desataron ‘variación oculta’, de modo que la diversificación de los *Baupläne* se percibe como una especialización de potenciales ya presentes en el Urbilateria¹⁸⁹.

Al igual que en el caso de la homología, el problema de la explicación genética del origen de la forma reside en la concepción de causalidad implícita en las hipótesis explicativas manejadas por la genética evolutiva del desarrollo, a saber: la asunción de una correspondencia directa entre los cambios genéticos y las transformaciones morfológicas.

En el caso del origen de los planes corporales, cuando se apela a la explosión mutacional para dar cuenta de la explosión morfológica del Cámbrico, la correlación que se postula entre el incremento de la tasa mutacional y la diversificación morfológica no nos informa sobre los procesos ontogenéticos subyacentes¹⁹⁰. Incluso autores pertenecientes a la escuela de la genética evolutiva del desarrollo han denunciado la asunción según la cual, los genes reguladores que controlan la formación de los protostomos y deuterostomos actuales habrían gobernado la formación de estructuras similares en los ancestros comunes a ambos clados. En este contexto, Erwin¹⁹¹ ha sugerido un escenario alternativo para la explosión cámbrica según el cual, muchas de las moléculas regulatorias conservadas en los Bilateria no estarían implicadas tanto en la morfogénesis de formas complejas (la morfogénesis de los corazones y los ojos de artrópodos y vertebrados) como en la especificación de tipos celulares (la formación de músculos contráctiles o de células fotoreceptivas). Desde esta perspectiva, el Urbilateria habría sido un organismo mucho más sencillo de lo que suele suponer la genética evolutiva del desarrollo; los elementos regulatorios habrían evolucionado para controlar vías morfogenéticas más sofisticadas implicadas en la formación de estructuras complejas, pero en muchos casos habrían aparecido independientemente en distintos clados.

El escenario molecular que acabamos de describir es compatible con la explicación morfogenética del Cámbrico de Newman y Müller¹⁹², quienes han defendido la capacidad de la ‘caja de herramientas ontogenética’ para explicar el origen de los planes corporales básicos: al igual que las propiedades genéricas de las células permiten dar cuenta del desarrollo temprano, el Cámbrico puede interpretarse como un período de experimentación en las reglas de interacción celular, dotadas de diferentes capacidades de generación y estabilización de estructuras morfológicas. Los primeros organismos multicelulares pudieron ser masas celulares simples y débilmente organizadas cuya forma estaría, en gran parte, determinada por sus propiedades físicas. Este mun-

¹⁸⁹ Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución*, 1172.

¹⁹⁰ Erwin, “The origin of animal body plans.”

¹⁹¹ Ibid.

¹⁹² S. A. Newman y G. B. Müller, “Epigenetic mechanisms of character origination,” *Journal of Experimental Zoology* 288, n.º. 4 (2000): 304-317; S. A. Newman y W. D. Comper, “Generic’ physical mechanisms of morphogenesis and pattern formation,” *Development* 110, n.º. 1 (1990): 1-18; S. A. Newman, “The developmental-genetic toolkit and the molecular homology-analogy paradox,” *Biological Theory* 1, n.º. 1 (2006): 12-16.

do ‘pre-mendeliano’ se habría caracterizado por una mayor plasticidad ontogenética donde la herencia genética y la realización fenotípica estarían vinculadas de un modo más flexible, de modo que muchos fenotipos estarían asociados con un número reducido de genotipos¹⁹³. Un mecanismo semejante sería capaz de explorar, en un período de tiempo relativamente breve, una gran diversidad de morfologías sin alterar la caja de herramientas molecular básica¹⁹⁴. En este escenario, la causalidad rectora del origen de los *Baupläne* animales no habría dependido tanto de programas de expresión genética como de las propiedades físico-químicas de los conjuntos celulares y tisulares implicados; las propensiones de los agregados visco-elásticos para formar estructuras agujereadas, tubulares, multilaminares y segmentadas habrían dado lugar a un abanico de estructuras orgánicas genéricas. Más tarde, esta variedad de formas básicas pudo ser elaborada por la selección natural, que habría estabilizado los procesos generativos dando lugar a un mapeo genotipo-genotipo más estrecho que habría restringido el potencial evolutivo¹⁹⁵.

En cuanto a las *novedades evolutivas*, aquellas partes sin un equivalente homólogo que se incorporaron a planes corporales ya existentes, tanto la perspectiva genética como la morfogenética reconocen que las redes genéticas regulatorias juegan un rol esencial. La genética evolucionista es, sin embargo, incapaz de distinguir los cambios genéticos causalmente relacionados con el origen de novedades de aquellos simplemente coincidentes. Incluso los genes Hox se han convertido en objeto de sospecha en este sentido: ¿son las macromutaciones homeóticas el pilar evolutivo de las grandes transformaciones morfológicas o el resultado de una modificación secundaria del proceso ontogenético para canalizar la construcción de los planes corporales?¹⁹⁶ Desde la perspectiva morfogenética, cualquier gen implicado en una innovación sólo es morfogenéticamente relevante en el contexto de las interacciones moleculares, celulares y tisulares que generan el nuevo carácter¹⁹⁷. Para comprender las novedades evolutivas es obligatorio distinguir entre la causalidad formal y la causalidad eficiente o—en la terminología de Müller—entre las condiciones iniciadoras y realizadoras¹⁹⁸.

Las *condiciones iniciadoras*, es decir, las causas que desencadenan la variación morfológica, pueden ser muy variadas: cambios comportamentales y funcionales, presión mutacional, selección indirecta... Como apuntábamos al abordar el problema

¹⁹³ Newman y Müller, “Epigenetic mechanisms of character origination”; Newman y Comper, “‘Generic’ physical mechanisms of morphogenesis and pattern formation.”

¹⁹⁴ Newman, “The developmental-genetic toolkit and the molecular homology-analogy paradox.”

¹⁹⁵ J. W. Valentine, “Late Precambrian bilaterians: grades and clades,” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91, n.º. 15 (1994): 6751-6757.

¹⁹⁶ G. E. Budd, “Does evolution in body patterning genes drive morphological change—or vice versa?,” *BioEssays* 21, n.º. 4 (1999): 326–332.

¹⁹⁷ Müller y Wagner, “Novelty in evolution”; Müller y Newman, “The Innovation Triad”; S. A. Newman y G. B. Müller, “Origination and innovation in the vertebrate limb skeleton: an epigenetic perspective,” *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 304, n.º. 6 (2005): 593–609; Müller.

¹⁹⁸ Müller, “Epigenetic Innovation.”

de la adaptabilidad, la integración epigenética de cambios ambientales se ha demostrado uno de los mecanismos generadores de novedades evolutivas más poderosos en este sentido. Schmalhausen y Waddington fueron pioneros en reconocer el potencial evolutivo de la plasticidad del desarrollo en relación con las señales ambientales. Las consecuencias de la plasticidad para la dinámica evolutiva han recibido una atención creciente en la biología evolutiva de los últimos años, dando lugar a una nueva síntesis (la llamada la ecología evolutiva del desarrollo) que integra ecología, fisiología e historia vital¹⁹⁹. La plasticidad ontogenética es capaz de generar innovaciones morfológicas que, a lo largo de varias generaciones, pueden estabilizarse mediante mecanismos de integración genética: a través de sus ‘normas de reacción’ adaptativas, el organismo puede alterar su fenotipo sin necesidad de crear variación *de novo* y posteriormente acumular cambios genéticos que estabilicen alternativas morfológicas latentes²⁰⁰. Desde la perspectiva poblacional, la influencia del ambiente en los procesos ontogenéticos tiene la gran ventaja evolutiva (frente a la mutación genética) de poder afectar simultáneamente a varios miembros de la población.

Ahora bien: desde la perspectiva morfogenética, la clave para comprender las novedades reside en las *condiciones realizadoras* de una innovación, es decir, aquellas condiciones, dependientes de las propiedades generales de los sistemas generativos, que permiten que se realicen los cambios desatados por las condiciones iniciadoras, ya sean genéticas, comportamentales o ambientales. En particular, la combinación de los equilibrios temporalmente estables y los fenómenos de umbral explica cómo la variación continua de parámetros ontogenéticos puede resultar en fenómenos discontinuos. Desde la perspectiva morfogenética, las novedades evolutivas emergen, por tanto, como efectos secundarios de modificaciones de los sistemas de desarrollo; así, un cambio de contexto, iniciado por heterocronía o heterotopía, puede conducir a la formación de nuevas morfologías a partir de capacidades interactivas preexistentes.

La distinción entre condiciones iniciadoras y realizadoras o—en términos filosóficos—entre la causalidad eficiente y formal, permite aclarar algunos de los malentendidos que señalábamos arriba en relación a la concepción de la evolución defendida por la DST y ciertas interpretaciones de la ecología evolutiva del desarrollo. Desde la perspectiva morfogenética, los factores ambientales no se conciben como las causas de una novedad, sino como los valores de una variable cuyo cambio provoca la generación de un nuevo rango de morfologías. Un cambio ambiental, por ejemplo, puede alterar la concentración de sodio en el medio embrionario, provocando la modificación de las propiedades adhesivas de las células que, a su vez, dará lugar a dramáticas transformaciones morfológicas. Ante una constatación semejante, la DST proclamaría que el sodio demuestra ser un factor más en la determinación de la forma y que pertenece, de hecho, al sistema ontogenético. Sin embargo, desde la perspectiva morfogenética, la causa de la transformación morfológica no es el cambio del sodio, sino

¹⁹⁹ Gilbert, “Ecological Developmental Biology”; Gilbert y Epel, *Ecological developmental biology*.

²⁰⁰ M. J. West-Eberhard, *Developmental plasticity and evolution* (USA: Oxford University Press, 2003).

del valor de la variable de adhesión de las células. La explicación del origen de una nueva estructura exige incorporar la causa eficiente del cambio (en este caso, la alteración de la concentración de sodio en el entorno embrionario), pero la clave que permite comprender y por lo tanto reproducir la emergencia de una nueva estructura morfológica reside en la causalidad formal que gobierna la dinámica morfogenética (en este caso, la adhesión diferencial).

La vuelta de las potencias: de las constricciones a la evolucionabilidad

La exploración del carácter creativo del desarrollo llevada a cabo por la evo-devo no se limita a la cuestión del origen evolutivo de la forma, sino que ha transformado radicalmente la comprensión causal de la estabilidad de las morfologías. Si en la década de los ochenta el imperio del adaptacionismo y la biología molecular hizo que el debate en torno a la relación entre evolución y desarrollo se centrara en la noción ‘negativa’ de restricción, subrayando las limitaciones que los sistemas ontogenéticos imponen a la variación molecular, en los últimos años la evo-devo ha enfatizado el potencial generativo de las constricciones: los sistemas ontogenéticos no sólo restringen el conjunto de formas posibles, sino que proporcionan nuevas oportunidades para el cambio evolutivo²⁰¹. De otro modo: el rol que juega el desarrollo en la evolución no consiste en constreñir sino en generar la variación morfológica, determinando qué es posible (“las reglas generativas—dice Rieppel—guían la actualización de la forma biológica dentro del ‘reino de lo posible’”²⁰²) y, entre esto, lo más probable²⁰³. La evo-devo no sólo se propone, por tanto, investigar cómo los mecanismos ontogenéticos constriñen las formas posibles para la selección, sino también cómo las propiedades de los sistemas ontogenéticos facilitan la evolución fenotípica y cómo evolucionan los propios mecanismos generativos²⁰⁴. Con el fin de capturar la creatividad del desarrollo en todas las dimensiones de la evolución morfológica, la evo-devo contemporánea ha desarrollado nuevos conceptos como la ‘variabilidad’ y la ‘evolucionabilidad’ que incorporan a la teoría evolutiva principios generativos ausentes en el marco sintético²⁰⁵.

²⁰¹ Gould, *La Estructura de la Teoría de la Evolución*; Alberch, “The generative and regulatory roles of development in evolution”; Alberch, “The logic of monsters.”

²⁰² Rieppel, “Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes,” 299.

²⁰³ Alberch, “The generative and regulatory roles of development in evolution”; G. B. Müller y S. A. Newman, “Origination of Organismal Form: The Forgotten Cause in Evolutionary Theory,” en *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology* (Bradford Books, 2003), 3-10; I. Salazar-Ciudad, “Developmental constraints vs. variational properties: how pattern formation can help to understand evolution and development,” *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 306B, n.º 2 (2006): 107-125.

²⁰⁴ Wagner, Chiu, y Laubichler, “Developmental Evolution as a Mechanistic Science”; Arthur, “The concept of developmental reprogramming.”

²⁰⁵ Müller y Newman, “The Innovation Triad”; Newman y Müller, “Epigenetic mechanisms of character origination.” Sobre el carácter creativo del desarrollo frente al carácter ‘destrutivo’ de la selección, véase Arthur, *The origin of animal body plans*, 1.4.

La investigación de la *variabilidad* de los mecanismos ontogenéticos permite formular predicciones inconcebibles en el paradigma darwinista²⁰⁶. Mientras en el marco sintético la evolución sólo puede explicarse mediante la inferencia a *posteriori* de hechos históricos, la evo-devo supone que, dadas las propiedades generativas de los sistemas de desarrollo, sólo puede obtenerse un número limitado de soluciones fenotípicas, lo que permite determinar las relaciones entre diferentes fenotipos y comparar el rango de morfologías posibles con las formas naturales.

Ahora bien: el modo en el que los distintos programas de investigación que confluyen en la evo-devo son capaces de predecir el rango de morfologías que pueden generar los mecanismos ontogenéticos es muy distinto. Al limitarse a establecer correspondencias entre las rutas genéticas y las estructuras morfológicas, la genética evolutiva del desarrollo puede predecir pero no *reproducir* la variación posible asociada a cierto sistema morfológico. Por el contrario, la perspectiva morfogenética es, en principio, capaz de simular las rutas filogenéticas disponibles para cada tipo ontogenético. Como vimos en el capítulo anterior, la investigación de las propiedades variacionales de los mecanismos ontogenéticos que se conjugan en el desarrollo es capaz de predecir el abanico de morfologías que pueden generar si se alteran los valores de las variables que interactúan dinámicamente en la formación de patrones.

La acogida de las virtudes predictivas de la evo-devo no ha sido siempre entusiasta. Muchos autores han censurado el ‘determinismo idealista’ del estructuralismo de procesos, acusándolo de ignorar la historicidad y mutabilidad de las leyes ontogenéticas²⁰⁷. En el contexto de este debate, Robert C. Richardson²⁰⁸ ha apostado por una solución más conciliatoria en relación al proyecto de Kauffman, argumentando que la genética de poblaciones y la evo-devo no son incompatibles, sino que se ocupan de dominios explicativos distintos: las estructuras estadísticas de Kauffman dan cuenta de los patrones generales que podemos esperar encontrar en la evolución de los sistemas genéticos regulatorios, mientras la genética de poblaciones explica la evolución de las formas orgánicas particulares. La morfología teórica ha contribuido a una visión similar de la evo-devo. Eble, por ejemplo, contrasta el carácter histórico y estadístico característico de la morfología empírica, marcada por la importancia del tiempo y el azar en la evolución, con la naturaleza ahistórica, determinista y mecanicista de las teorías de la morfología teórica, centradas en la modelización matemática²⁰⁹.

Si bien esta división de objetivos epistemológicos puede aplicarse a ciertos proyectos teóricos pertenecientes a la evo-devo, la perspectiva morfogenética demuestra una comprensión mucho más compleja de la relación entre historia y desarrollo que incorpora la contingencia histórica y la mutabilidad de la ontogenia en la comprensión causal de los procesos evolutivos. Por un lado, el espacio de lo posible evolucionario

²⁰⁶ Müller, “Six Memos for Evo-Devo.”

²⁰⁷ P. E. Griffiths, “Darwinism, process structuralism, and natural kinds,” *Philosophy of Science* 63, n.º. 5 (1996): 1–9.

²⁰⁸ R. C. Richardson, “Complexity, self-organization and selection,” *Biology and Philosophy* 16, n.º. 5 (2001): 653–682.

²⁰⁹ Eble, “Theoretical morphology.”

na en la historia de los clados, de modo que las morfologías posibles no son igualmente probables en cada estadio en la evolución de un taxón; dado que—como vimos arriba—los mecanismos ontogenéticos pueden variar a lo largo de la evolución sin que por ello se vean afectadas las morfologías que generan, las posibilidades evolutivas de un sistema ontogenético están también sujetas a variación. Por otro lado—como subrayó Alberch²¹⁰, el orden evolutivo resulta de la combinatoria de agentes deterministas a dos escalas (la dinámica del desarrollo y la selección natural), pero se trata de un determinismo relativo, pues la escala epigenética emerge como un reino de determinismo entre dos fuentes de incertidumbre: desde el punto de vista del desarrollo, el término ‘predisposición ontogenética’ es preferible al de ‘programa’, pues aunque la embriogénesis parezca determinista a escala macroscópica, donde el comportamiento de los agregados celulares muestra una coordinación global, la escala celular se comporta de un modo más estocástico²¹¹; desde la perspectiva poblacional, la contingencia histórica que resulta de la interacción entre las constricciones ontogenéticas y la selección natural introduce un nuevo elemento de incertidumbre: las formas más probables desde el punto de vista de las propiedades dinámicas de un sistema ontogenético pueden o no ser seleccionadas. En este sentido, la dinámica del desarrollo y la selección natural no son ‘filtros’ independientes: al seleccionarse un fenotipo se selecciona también un sistema ontogenético que, sujeto a la contingencia histórica, abrirá un nuevo abanico de potencialidades²¹².

Si la noción de variabilidad articula la relación entre la variación genética, las capacidades generativas de los sistemas ontogenéticos y la variación fenotípica, el concepto de *evolucionabilidad* se ha convertido en el instrumento conceptual esencial para comprender la relación entre la variabilidad ontogenética y la selección natural. A diferencia del el estructuralismo de procesos, la evo-devo no limita el rol de la selección natural a descartar las formas no aptas del morfoespacio generado por los sistemas ontogenéticos. Al contrario: desde sus inicios, la evo-devo ha reconocido que la selección debería favorecer aquellos sistemas generativos que aumenten el potencial evolutivo de sus portadores²¹³, lo cual transforma radicalmente la propia concepción de la selección natural, que deja de ser, exclusivamente, un mecanismo productor de adaptaciones; este nuevo nivel de selección, que “no actúa ni sobre el fenotipo ni sobre el genotipo, sino sobre las propiedades emergentes de los sistemas ontogenéticos”²¹⁴, se concibe como un proceso que, al promover la capacidad de evolucionar, selecciona mecanismos generadores de adaptabilidad (es decir, de variación no letal) que hacen que la propia evolución sea posible.

²¹⁰ Alberch, “Convergence and parallelism in foot morphology in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. I. Function.”

²¹¹ Oster y Alberch, “Evolution and bifurcation of developmental programs,” 444.

²¹² Alberch, “The logic of monsters,” 46.

²¹³ Depew y Weber, *Darwinism evolving*.

²¹⁴ Alberch, “From genes to phenotype.”

La cuestión la evolucionabilidad estuvo implícitamente presente desde las primeras conceptualizaciones de la noción de constricción. Riedl²¹⁵, por ejemplo, interpretó las constricciones como una condición necesaria de la evolucionabilidad, que se vería obstaculizada si se enfrentara a un número muy elevado de grados de libertad²¹⁶. No obstante, el término ‘evolucionabilidad’ (*evolvability*) fue paradójicamente acuñado por Dawkins²¹⁷, precisamente cuando, en el proceso de construcción de un programa de evolución artificial, se vio obligado a introducir la embriología para conectar las secuencias genéticas con las ‘bioformas’ sujetas a evolución. La incorporación de una función que permitiese relacionar los cambios en las secuencias genéticas con la variación fenotípica reveló una conclusión esencial: para que un sistema sea evolucionable, las mutaciones han de afectar a la organización del sistema ontogenético de modo que den lugar a resultados viables con una probabilidad suficientemente alta. Desde entonces, la cuestión de la evolucionabilidad ha cobrado un protagonismo creciente en evo-devo, si bien su conceptualización es, de nuevo, muy distinta en función de las distintas nociones de causalidad que se manejan en evo-devo. Con un espíritu similar al de Dawkins, Gerhart y Kirschner²¹⁸ han investigado las propiedades de los procesos genéticos (la modularidad, la robustez, la conexión regulatoria débil y el comportamiento exploratorio) que facilitarían la generación de variación por mutación aleatoria. Desde la perspectiva morfogenética, la evolucionabilidad se hace depender de las propiedades de los sistemas ontogenéticos: la selección ha de favorecer aquellos sistemas generadores de patrones que muestran el equilibrio adecuado entre la estabilidad y la potencialidad para generar variabilidad fenotípica suficiente. Según Alberch²¹⁹, los umbrales ontogenéticos permitirían a los sistemas de desarrollo ser lo suficientemente estables frente a perturbaciones, pero no demasiado como para ser inmunes a la absorción del cambio.

El desarrollo de los conceptos de variabilidad y evolucionabilidad pone en evidencia cómo los mecanismos ontogenéticos actúan a la vez como unidades explicativas y como unidades de cambio evolutivo²²⁰. En este sentido, la nueva síntesis entre ontogenia y filogenia se rebela contra la dicotomía entre causas próximas y últimas, investigando “cómo el desarrollo (causalidad próxima) afecta a la evolución (causalidad última) y cómo el propio desarrollo ha evolucionado”²²¹.

El nuevo énfasis en la mutabilidad de los sistemas ontogenéticos ha traído consigo una transformación radical del significado de los conceptos morfológicos. En el epi-

²¹⁵ Riedl, *Order in living organisms*.

²¹⁶ Cfr. Wagner y Laubichler, “Rupert Riedl.”

²¹⁷ R. Dawkins, “The evolution of evolvability,” *Artificial life* 6 (1989): 201–220.

²¹⁸ J. Gerhart y M. Kirschner, *Cells, embryos, and evolution: Toward a cellular and developmental understanding of phenotypic variation and evolutionary adaptability* (Malden, Mass.: Blackwell Science, 1997); M. Kirschner y J. Gerhart, “Evolvability,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95, n.º. 15 (1998): 8420.

²¹⁹ Alberch, “From genes to phenotype.”

²²⁰ von Dassow y Munro, “Modularity in animal development and evolution.”

²²¹ B. K. Hall, *Evolutionary developmental biology* (Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999), 4.

grafe anterior exploramos los diversos modos en los que la modularidad, la homología, las novedades y los planes corporales se explican desde la perspectiva del desarrollo; examinamos ahora cómo todos estos conceptos actúan también, en el marco de la evo-devo, como unidades explicativas de la evolución morfológica:

– En la evo-devo, la construcción modular de los animales no sólo se conceptúa como un *factum* que ha de ser explicado desde la perspectiva del desarrollo, sino que aparece como uno de los principales factores posibilitadores del cambio evolutivo. La investigación de la autonomía de los módulos ontogenéticos y, en particular, de los campos morfogenéticos, ha permitido comprender la modularidad como *mecanismo explicativo* de la evolución morfológica, dependiente, en gran medida, de la replicación y modificación de campos morfogenéticos, como las mandíbulas de los insectos o el caparazón de las tortugas. Y es que, como señalara Lewontin, la ‘casi-independencia’ de los caracteres permite que algunas trayectorias ontogenéticas cambien sin afectar a otras²²². Así, dado que la morfogénesis y el crecimiento pueden disociarse experimentalmente mediante estímulos como cambios en la temperatura, la heterocronía del crecimiento puede explotarse para el cambio evolutivo²²³. A su vez, la relativa independencia ontogenética de las partes explica que los homólogos puedan funcionar como “bloques de construcción de adaptación fenotípica”²²⁴, pues la selección natural puede actuar sobre ciertos módulos sin afectar a otros, incrementando la probabilidad de adaptación a regímenes selectivos complejos²²⁵. Desde esta perspectiva, los homólogos pueden redefinirse como unidades de evolución fenotípica ontogenéticamente individualizadas que comparten ciertas propiedades variacionales, determinando las dimensiones en las que puede ocurrir la variación y canalizando, así, la evolución morfológica. De este modo, la concepción ontogenética del concepto de tipo permite reconocer tanto los rasgos fijos como los variables: las constricciones del desarrollo no sólo explican la estabilidad de la forma, sino que, al mismo tiempo, dan cuenta de la evolucionabilidad morfológica²²⁶. El concepto ontogenético de homología captura así la dimensión positiva de las constricciones, que no se interpretan como limitaciones, sino como condiciones de establecimiento de un carácter, que posteriormente irá modificándose en sus aspectos no constreñidos, como el número de dedos en el caso de la extremidad vertebrada.

– También el concepto de *plan corporal* se ha interpretado como un concepto variacional²²⁷. Así, Gerhart y Kirschner²²⁸ han argumentado que el estadio filotípico tie-

²²² R. C. Lewontin, *The genetic basis of evolutionary change*, Columbia biological series 25 (New York: Columbia University Press, 1974).

²²³ Gould, *Ontogeny and phylogeny*, 237-238.

²²⁴ Wagner, “The biological homology concept.”

²²⁵ Véase también Gilbert, “Modular units allow certain parts of the body to change without interfering with the functions of other parts”, en Gilbert, *Developmental biology*.

²²⁶ Brigandt, “Typology now.”

²²⁷ Wagner y Laubichler, “Rupert Riedl.”

²²⁸ Gerhart y Kirschner, *Cells, embryos, and evolution*.

ne una función esencial en activar, orientar y situar los procesos del desarrollo posterior, de modo que, desde la perspectiva evolutiva, la estabilización del plan corporal puede ser positiva para la diversificación morfológica.

La interpretación de la modularidad, la homología y el plan corporal como conceptos variacionales permite superar las objeciones clásicamente dirigidas a las ideas mecanicistas de la noción de tipo, a saber: la historicidad y la variabilidad intrínsecas a las entidades biológicas. En primer lugar, las clases homeostáticas de propiedades se definen como clases históricas, pues “la agrupación de propiedades se mantiene en el tiempo por mecanismos de replicación o transmisión de la información entre los miembros de la clase”²²⁹. A su vez, la ‘imperfección’ en la transmisión de la información permite explicar la variabilidad de los mecanismos ontogenéticos. Como han señalado Rieppel y Wagner²³⁰, mientras los átomos admiten generalizaciones muy amplias, las clases biológicas están sujetas a leyes limitadas a dominios espacio-temporales cuyo alcance puede variar extraordinariamente. Si—como vimos en la primera parte—no todos los elementos de un carácter tienen que ser homólogos es precisamente porque algunas estructuras comparten ciertos mecanismos ontogenéticos pero difieren en otros. Así, los mismos módulos ontogenéticos pueden funcionar en los estadios tempranos del desarrollo de apéndices en drosófila y tetrápodos, lo que permite generalizaciones amplias a la hora de explicar los primeros estadios del desarrollo²³¹. Del mismo modo, los apéndices pareados de los gnathostomos comparten ciertos mecanismos ontogenéticos (la estructuración del eje antero-posterior), pero difieren en otros (esqueletogénesis). Precisamente porque la plasticidad de los mecanismos homeostáticos impide que sean universales—argumenta Wagner, los módulos ontogenéticos pueden evolucionar²³².

Las formulaciones (genética y morfogenética) de la evolucionabilidad que acabamos de describir dan cuenta de la capacidad *genérica* de los sistemas ontogenéticos animales para generar variación adaptativa. Ahora bien: aunque esencial para comprender la evolución de la multicelularidad en términos absolutos, creemos que esta aproximación al problema de la generatividad de los sistemas de desarrollo acota un programa de investigación limitado que refuerza, de hecho, la tesis según la cual la evo-devo se ocupa de explicar los aspectos genéricos de la evolución de la forma pero tiene poco que decir respecto a la historia particular de los linajes. Creemos que la investigación de las propiedades variacionales de los mecanismos ontogenéticos para explicar las particularidades de la evolución morfológica invalida esta visión de la evo-devo e inaugura un programa de investigación de la evolucionabilidad mucho más fértil. El estudio de la relación entre la variabilidad y la evolucionabilidad a lo

²²⁹ Boyd, “Kinds, complexity and multiple realization.”

²³⁰ Rieppel, “Modules, kinds, and homology”; Rieppel, “‘Type’ in morphology and phylogeny”; Wagner y Wagner, “Characters, units and natural kinds: an introduction”; Keller, Boyd, y Wheeler, “The illogical basis of phylogenetic nomenclature.”

²³¹ Griffiths, “Squaring the circle,” 217.

²³² Wagner, “Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity.”

largo de la evolución morfológica es todavía incipiente, pero algunos ejemplos permiten vislumbrar la fuerza explicativa de esta particular articulación entre ontogenia y filogenia.

Salazar-Ciudad y Jernval²³³ han explorado cómo las distintas propiedades variacionales de los mecanismos ontogenéticos pueden explicar las distintas tasas de disparidad (es decir, de variedad morfológica) observadas a lo largo de la evolución: como vimos en el capítulo anterior, los mecanismos ontogenéticos que implican una relación genotipo-fenotipo más compleja (los mecanismos morfodinámicos, donde la dinámica celular afecta la expresión genética) son capaces de generar un mayor rango de morfologías. En este sentido, podemos deducir que este tipo de mecanismos estarán probablemente implicados en la generación de novedades evolutivas. Desde la perspectiva de la evolucionabilidad, es probable que los mecanismos morfodinámicos se vean favorecidos en regímenes ambientales muy permisivos, donde darán lugar a una explosión de la disparidad morfológica; por su parte, los mecanismos morfoestáticos, definidos por una relación genotipo-fenotipo más estrecha, pueden evolucionar de un modo mucho más gradual, adaptándose más rápido y de un modo más ajustado a las presiones selectivas. En este sentido, una vez estabilizada la relación de ciertos fenotipos con su entorno, es esperable que, a lo largo de la evolución, los mecanismos morfodinámicos acaben siendo sustituidos por los morfoestáticos, pues, al implicar una relación genotipo-fenotipo más directa, evitarían la generación de formas aberrantes. La misma lógica puede dar cuenta de las extinciones: por un lado, los fenotipos pueden volverse demasiado complejos para producir variación adaptativa, dando lugar a una desaceleración de las tasas de innovación, lo cual puede conducir a la estasis o a la extinción; por otro lado, la selección interna es muy intensa en los mecanismos morfoestáticos, dado que requieren mucha más integración genética. Sea cual sea el mecanismo ontogenético, los fenotipos pueden volverse demasiado complejos para evolucionar, de modo que las únicas alternativas ontogenéticas disponibles consisten, o bien en simplificar el fenotipo, o bien producir en nuevos mecanismos ontogenéticos.

La cuestión de la variabilidad y la evolucionabilidad de los sistemas ontogenéticos revela la inconmensurabilidad de las aproximaciones poblacional y ontogenética al fenómeno evolutivo. Como vimos en el primer epígrafe, la teoría sintética limita la intervención de la biología del desarrollo a desentrañar el modo en el que los cambios evolutivos se habrían realizado en cada uno de los individuos que componen una población. Dado que para el adaptacionismo evolucionan las poblaciones, no los individuos, una de las críticas más recurrentes a la concepción ontogenética de la evolución es que esta sólo puede aplicarse si concebimos al filogenia como una especie de embriología individual. Sin embargo—como ha señalado Amundson²³⁴, para el estructuralismo no evolucionan los individuos sino las ontogenias, que no se concien-

²³³ I. Salazar-Ciudad y J. Jernvall, “How different types of pattern formation mechanisms affect the evolution of form and development,” *Evolution & Development* 6, nº. 1 (2004): 6-16.

²³⁴ Amundson, *The Changing Role of the Embryo*, 226.

ben como sistemas ontogenéticos individuales sino como sistemas generativos abstractos. El nuevo giro ontológico y epistemológico implicado por el “estructuralismo generativo”²³⁵ de la evo-devo opera tanto en las explicaciones ontogenéticas de la conservación de la forma como en aquellas que dan cuenta de su generación, ya sea de variaciones de tipos existentes como de la originación de los planes corporales o las novedades evolutivas. Sin embargo, si bien la regulación ontogenética de la unidad de plan pone en cuestión la omnipotencia de la selección natural, la explicación ontogenética de la estabilidad de la forma todavía permite considerar el desarrollo como la causalidad próxima de la evolución: aunque maniatada por las constricciones del desarrollo, puede argüirse que la selección provee, en definitiva, el porqué de las transformaciones específicas. Es al dar cuenta, no ya de la invarianza, sino de la generación y la transformación de las morfologías, cuando la evo-devo pone en evidencia el verdadero desafío filosófico que implica comprender la evolución a la luz del desarrollo; cuando, al partir de la pregunta por lo posible, pueden predecirse las formas generables por un sistema ontogenético, la identificación del desarrollo con las causas próximas deja de tener sentido. La capacidad evolutiva de la arquitectura ontogenética se manifiesta a nivel poblacional como un “rango de variación fenotípica”. En este contexto, el término ‘evolución’ recupera su significado originario, refiriéndose al proceso ontogenético de ‘despliegue’²³⁶, una idea que—como ha señalado Keller— implica un serio desafío a la teoría neodarwinista: los organismos no se conciben como el sustrato pasivo de la evolución, sino que aparecen como motor de su propia transformación²³⁷. En este sentido, las propiedades de los sistemas ontogenéticos se revelan sujetos inexplicables en el paradigma darwinista. La modularidad, por ejemplo, no es una propiedad individual que contribuya al éxito reproductivo de un organismo en particular, sino una propiedad variacional que sólo puede predicarse de un sistema ontogenético, de modo que los mecanismos por los que evoluciona han de ser distintos de los que rigen la adaptación ecológica²³⁸. La evo-devo y, particularmente, el programa morfogenético, no implica la integración de la biología del desarrollo en la Síntesis Moderna, sino que supone una alteración dramática de la estructura de la teoría evolutiva, una revolución morfológica (frente a la revolución lógica del darwinismo) que devuelve a la forma el protagonismo perdido en la era sintética.

4. CONCLUSIONES

- La estructura explicativa de la evolución instaurada con la genética de poblaciones implica dos estadios donde el azar y la necesidad se conjugan para dar cuenta de la dinámica evolutiva: por un lado, la *variación*, explicada por la lógica de la

²³⁵ Rieppel, “Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes.”

²³⁶ Ibid., 305.

²³⁷ Keller, *Making sense of life*, 40?

²³⁸ Wagner y Altenberg, “Perspective”; Wagner, “Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity”; Raff, *The shape of life*.

mutación y la recombinación de la genética mendeliana, se supone aleatoria, isotrópica y gradual; por otro lado, dado que el origen de la forma se considera arbitrario, su conservación o modificación se atribuye a las *necesidades* de la dinámica adaptativa.

- La cuestión central para explicar el sacrificio definitivo de la forma en el marco de la genética de poblaciones no reside en el triunfo genérico del gradualismo, sino en la imposición de la visión ‘atomeicista’ de la evolución. Para ello se revela imprescindible la separación entre evolución y desarrollo iniciada por Darwin y consumada por la genética de poblaciones y la teoría cromosómica de la herencia, que permitirá concebir tanto la evolución como el desarrollo en términos puramente genéticos: dado que la ontogénesis se concibe como una secuencia de expresión genética, la evolución puede formalizarse como un cambio en las frecuencias genéticas de las poblaciones.
- La reacción a la caracterización darwinista del proceso evolutivo vino tanto del frente descriptivo como del explicativo: en el marco de la caracterización del morfoespacio, las disciplinas morfológicas negaron que los patrones estructurales fueran los esperados por el modelo darwinista y que, por tanto, fueran explicables en el lenguaje de la genética de poblaciones; desde la perspectiva causal, la embriología se opuso en un doble sentido a la explicación darwinista: ni la herencia ni la combinatoria de la variación molecular y la selección natural son capaces de dar cuenta de las propiedades del morfoespacio. A partir de finales de los setenta, la ‘rebelión morfológica’ y la ‘rebelión mecanicista’ comenzaron a confluir en la emergencia de la evo-devo: la estructura del morfoespacio apunta a la lógica que gobierna la construcción de las formas posibles disponibles para la selección.
- Dependiendo de las distintas concepciones de la causalidad ontogenética, podemos distinguir dos grandes programas de investigación en evo-devo: la *genética evolutiva del desarrollo* define la evolución como el producto de cambios en los genes regulatorios, mientras la perspectiva *morfogenética* investiga los cambios en los mecanismos ontogenéticos a todas las escalas organizativas que aparecen vinculadas con cambios evolutivos. La ‘superioridad epistemológica’ del programa morfogenético reside en su capacidad de integrar el programa genético.
- En sus dos vertientes, la evo-devo se enfrenta a los problemas clásicos de la morfología desde una perspectiva mecanicista. Las constricciones del desarrollo permiten explicar las identidades morfológicas, mientras las propiedades variacionales de los sistemas ontogenéticos dan cuenta tanto de la variación de los homólogos como del origen de nuevas estructuras. La explicación ontogenética de la homología, las convergencias morfológicas, los planes corporales, el origen de los *Baupläne* animales y las novedades evolutivas permite retomar la tipología y la teleología desde una perspectiva causal: las capacidades variacionales de los mecanismos ontogenéticos permiten inferir las direcciones posibles del cambio evolutivo, así como integrar la historicidad y la variabilidad de los tipos.

Conclusiones

En la introducción a este trabajo constatábamos cómo el concepto de forma orgánica había desaparecido de la discusión filosófica asociada a la biología post-sintética por su asociación con el tipologismo. A lo largo de nuestra investigación, hemos tratado de demostrar que la gran dialéctica filosófica de la que dependen las distintas conceptualizaciones del concepto de forma orgánica no puede identificarse con el enfrentamiento entre el pensamiento poblacional y tipológico, tal y como han defendido los teóricos de la Síntesis Moderna y con ellos, la mayor parte de los filósofos de la biología contemporáneos, sino que se deriva de las dos distintos modos de organizar la diversidad morfológica practicados por la morfología y la taxonomía. En los tres capítulos que articulan la segunda parte hemos comprobado cómo las dos grandes ontologías de la biología asociadas a los objetivos epistemológicos de ambas disciplinas determinan la organización de la diversidad orgánica en clases y tipos, lo cual, a su vez, condiciona las distintas teorías explicativas de la forma que se han manejado en la biología funcional, la biología del desarrollo y la biología evolutiva. Si en nuestra tesis hemos optado por una organización temática de los dominios biológicos donde aparece el problema de la forma, con el fin de sistematizar nuestras conclusiones, resumimos estas dos grandes cosmovisiones de la forma orgánica en todas sus dimensiones (Cfr. Tabla 3).

		La forma como clase	La forma como tipo
Caracterización	<i>La caracterización de la forma</i>	Clases (taxones)/propiedades o rasgos	todo y parte Baüplane y homólogos
	<i>Forma y tiempo</i>	Taxonomía filogenética • Linajes de caracteres (apomorfias y sinapomorfias)	Morfología dinámica (morfología del desarrollo y morfología evolucionista) • Estabilidad morfológica (homología estructural y novedades evolutivas)
Explicación	<i>Forma y función</i>	Adaptación	Actividad y organización
	<i>La generación de la forma</i>	Factores determinantes de los rasgos morfológicos	Mecanismos generativos
	<i>La dinámica del morfoespacio</i>	Dinámica poblacional: azar molecular y lógica adaptativa	Estructuralismo generativo: las propiedades variacionales de los sistemas ontogenéticos

Tabla 3. *La forma como clase y la forma como tipo*

La forma como clase

Los objetivos epistemológicos de la taxonomía (la clasificación de las especies y, en el caso de la sistemática evolucionista, la explicación de la especiación) determinan la articulación de la diversidad orgánica alrededor del concepto de *clase*: (i) la forma como clase lógica (el ‘esencialismo taxonómico’ característico de la primera etapa de la obra de Linneo), (ii) la forma como clase estadística (la clasificación de las formas fundada en la ‘semejanza familiar’ practicada por el método de los ejemplares de la taxonomía post-linneana y la taxonomía numérica) y (iii) la forma como clase natural (característica de todas aquellas teorías que han reivindicado la concepción de los taxones como entidades reales o individuos). El ‘concepto tipológico de especie’, tal y como lo define la Síntesis Moderna, sólo puede imputarse al esencialismo taxonómico de la sistemática linneana. No obstante, ya sea como clases lógicas, agrupaciones estadísticas o clases naturales, los taxones se conciben como clases o conjuntos de individuos, comprendidos, a su vez, como agrupaciones de caracteres. Por otro lado, la centralidad de la especie obliga a la taxonomía a centrarse en las *diferencias* entre los rasgos que permiten dividir los grupos taxonómicos de mayor rango. Esta ontología de lo orgánico encontrará una continuidad natural en la formalización de los organismos como colecciones estadísticas de caracteres articulada por la genética de poblaciones.

El hecho de que el transformismo darwinista arranque de la problemática de la taxonomía y la sistemática explica, en gran parte, la caracterización de la fenomenología orgánica característica del darwinismo: por un lado, la perspectiva poblacional

debe interpretarse como un paso más en el reconocimiento progresivo de la heterogeneidad de las clases iniciado por la taxonomía pre-evolucionista; por otro, la revolución darwinista sólo puede comprenderse como una revolución lógica según la cual, las relaciones taxonómicas, hasta entonces basadas en la semejanza, se reinterpretan como relaciones genealógicas. La sistemática evolucionista y la cladística llevan la reinterpretación filogenética de la sistemática hasta sus últimas consecuencias; al definir la semejanza en virtud de la ascendencia común, los criterios morfológicos dejan de pertenecer a la definición de la homología y los planes corporales para convertirse en criterios meramente metodológicos de reconocimiento de relaciones filogenéticas. En nuestra era, la filogenética molecular ha terminado de disolver el vínculo entre morfología, filogenia y clasificación, pues la morfología (limitada al mapeo de caracteres morfológicos en cladogramas moleculares) ni siquiera interviene en la reconstrucción de las filogenias.

A su vez, la atomización de los organismos en clases de caracteres practicada por la organización taxonómica y poblacional de la fenomenología orgánica prepara el terreno para la *explicación externalista* del cambio orgánico característica del darwinismo. Este nuevo giro conceptual en el terreno causal está, a su vez, posibilitado por tres grandes apuestas teóricas radicalmente imbricadas:

- (1) En el terreno de la relación entre forma y función, la función biológica se reduce al problema de la *adaptación ecológica*, arraigado en la problemática de la diversidad específica asociada al hábitat característica de la sistemática y la biogeografía, y en el argumento del diseño de la teología natural británica. La conceptualización lógica de la diversidad orgánica heredada de la taxonomía y su reinterpretación en relación a la adaptación ecológica permite articular el adaptacionismo neodarwinista, donde los organismos se atomizan en rasgos diseñados por la selección natural para acometer óptimamente sus funciones.
- (2) En la tradición lógica, el problema de la morfogénesis se traduce en la cuestión de la determinación de la forma. La *concepción atómico-causa de la causalidad ontogénica* identifica las causas del desarrollo y de la herencia con los factores determinantes de rasgos fenotípicos, ignorando los procesos generativos. Este concepto de causa no está necesariamente relacionado con el determinismo genético: tanto en las discusiones de principios del siglo XX que enfrentaron al preformacionismo cromosómico con el epigenetismo citoplasmático como en el debate contemporáneo entre la DST y ciertos genetistas del desarrollo, tanto los defensores de los factores genéticos como aquellos de los factores citoplasmáticos y ambientales comparten una visión atómico-causa de la causalidad.
- (3) La explicación darwinista de la dinámica poblacional resulta de la combinatoria de las dos estrategias explicativas que acabamos de resumir. Por un lado, la concepción atómico-causa del desarrollo y de la herencia permite eliminar el desarrollo de la estructura explicativa de la teoría evolutiva: si la ontogénesis se concibe como una secuencia de expresión genética, la evolución puede formalizarse como un cambio en las frecuencias genéticas de las poblaciones; la *variación*, explicada

por la lógica de la mutación y la recombinación de la genética mendeliana, se supone aleatoria, isotrópica y gradual. Por otro lado, la aplicación de la *perspectiva poblacional* al problema de la adaptación ecológica permite consumir una teoría articulada de la selección natural: dado que el origen de la forma se considera arbitrario, su conservación o modificación se atribuye a las *necesidades* de la dinámica adaptativa.

La disolución del concepto de forma orgánica en la teoría evolutiva moderna no es, por tanto, responsabilidad del evolucionismo ni del funcionalismo comprendidos en abstracto, sino de las formas particulares que ambos adoptan en el darwinismo. El doble abandono fenomenológico y causal del problema de la forma en la Síntesis Moderna explica que tanto las disciplinas morfológicas ‘descriptivas’ como la morfología causal (la morfología funcional y la embriología) dejaran de ser pertinentes en la elucidación de la causalidad evolutiva.

La forma como tipo

La morfología pura tiene por objetivo definir la forma y aprehender la lógica que gobierna el morfoespacio, de donde se derivan concepciones del organismo y de formas de organización superiores muy distintas a la organización lógica de la diversidad característica de la taxonomía y la biología poblacional:

- La definición de la forma no se plantea en términos de clases y propiedades, sino en virtud de la relación entre todo y parte; desde la perspectiva comparada, la organización de la diversidad en torno al concepto morfológico de tipo se opone tanto a la investigación taxonómica de las diferencias como a la mera descripción de las formas: por un lado, la morfología se ocupa de la unidad de plan que subyace a las transformaciones morfológicas; por otro, el proyecto morfológico no se limita a describir la forma sino que la aborda desde una perspectiva teórica.
- El concepto morfológico de tipo no se aplica a las especies, sino a los planes de organización y las partes animales. A su vez, las relaciones entre las partes se establecen tanto en el interior de los organismos como entre organismos, especies y taxones distintos.
- Si la taxonomía y la biología poblacional conciben la variación como el cambio de aquellos rasgos que se utilizan para definir o describir los taxones, en morfología la formalización de las variaciones que suceden en el interior de un tipo ha de tener en cuenta la integridad de la forma.
- La investigación de la variación morfológica revela que esta sucede en ciertas direcciones: los fenotipos son discretos, es decir, tienden a agruparse en grandes ‘temas’ o tipos morfológicos cuya variación es limitada y entre los cuales las transiciones no son aleatorias.
- El uso del concepto de tipo en la praxis morfológica no permite interpretarlo como una idea platónica. En la tradición morfológica, el tipo se ha interpretado, o bien como un principio regulativo que permite establecer relaciones entre las for-

mas, o bien como un principio abstracto que captura una identidad ontológicamente existente entre las formas. El concepto morfológico de tipo suele, a su vez, representarse mediante figuras o ecuaciones.

La relación de la forma con la temporalidad biológica tiene consecuencias en morfología muy distintas de las que se derivan de la relación entre taxonomía y filogenética:

- Tanto en la morfología del desarrollo como en la morfología evolucionista, el problema de la transformación diacrónica de la forma se ha abordado desde dos perspectivas: (a) la perspectiva *transformista*, donde el tiempo aparece como el eje temporal en el que se suceden secuencialmente las transformaciones morfológicas, ya sea en la ontogenia o en la filogenia; (b) la perspectiva *dinámica*, que trata de capturar la temporalidad de la forma entendiendo el tiempo como un parámetro interno al sistema morfológico. Desde esta perspectiva, la identidad estructural se convierte en el problema de la estabilidad morfológica y las transiciones entre las regiones pobladas del morfoespacio devienen ‘saltos’ relativos en el tiempo ontogenético y evolutivo. Tanto la morfología del desarrollo como la morfología evolucionista añaden la dimensión temporal a la concepción jerárquica de la forma con el fin de comprender cómo la modularidad y la integración emergen y se transforman a lo largo del tiempo ontogenético y evolutivo.
- La descripción de la forma juega un papel fundamental en la biología del desarrollo y la biología evolutiva porque define el dominio problemático. En embriología, el modelado tridimensional de los embriones y la caracterización de las distintas escalas de organización que se generan a lo largo de la ontogenia se revela fundamental para comprender la causalidad implicada. A menudo contempladas como meras representaciones descriptivas, las series ontogenéticas y los modelos para compararlas han jugado un papel esencial tanto en la conceptualización de la temporalidad embriológica como en el establecimiento de las identidades y diferencias entre las historias vitales de distintas especies. En morfología evolucionista, los diversos modos de representar el árbol filogenético ilustran concepciones muy dispares de la dinámica del morfoespacio.

La conceptualización tipológica del problema del morfoespacio explica que la tradición morfológica haya estado asociada a *estrategias explicativas* radicalmente distintas de las de la tradición lógica:

- (1) En el terreno de la conceptualización de las funciones orgánicas, la morfología funcional ha comprendido la función como *actividad* y como *organización*, dos nociones intrínsecamente dependientes de la caracterización de la forma: la figura y la estructura de las partes, en el primer caso, y las correlaciones morfológicas en el segundo. A su vez, la interpretación morfológica de las funciones biológicas implica la reconceptuación de las nociones de adaptación y teleología. Por un lado, la biología del desarrollo ha manejado dos nociones de adaptación (la adap-

tación resultante de la plasticidad ontogenética y los efectos formativos del ejercicio de ciertas actividades en el desarrollo tardío) donde la adaptación no resulta de la dinámica poblacional, sino de la dinámica interna de los propios organismos. Por otro lado, la definición de la función en virtud de la integridad funcional da cuenta de la normatividad desde una perspectiva internalista y holista que permite explicar la distribución de las formas en el morfoespacio de lo posible, así como el desarrollo y la evolución de las morfologías.

- (2) En cuanto a la generación embrionaria de la forma, la tradición morfológica ha investigado los *mecanismos ontogenéticos* (no los factores) que gobiernan la construcción de la forma. La biología del desarrollo está, no obstante, dividida en dos grandes escuelas con visiones muy distintas de la causalidad.
- La genética del desarrollo impone una visión reduccionista de la ontogénesis en su doble dimensión espacial y temporal: por un lado, los procesos ontogenéticos se identifican con la microdinámica de los circuitos o redes genéticas regulatorias; por otro, la totalidad del desarrollo se concibe como un epifenómeno de la organización molecular del cigoto.
 - La concepción morfogenética atribuye la causalidad a la interacción dinámica entre distintas escalas organizativas. La escuela morfogenética tiene dos grandes consecuencias teóricas de radical importancia para el problema de la forma: por un lado, en los mecanismos morfomecánicos la forma no sólo es resultado sino causa de los procesos generativos: tanto la morfología celular como la forma de los tejidos vinculan las cadenas causales ontogenéticas que afectan al fondo molecular y, por tanto, a las estructuras morfológicas emergentes; por otro lado, la fuerza explicativa del programa morfogenético (frente a la genética del desarrollo) reside en su capacidad para predecir el rango de morfologías que pueden generar los mecanismos ontogenéticos.
- (3) En cuanto a la dinámica evolutiva, la evo-devo se enfrenta a los problemas clásicos de la morfología desde una perspectiva mecanicista: las constricciones del desarrollo explican las identidades morfológicas (homologías, planes corporales), mientras las propiedades variacionales de los sistemas ontogenéticos dan cuenta tanto de la variación de los tipos morfológicos como del origen de nuevas estructuras. La doble dimensión conservativa y creativa de los mecanismos ontogenéticos permite reinterpretar la tipología y la teleología desde una perspectiva causal.

Redefinida la dialéctica entre el pensamiento poblacional y tipológico, se plantea el problema de su articulación: ¿se trata de perspectivas excluyentes, reducibles, complementarias, o podemos aspirar a algún tipo de articulación entre ambas estrategias descriptivas y explicativas? Como hemos comprobado a lo largo de nuestra tesis, los conceptos biológicos juegan distintos roles teóricos en función de los fines epistémicos de los programas de investigación. Desde esta perspectiva, muchos filósofos y biólogos teóricos han apostado por la complementariedad de las perspectivas poblacional y estructuralista, concibiéndolos como programas de investigación dirigidos a distintos explananda. Si bien, en parte, hemos defendido esta primera aproxi-

mación a la problemática biológica, nuestro análisis de la problemática de la forma biológica demuestra que el perspectivismo no termina de resolver las tensiones e imbricaciones entre las distintas disciplinas biológicas.

En todos los terrenos en los que aparece el problema de la forma hemos defendido la prioridad epistemológica del análisis morfológico. El problema de la homología ilustra ejemplarmente esta cuestión. Si bien—como ha defendido Brigandt¹—pueden distinguirse distintos conceptos de homología en la biología contemporánea en función de los objetivos epistemológicos de las disciplinas que lo manejan (a saber: el filogenético, el ontogenético y el molecular), la metodología que permite determinar la identidad entre caracteres constituye un paso epistemológico previo imprescindible para establecer las relaciones filogenéticas, dar cuenta de las variaciones asociadas a funciones adaptativas, e identificar los mecanismos ontogenéticos que explican su estabilidad evolutiva.

Naturalmente, una explicación exhaustiva de cualquier fenómeno morfológico requerirá integrar las explicaciones morfológica, funcional y causal². Este ha sido el objetivo, en el marco evolucionista, de la llamada *morfología construccional*³. De acuerdo con Seilacher, la morfología puede partitionarse en tres componentes cuya articulación conducirá a una explicación completa de la fenomenología morfológica, a saber: el componente funcional o ambiental (la adaptación ecológica), el componente arquitectónico o fabricacional (las leyes estructurales que gobiernan la morfogénesis) y el componente histórico (el legado filogenético).

Nuestra investigación del problema de la forma y su articulación con otras problemáticas biológicas ha sido posible gracias a la contextualización histórica, la cual, como aspirábamos en la introducción, nos ha permitido clarificar el debate contemporáneo en un doble sentido.

Por un lado, nuestra reconstrucción de la filogenia conceptual de la problemática morfológica nos ha permitido identificar el origen de los grandes problemas fundacionales de la biología contemporánea en relación al problema de la forma orgánica, identificando los puntos de inflexión en los que ciertas conceptualizaciones filosóficas han conducido al presente científico: la interpretación escolástica de Aristóteles y la conceptualización taxonómica de la diversidad, la legitimación kantiana del método genealógico y la redefinición filogenética de la identidad morfológica, la reinterpretación de la función orgánica posibilitada por la teología anglosajona y la sistemática y el adaptacionismo darwinista, la concepción atómico-causista de la causalidad que manejan

¹ Brigandt, “A Theory of Conceptual Advance.”

² Dullemeijer et Zweers, “The variety of explanations of living forms and structures.”

³ A. Seilacher, “Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie,” *Lethaia* 3, n.º. 4 (1970): 393–396. Sobre las implicaciones conceptuales de la morfología construccional, véase M. De Renzi, “Algunas claves para la comprensión del proceso evolutivo: una reflexión,” dans *La sociedad naturalizada. Genética y conducta*, éd. J. Sanmartín, V. Simón, et M. L. García-Merita, 1986; M. De Renzi, “Si la paleontología es una ciencia, debe ir más allá de las rutinas mecánicas y de las búsquedas de tesoros,” dans *Miscelánea Paleontológica*, éd. G. Meléndez et al. (SEPAZ, 2005), 3-45.

tanto los primeros genetistas como los embriólogos experimentales que centraron en la comprensión del cigoto la investigación de las causas de la ontogénesis...

Por otro lado, nuestras regresiones históricas nos han permitido enfrentarnos a muchos problemas contemporáneos, localizando las 'homoplasias conceptuales' que han reaparecido a lo largo de la historia de la biología en relación al problema de la forma: la crisis del esencialismo en la taxonomía del siglo XVIII y la taxonomía numérica contemporánea, la distinción entre el método genealógico y el método morfológico, o entre la descripción histórica y la mecánica generativa del morfoespacio, los límites del criterio embriológico de homología... Si bien los debates son conceptualmente paralelos, en el pasado ciertas cuestiones aparecen con mayor claridad por estar desasociadas de otros debates. El cuestionamiento del esencialismo en la taxonomía pre-darwinista, por ejemplo, se plantea en el contexto del fijismo, lo que nos ha permitido comprender los desafíos epistemológicos y ontológicos implicados por el método de los ejemplares al margen de la cuestión de la evolución de las especies, que tanto ha condicionado el debate contemporáneo.

Si en nuestra introducción constábamos la ausencia de conceptos morfológicos en la biología post-sintética, a lo largo de este trabajo hemos demostrado cómo la biología contemporánea se ha repoblado de nociones morfológicas. La forma reaparece como objeto de investigación, como instrumento metodológico (diagramas de arquetipos, series morfogenéticas, morfoespacios...) y como causa en la concepción morfogenética del desarrollo y la evolución. Confiamos en haber contribuido a hacer de la forma un sujeto igualmente bello pero menos misterioso.

Referencias

- Abouheif, E., M. Akam, W. J. Dickinson, P. W.H. Holland, A. Meyer, N. H. Patel, R. A. Raff, V. L. Roth, y G. A. Wray. "Homology and developmental genes." *Trends in Genetics* 13, n° 11 (1997): 432-433.
- Abraham, T. H. "Nicolas Rashevsky's Mathematical Biophysics." *Journal of the History of Biology* 37, n° 2 (2004): 333-385.
- Adams, D. C, F. J. Rohlf, y D. E. Slice. "Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'." *Italian Journal of Zoology* 71, n° 1 (2004): 5-16.
- Albarracín, A. *La teoría celular; historia de un paradigma*. Alianza Universidad, 1983.
- Alberch, P. "Convergence and parallelism in foot morphology in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. I. Function." *Evolution* (1981): 84-100.
- . "Developmental constraints in evolutionary processes." En *Evolution and Development: Report of the Dahlem Workshop on Evolution and Development*, 313. Berlin, 1982.
- . "From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability." *Genetica* 84, n° 1 (1991): 5-11.
- . "Morphological variation in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*." *Evolution* 37, n° 5 (1983): 906-919.
- . "Ontogenesis and Morphological Diversification." *Integrative and Comparative Biology* 20, n° 4 (1980): 653-667.
- . "Problems with the interpretation of developmental sequences." *Systematic Zoology* 34, n° 1 (1985): 46-58.
- . "The generative and regulatory roles of development in evolution." *Environmental adaptation and evolution* (1982): 19-36.
- . "The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution." *Geobios* 12 (1989): 21-57.
- Alberch, P., y E. A. Gale. "A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibians." *Evolution* 39, n° 1 (1985): 8-23.
- . "Size dependence during the development of the amphibian foot. Colchicine-induced digital loss and reduction." *Development* 76, n° 1 (1983): 177.
- Alberch, P., S. J. Gould, G. F. Oster, y D. B. Wake. "Size and shape in ontogeny and phylogeny." *Paleobiology* 5, n° 3 (1979): 296-317.
- Allen, G. E. "A Century of Evo-Devo: The Dialectics of Analysis and Synthesis in Twentieth Century Life Science." En *From embryology to evo-devo*, editado por J. Maienschein y M. D. Laubichler, 123-168. Cambridge: MIT Press, 2006.
- . "Heredity under an embryological paradigm: The case of genetics and embryology." *Biological Bulletin* 168 (1985): 107-121.
- Alvargonzález, D. "El darwinismo visto desde el materialismo filosófico." *El Basilisco* 20 (1996): 3-46.
- . *El sistema de clasificación de Linneo*. Pentalfa Ediciones, 1992.
- . *La clonación, la anticoncepción y el aborto en la sociedad biotecnológica*. Oviedo: Pentalfa Ediciones, 2009.

- Amundson, R. *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*. Cambridge University Press, 2005.
- . “Two concepts of constraint: Adaptationism and the challenge from developmental biology.” *Philosophy of Science* (1994): 556–578.
- . “Typology Reconsidered: Two Doctrines on the History of Evolutionary Biology.” *Biology and Philosophy* 13, n.º. 2 (1998): 153-177.
- Amundson, R., y G. V Lauder. “Function without purpose.” *Biology and Philosophy* 9, n.º. 4 (1994): 443–469.
- Appel, T. A. *The Cuvier-Geoffroy Debate: French Biology in the Decades Before Darwin*. USA: Oxford University Press, 1987.
- Arber, A. B. *The natural philosophy of plant form*. University Press, 1950.
- Aristóteles. *Acerca del Alma*. Traducido por T. Calvo Martínez. Madrid: Gredos, 1978.
- . *Física*. Traducido por de Echandía, G. R. Madrid: Gredos, 1998.
- . *Investigación sobre los animales*. Editorial Gredos, 1992.
- . *Las partes de los animales*. Traducido por E. Jiménez Sánchez-Escariche. Gredos. Madrid, 2000.
- . *Metafísica*. Traducido por Calvo Martínez, T. Introducción, traducción y notas de Tomás Calvo Martínez. Madrid: Gredos, 1994.
- . *Reproducción de los animales*. Traducido por Sánchez, E. Madrid: Gredos, 1994.
- Arnold, S. J. “Morphology, Performance and Fitness.” *American Zoologist* 23, n.º. 2 (1983): 347 -361.
- Arnold, S. J., P. Alberch, V. Csányi, R. C. Dawkins, S. B. Emerson, B. Fritsch, T. J. Horder, J. Maynard Smith, M. J. Starck, y E. S. Vrba. *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates*. Wiley Chichester, 1989.
- Arthur, W. “The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms.” *Evolution & Development* 2, n.º. 1 (2000): 49-57.
- . “The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology.” *Nature* (2002): 757-764.
- . *The origin of animal body plans: A study in evolutionary developmental biology*. Cambridge University Press, 1997.
- Assis, L. C. S. “Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics.” *Cladistics* 25, n.º. 5 (2009): 528-544.
- Balan, B. *L'Ordre et le temps: l'anatomie comparée et l'histoire des vivants au XIXe siècle*. J. Vrin, 1979.
- Balfour, F. M. *A treatise on comparative embryology*. 2 vols. London: Macmillan & Co, 1880.
- Balme, D. M. “Aristotle’s Biology was not essentialist.” En *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, 291–312, 1987.
- . “Aristotle’s use of division and differentiae.” En *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, editado por J. G. Lennox y A. Gotthelf, 69–89. Cambridge: Cambridge University Press, 1987.
- . “Teleology and necessity.” En *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, editado por J. G. Lennox y A. Gotthelf, 275-286, 1987.
- Bateson, W. *Materials for the study of variation: treated with especial regard to discontinuity in the origin of species*. London: Macmillan and co., 1894.
- de Beer, G. *Embryos and Ancestors*. Oxford, The Clarendon Press, New York, Oxford University Press., 1958.
- . *Homology, an Unsolved Problem*. Oxford University Press, 1971.
- Belousov, L. V, y V. I Grabovsky. “Morphomechanics: goals, basic experiments and models.” *International Journal of Developmental Biology* 50, n.º. 2 (2006): 81.

- Belousov, L. V. "Form, rather than Features of Form Features. A Review of the Book by V. G. Cherdantsev *Morfogenez i evolyutsiya (Morphogenesis and Evolution)*, Moscow: KMK, 2003." *Russian Journal of Developmental Biology* 35, n° 5 (9, 2004): 326-328.
- Benson, R. H. "Deformation, Da Vinci's concept of form, and the analysis of events in evolutionary history." *Palaeontology, Essential of Historical Geology* (1982): 241-77.
- Bergson, H. *L'évolution créatrice*. 86th ed. Collection Bibliothèque de philosophie contemporaine. Paris: Les Presses universitaires de France [1956], 1907.
- Bertalanffy, L. von. *Modern theories of development*. Traducido por J. H. Woodger. Oxford university press, H. Milford, 1933.
- . *Problems of life: an evaluation of modern biological and scientific thought*. Harper, 1960.
- Biggers, J.D. "Arbitrary partitions of prenatal life." *Human Reproduction* 5, n° 1 (1990): 1-6.
- Bock, W. J. "Concepts and methods in ecomorphology." *Journal of Biosciences* 19, n° 4 (1994): 403-413.
- . "Organisms as Functional Machines: A Connectivity Explanation." *Amer. Zool.* 29, n° 3 (1989): 1119-1132.
- . "The Definition and Recognition of Biological Adaptation." *American Zoologist* 20, n° 1 (1980): 217-227.
- . "The Nature of Explanations in Morphology." *American Zoologist* 28, n° 1 (1988): 205-215.
- Bock, W. J., y G. von Wahlert. "Adaptation and the Form-Function Complex." *Evolution* 19, n° 3 (1965): 269-299.
- Bolker, J. A. "Modularity in Development and Why It Matters to Evo-Devo." *Amer. Zool.* 40, n° 5 (2000): 770-776.
- Bolker, J. A., y R. A Raff. "Developmental genetics and traditional homology." *BioEssays* 18, n° 6 (1996): 489-494.
- Bonner, J. T. *Morphogenesis: an essay on development*. Atheneum, 1963.
- Bonnet, C. *Contemplation de la nature*. 2nd ed. Amsterdam: Chez M.-M. Rey, 1769.
- Bookstein, F. L. "Foundations of Morphometrics." *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, n° 1 (1982): 451-470.
- . "The study of shape transformation after D'Arcy Thompson." *Math. Biosci* 34 (1977): 177-219.
- Bowler, P. J. *Life's splendid drama: evolutionary biology and the reconstruction of life's ancestry, 1860-1940*. University of Chicago Press, 1996.
- . "The Changing Meaning of 'Evolution'." *Journal of the History of Ideas* 36, n° 1 (1975): 95-114.
- . *The Non-Darwinian Revolution*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1988.
- . "Variation from Darwin to the modern synthesis." En *Variation*, editado por B. K. Hall y B. Hallgrímsson, 9-27, 2005.
- Boyd, R. "Kinds, complexity and multiple realization." *Philosophical Studies* 95, n° 1 (1999): 67-98.
- Brigandt, I. "A Theory of Conceptual Advance: Explaining Conceptual Change in Evolutionary, Molecular, and Evolutionary Developmental Biology," 2006.
- . "Homology in comparative, molecular, and evolutionary developmental biology: the radiation of a concept." *Journal of Experimental Zoology* 299, n° 1 (2003): 9-17.
- . "Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability." *Biology and Philosophy* 22, n° 5 (2007): 709-725.
- Brusca, R. C., y G. J. Brusca. *Invertebrates*. Sinauer Associates, 1990.
- Budd, G. E. "Does evolution in body patterning genes drive morphological change—or vice

- versa?." *BioEssays* 21, n° 4 (1999): 326–332.
- Budd, G. E., y S. Jensen. "A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla." *Biological Reviews* 75, n° 2 (2000): 253-295.
- Bueno, G. "Confrontación de doce tesis características del sistema del Idealismo trascendental con las correspondientes tesis del Materialismo filosófico." *El Basilisco* 35. Segunda Época (2004): 3-40.
- . "Los límites de la evolución en el ámbito de la Scala Naturae." En *Conferencia Internacional sobre Evolucionismo y Racionalismo*, 49-87, 1998.
- . *Materia*. Oviedo: Pentalfa, 1990.
- Buffon, G. L. L., y L. J. M. Daubenton. *Histoire naturelle générale et particulière : avec la description du Cabinet du Roy*, 1749.
- Cain, A. J. "Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy." *Proceedings of the Linnean Society of London* 169, n° 1 (1958): 144-163.
- Camardi, G. "Richard Owen, Morphology and Evolution." *Journal of the History of Biology* 34, n° 3 (2001): 481-515.
- Carroll, S. B. *Endless forms most beautiful: The new science of evo devo and the making of the animal kingdom*. WW Norton & Company, 2005.
- Carroll, S. B., J. K. Grenier, y S. D. Weatherbee. *From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design*. Madison, Wisconsin: Blackwell Publishing, 2001.
- Cassirer, E. *Kant, vida y doctrina*. 2nd ed. México D.F.: Fondo de Cultura Económica, 1974.
- Chapman, R. E., y D. Rasskin-Gutman. "Quantifying morphology." En *Paleobiology II*, editado por D.E.G. Bricks y P.R. Crowther, 489–492. Blackwell Science, 2001.
- Christensen, W. D., y C. A. Hooker. "Autonomy and the emergence of intelligence: Organised interactive construction." *Communication and Cognition* 17, n° 3 (2000): 133–157.
- Chung, C. "On the origin of the typological/population distinction in Ernst Mayr's changing views of species, 1942-1959." *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 34, n° 2 (2003): 277–296.
- Classen-Bockhoff, R. "Plant Morphology: The Historic Concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber." *Ann Bot* 88, n° 6 (2001): 1153-1172.
- Coleman, W. *La biología en el siglo XIX: Problemas de forma, función y transformación*. Fondo de Cultura Económica, 1983.
- . "Morphology in the evolutionary synthesis." En *The Evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*, editado por E. Mayr y W. B. Provine, 174–180. Harvard University Press, 1998.
- Collier, J. R., N. A.M Monk, P. K Maini, y J. H Lewis. "Pattern formation by lateral inhibition with feedback: a mathematical model of delta-notch intercellular signalling." *Journal of Theoretical Biology* 183, n° 4 (1996): 429–446.
- Craver, C. F. "Role Functions, Mechanisms, and Hierarchy." *Philosophy of Science* 68, n° 1 (2001): 53-74.
- Crubellier, M., y P. Pellegrin. *Aristote: le philosophe et les savoirs*. Seuil. Paris, 2002.
- Cummins, R. "Functional analysis." *The Journal of Philosophy* 72, n° 20 (1975): 741-765.
- Cuvier, G. *Leçons d'anatomie comparée*. 5 vols. Crochard et cie, 1800.
- Darwin, C. *El origen de las especies*. Traducido por A. de Zulueta. 6th ed. Alianza Editorial (2003), 1859.
- von Dassow, G., y E. Munro. "Modularity in animal development and evolution: elements of a conceptual framework for EvoDevo." *J. Exp. Zool.(Mol. Dev. Evol.)* 285 (1999): 307-325.
- Davidson, E. H. *Genomic regulatory systems: development and evolution*. San Diego:

- Academic Press, 2001.
- Dawkins, R. "The evolution of evolvability." *Artificial life* 6 (1989): 201–220.
- . *The selfish gene*, 1976.
- Denton, M., y C. Marshall. "Laws of form revisited." *Nature* 410, n.º. 6827 (2001): 417–417.
- Denton, M. J, C. J Marshall, y M. Legge. "The protein folds as platonic forms: new support for the pre-Darwinian conception of evolution by natural law." *Journal of theoretical biology* 219, n.º. 3 (2002): 325–342.
- Depew, D. J., y B. H. Weber. *Darwinism evolving*. MIT Press, 1995.
- De Queiroz, K., y M. J Donoghue. "Phylogenetic systematics and the species problem." *Cladistics* 4, n.º. 4 (1988): 317–338.
- De Renzi, M. "Algunas claves para la comprensión del proceso evolutivo: una reflexión." En *La sociedad naturalizada. Genética y conducta*, editado por J. Sanmartín, V. Simón, y M. L. García-Merita, 1986.
- . "Si la paleontología es una ciencia, debe ir más allá de las rutinas mecánicas y de las búsquedas de tesoros." En *Miscelánea Paleontológica*, editado por G. Meléndez, C. Martínez-Pérez, S. Ros, H. Botella, y P. Plasencia, 3-45. SEPAZ, 2005.
- De Robertis, E. M. "Evo-Devo: Variations on Ancestral Themes." *Cell* 132, n.º. 2 (2008): 185-195.
- De Robertis, E. M., E. A. Morita, y K. W. Cho. "Gradient fields and homeobox genes." *Development* 112, n.º. 3 (1991): 669-678.
- De Robertis, E. M., y Y. Sasai. "A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria." *Nature* 380, n.º. 6569 (1996): 37-40.
- Di Gregorio, M. A. "A wolf in sheep's clothing: Carl Gegenbaur, Ernst Haeckel, the vertebral theory of the skull, and the survival of Richard Owen." *Journal of the History of Biology* 28, n.º. 2 (1995): 247–280.
- Dobzhansky, T. G. *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press, 1937.
- Driesch, H. *Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie: eine kritische Studie*. Jena: Gustav Fischer, 1891.
- . *The Science and Philosophy of the Organism*. Vol. 2. London: Adam and Charles Black, 1908.
- Duboule, D. "Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate Bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony." *Development. Supplement* (1994): 135.
- Dullemeijer, P. "Functional morphology and evolutionary biology." *Acta biotheoretica* 29, n.º. 3 (1980): 151–250.
- Dullemeijer, P., y G. A. Zweers. "The variety of explanations of living forms and structures." *European Journal of Morphology* 35, n.º. 5 (1997): 354-364.
- Düring, I. *Aristóteles*. Traducido por Bernabé Navarro. México D.F.: Universidad Autónoma de México, 1966.
- Ebach, M. C. "Die Anschauung and the archetype: the role of Goethe's delicate empiricism in comparative biology." *Janus Head* 8 (2005): 254-270.
- Eble, G. J. "Morphological modularity and macroevolution: conceptual and empirical aspects." En *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*, editado por W. Callebaut y D. Rasskin-Gutman, 221–238. Boston, MA: MIT Press, 2003.
- . "Theoretical morphology: state of the art. Review of Theoretical Morphology: the concept and its applications.." *Paleobiology* 26 (3) (2000).
- de Echandía, G. R. "Introducción." En *Física*. Madrid: Gredos, 1998.
- de Echandía, G. R. "notas." En *Física*. Madrid: Gredos, 1998.
- Eldredge, N., y S. J Gould. "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism."

- Models in paleobiology* 82 (1972): 115.
- Ereshefsky, M. "Species." En *Stanford Encyclopedia of Philosophy*, editado por E. N. Zalta. 2010th ed., s.d. <http://plato.stanford.edu/archives/spr2010/entries/species/>.
- . *The poverty of the Linnaean hierarchy: a philosophical study of biological taxonomy*. Cambridge University Press, 2001.
- Erwin, D.H. "The origin of animal body plans." En *Evolving Form and Function. Fossils and Development: Proceedings of a symposium honoring Adolf Seilacher for his contributions to paleontology, in celebration of his 80th Birthday*, editado por E. G. Briggs, 67-80. Peabody Museum of Natural History, 2005.
- Etxeberria, A., y L. Nuño de la Rosa. "A world of opportunity within constraint: Pere Alberch's early evo-devo." En *Pere Alberch. The creative trajectory of an evo-devo biologist*, 21-44. Valencia: Publicacions Universitat de València, 2009.
- . "Partes y funciones en el desarrollo y la evolución. Hacia un darwinismo sistémico." Editado por H. Dopazo y A. Navarro, *SESBE*, n.º. 150 (2009): 465-474.
- Etxeberria, A., y J. Umerez. "Organismo y organización en la biología teórica. Vuelta al organicismo 50 años después." En *Medio siglo de doble hélice*, 3-38. Palma de Mallorca: Edicions Universitat de les Illes Balears, 2006.
- Farber, P. L. "The type-concept in zoology during the first half of the nineteenth century." *Journal of the History of Biology* 9, n.º. 1 (1976): 93-119.
- Fisher, R. A. "Natural selection from the genetical standpoint." *Australian Journal of Science* 22 (1959): 16-17.
- . *The genetical theory of natural selection*. The Clarendon Press, 1930.
- Fontana, W., y P. Schuster. "Shaping space: The possible and the attainable in RNA genotype-phenotype mapping." *Journal of Theoretical Biology* 194, n.º. 4 (1998): 491-515.
- Forgacs, G., y S. Newmann. *Biological Physics of the Developing Embryo*. Cambridge University Press, 2005.
- Foucault, M. *Las palabras y las cosas: una arqueología de las ciencias humanas*. Traducido por E. C. Frost. 28th ed. Madrid: Siglo XXI, 1989.
- Furth, M. "Aristotle's biological universe: an overview." En *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, editado por A. Gotthelf y J. G. Lennox, 9-20. Cambridge University Press, 1987.
- Gánti, T. "Organization of chemical reactions into dividing and metabolizing units: the chemotons." *Bio Systems* 7, n.º. 1 (1975): 15-21.
- García Azkonobieta, T. "Evolución, desarrollo y (auto) organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo." San Sebastián, 2005.
- Gardner, R. L., y C. D. Stern. "Integration in development." En *The Logic of life: the challenge of integrative physiology*, editado por C. A. R. Boyd y D. Noble, 63-87. Oxford: Oxford University Press, 1993.
- Garstang, W. "The origin and evolution of larval forms." *Nature* 122 (1928): 366.
- Gayon, J. *Darwinism's struggle for survival: heredity and the hypothesis of natural selection*. Cambridge University Press, 1998.
- . "From measurement to organization: A philosophical scheme for the history of the concept of heredity." *The concept of the gene in development and evolution: Historical and epistemological perspectives* (2000): 69-90.
- . "La marginalisation de la forme dans la biologie de l'évolution." *Bulletin de la Société d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie*, 1998.
- . "Les biologistes ont-ils besoin du concept de fonction? Perspective philosophique," n.º. 5 (2006): 479-487.
- . "Pourquoi définir? La question de l'essentialisme" (s.d.).
- . "The individuality of the species: A Darwinian theory?—from Buffon to Ghiselin,

- and back to Darwin.” *Biology and Philosophy* 11, n° 2 (1996): 215–244.
- Gegenbaur, C. *Elements of comparative anatomy*. Traducido por F. J. Bell y E. R. Lankester. London: MacMillan and Co., 1878.
- Geoffroy Saint-Hilaire, E. “Le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales.” *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France* 12 (1833): 63–92.
- . *Philosophie Anatomique*. 2 vols. Paris: J. B. Baillière, 1818.
- Gerhart, J., y M. Kirschner. *Cells, embryos, and evolution: Toward a cellular and developmental understanding of phenotypic variation and evolutionary adaptability*. Malden, Mass.: Blackwell Science, 1997.
- Ghiselin, M. T. “An application of the theory of definitions to systematic principles.” *Systematic Biology* 15, n° 2 (1966): 127.
- . “A radical solution to the species problem.” *Systematic Zoology* 23, n° 4 (1974): 536–544.
- . *El triunfo de Darwin*. Colección Teorema. Serie Mayor. Madrid: Cátedra, 1983.
- Gierer, A., y H. Meinhardt. “A theory of biological pattern formation.” *Biological Cybernetics* 12, n° 1 (1972): 30–39.
- Giere, R. N. *Explaining science: A cognitive approach*. University of Chicago Press, 1990.
- Gilbert, S. F. “A Selective History of Induction.” En *Developmental Biology*. 8th ed. Sinauer Associates, Inc., 2006.
- . *Developmental biology*. 6th ed. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., 2000.
- . “Diachronic Biology Meets Evo-Devo: C. H. Waddington’s Approach to Evolutionary Developmental Biology.” *Amer. Zool.* 40 (2000): 729–737.
- . “Ecological Developmental Biology: Developmental Biology Meets the Real World 1.” *Russian Journal of Developmental Biology* 35, n° 6 (2004): 346–357.
- . “Edmund Beecher Wilson and Frank R. Lillie and the relationship between evolution and development.” En *DevBio. A companion to Developmental Biology 9th edition*. Sinauer Associates, 2006. <http://9e.devbio.com/article.php?ch=19&id=261>.
- . “Induction and the origins of developmental genetics.” *Developmental Biology* 7 (1991): 181-206.
- . “The Embryological Origins of the Gene Theory.” En *Developmental Biology 8e Online*. 8th ed., 2006.
- . “The morphogenesis of evolutionary developmental biology.” *International Journal of Developmental Biology* 47, n° 7 (2003): 467-478.
- . “The rediscovery of morphogenetic fields.” En *Developmental Biology 8e Online*, 2003.
- Gilbert, S. F., y J. A. Bolker. “Homologies of process and modular elements of embryonic construction.” *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)* 291 (2001): 1-12.
- Gilbert, S. F., y D. Epel. *Ecological developmental biology: integrating epigenetics, medicine and evolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc., 2008.
- Gilbert, S. F., J. M. Opitz, y R. A. Raff. “Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology.” *Developmental Biology* 173, n° 2 (1996): 357-372.
- Gilbert, S. F., y S. Sarkar. “Embracing complexity: organicism for the 21st century.” *Developmental Dynamics* 219, n° 1 (2000): 1-9.
- Ginsborg, H. “Kant's Aesthetics and Teleology.” En *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, editado por E. N. Zalta, 2008.
- Ginzburg, L. R., y M. Colyvan. *Ecological Orbits: How Planets Move and Populations Grow*. Oxford University Press, USA, 2004.
- Gissis, S., y E. Jablonka. *Transformations of Lamarckism: From Subtle Fluids to Molecular*

- Biology*. MIT Press, 2011.
- von Goethe, J. W. *Goethe y la ciencia*. Editado por J. Naydler. Siruela, 2002.
- Goethe, J. W. *La metamorfosis de las plantas*. Asociación Valle Inclán Elkartea, 1994.
- von Goethe, J. W. *Scientific Studies*. Editado por D. Miller. Vol. 12. The Collected Works. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1995.
- Goldschmidt, R. B. *The material basis of evolution*. Yale University Press, 1940.
- González Recio, J. L. "Elementos dinámicos de la teoría celular." *Revista de Filosofía (Universidad Complutense)* III, n.º. 4 (1990): 83–109.
- . *Teorías de la vida*. Madrid: Síntesis, 2004.
- Goodrich, E. S. *Studies on the structure and development of Vertebrates*. London: MacMillan and Co., 1930.
- Goodwin, B. C. "Changing from an evolutionary to a generative paradigm in biology." *Evolutionary theory: Paths into the future* (1984): 99–120.
- . *Las manchas del leopardo: la evolución de la complejidad*. Barcelona: Tusquets, 1998.
- Gordon, R. "Google Embryo for Building Quantitative Understanding of an Embryo As It Builds Itself. II. Progress Toward an Embryo Surface Microscope." *Biological Theory* 4, n.º. 4 (2009): 396–412.
- Gottlieb, G. *Individual development and evolution*. Lawrence Erlbaum Associates, 2001.
- Gould, S. J., y E. S. Vrba. "Exaptation—a missing term in the science of form." *Paleobiology* 8, n.º. 1 (1982): 4–15.
- Gould, S. J. "Darwinian fundamentalism." *New York Review of Books* 44 (1997): 34–37.
- . *La Estructura de la Teoría de la Evolución*. Metatemas, 2004.
- . *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press, 1977.
- . "Tempo and Mode in the Macroevolutionary Reconstruction of Darwinism." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91, n.º. 15 (1994): 6764–6771.
- Gould, S. J., y R. C. Lewontin. "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme." *Proceedings of the Royal Society of London* 205, n.º. 1161. Biological Sciences (1979): 581–598.
- Grant, T., y A. G. Kluge. "Transformation series as an ideographic character concept." *Cladistics* 20, n.º. 1 (2004): 23–31.
- Grene, M. "Aristotle and modern biology." *Journal of the History of Ideas* (1972): 395–424.
- . "Two evolutionary theories." *The British Journal for the Philosophy of Science* 9, n.º. 34 (1958): 110–127.
- Griesemer, J. R. "Three-dimensional models in philosophical perspective." *Models: the third dimension of science* (2004): 433–42.
- Griesemer, J. R. "Le concept reproducteur." *M/S : médecine sciences* 21, n.º. 12 (2005): 1106–1111.
- . "Reproduction and the reduction of genetics." En , editado por P. J. Beurton, R. Falk, y H. Rheinberger, 240–333. Cambridge University Press, 2000.
- . "The informational gene and the substantial body: On the generalization of evolutionary theory by abstraction." En *Varieties of Idealization*. Amsterdam: Rodopi, 2005.
- Griffiths, P. E. "Darwinism, process structuralism, and natural kinds." *Philosophy of Science* 63, n.º. 5 (1996): 1–9.
- . "Squaring the circle: natural kinds with historical essences." *Species: New interdisciplinary essays* (1999): 208–228.
- Griffiths, P. E., y R. D. Gray. "Discussion: Three ways to misunderstand developmental systems theory." *Biology and Philosophy* 20, n.º. 2 (2005): 417–425.
- Hacking, I. *Representing and intervening: introductory topics in the philosophy of natural*

- science. Cambridge University Press, 1983.
- Hall, B. K. "Baupläne, phylotypic stages, and constraint: Why there are so few types of animals." *Evolutionary biology* 29 (1996): 215–261.
- . *Evolutionary developmental biology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999.
- Hall, B. K. "Balfour, Garstang and de Beer: The First Century of Evolutionary Embryology." *American Zoologist* 40, n° 5 (2000): 718-728.
- . "Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms." *International Journal of Developmental Biology* 47, n° 7 (2003): 491-496.
- . "Unlocking the Black Box between Genotype and Phenotype: Cell Condensations as Morphogenetic (modular) Units." *Biology and Philosophy* 18, n° 2 (2003): 219-247.
- Hamburger, V. "Embryology and the modern synthesis in evolutionary theory." En *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*, editado por E. Mayr y W. B. Provine, 97-112, 1980.
- Hammen, L. van der. "Type-concept, higher classification and evolution." *Acta Biotheoretica* 30, n° 1 (1981): 3-48.
- Hennig, W. *Phylogenetic Systematics*. Traducido por D. Davis y R. Zangerl. University of Illinois Press, 1966.
- Hertwig, O. *Preformation or epigenesis? The basis of a theory of organic development*. Traducido por P. C. Mitchell. London: William Heinemann, 1896.
- Hoekstra, H. E., y J. A. Coyne. "The Locus of Evolution: Evo Devo and the Genetics of Adaptation." *Evolution* 61, n° 5 (2007): 995-1016.
- Hoffman, P. F, J. A. Kaufman, y G. P Halverson. "Comings and goings of global glaciations on a Neoproterozoic carbonate platform in Namibia." *GSA Today* 8, n° 5 (1998): 1–9.
- Ho, M. W., y P. T. Saunders. *Beyond neo-Darwinism: An introduction to the new evolutionary paradigm*. Academic Press, 1984.
- Hopwood, N. "A history of normal plates, tables and stages in vertebrate embryology." *The International journal of developmental biology* 51, n° 1 (2007): 1-26.
- . "'Giving Body' to Embryos: Modeling, Mechanism, and the Microtome in Late Nineteenth-Century Anatomy." *Isis* 90, n° 3 (1999): 462–496.
- . "Visual standards and disciplinary change: Normal plates, tables and stages in embryology." *History of science* 43 (2005): 239–303.
- Hull, D. L. "The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (I)." *The British Journal for the Philosophy of Science* 15, n° 60 (1965): 314–326.
- Hull, D. L. "A Matter of Individuality." *Philosophy of Science* 45, n° 3 (1978): 335-360.
- Huneman, P. "Naturalising purpose: From comparative anatomy to the 'adventure of reason'." *Studies in History and Philosophy of Biol & Biomed Sci* 37, n° 4 (2006): 649-674.
- Huxley, J. S. *The new systematics*. Oxford: Clarendon Press, 1940.
- Huxley, T. "On the Theory of the Vertebrate Skull." En *Proceedings of the Royal Society of London*, 381–457. London: Royal Society of London, 1857.
- Insua Rodríguez, P. "Biología e individuo corpóreo: el problema del «sexto predicable» 1. Sentido darwinista de la evolución." *El Catoblepas* 41 (2005).
- Jablonka, E., y M. J. Lamb. *Epigenetic inheritance and evolution*. Oxford University Press, 1995.
- Jacob, F. *La lógica de lo viviente*. Laia, 1977.
- Jacob, F., y J. Monod. "On the regulation of gene activity." En *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 26:193–211, 1961.
- Jaeger, W. *Aristóteles*. Traducido por J. Gaos. 1983rd ed. Madrid: FCE, 1946.
- Kant, I. *Crítica del juicio*. Traducido por M. G. García Morente, M. Méjico D.F.: Porrúa,

- 1973.
- . “Sobre el uso de los principios teleológicos en la filosofía.” Traducido por N. Sánchez Madrid. *Logos. Anales del Seminario de Metafísica* (2004): 7-47.
- Kauffman, S. A. *The origins of order: Self organization and selection in evolution*. Oxford University Press, USA, 1993.
- Keller, E. F. *Lenguaje y vida. Metáforas de la biología en el siglo XX*. Manantial. Buenos Aires, 2000.
- . *Making sense of life: Explaining biological development with models, metaphors, and machines*. Harvard Univ Pr, 2003.
- Keller, R. A., R. N Boyd, y Q. D Wheeler. “The illogical basis of phylogenetic nomenclature.” *The Botanical Review* 69, n°. 1 (2003): 93–110.
- Kirschner, M., y J. Gerhart. “Evolvability.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95, n°. 15 (1998): 8420.
- Klima, G. “The Medieval Problem of Universals.” En *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, s.d. <http://plato.stanford.edu/entries/universals-medieval/>.
- Klingenberg, C. P. “Novelty and “Homology-free” Morphometrics: What’s in a Name?.” *Evolutionary Biology* 35, n°. 3 (2008): 186–190.
- Kluge, A. G., y R. E. Strauss. “Ontogeny and systematics.” *Annual Review of Ecology and Systematics* 16, n°. 1 (1985): 247–268.
- Lamarck, J. B. M. *Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux*. Paris: F. Savy [1873], 1809.
- Lankester, R. “On the use of the term homology.” *The Annals and Magazine of Natural History* 6 (1870): 34–43.
- Laubichler, M. D. “Carl Gegenbaur (1826-1903): Integrating comparative anatomy and embryology.” *The Journal of experimental zoology* 300, n°. 1 (2003): 23-31.
- . “Homology in development and the development of the homology concept.” *Integrative and Comparative Biology* 40, n°. 5 (2000): 777.
- Laubichler, M. D., y J. Maienschein. “Ontogeny, anatomy, and the problem of homology: Carl Gegenbaur and the American tradition of cell lineage studies.” *Theory in Biosciences* 122, n°. 2 (2003): 194-203.
- Laubichler, M. D., y G. P. Wagner. “How molecular is molecular developmental biology? A reply to Alex Rosenberg's reductionism redux: computing the embryo.” *Biology and Philosophy* 16, n°. 1 (2001): 53–68.
- . “Organism and Character Decomposition: Steps towards an Integrative Theory of Biology.” *Philosophy of Science* 67, n°. 1. Proceedings of the 1998 Biennial Meetings of the Philosophy of Science Association. Part II: Symposia Papers (2000): S289-S300.
- Lauder, G. V. “Historical biology and the problem of design.” *J. theor. Biol* 97, n°. 1 (1982): 57–67.
- Lauder, G. V. “Form and function: structural analysis in evolutionary morphology.” *Paleobiology* 7, n°. 4 (1981): 430–442.
- . “Preface.” En *Form and Function*. Chicago: Chicago University Press, 1982.
- Lauder, G. V., y J. J. Thomason. “On the inference of function from structure.” *Functional morphology in vertebrate paleontology* (1995): 1–18.
- Le Guyader, H. “Le concept de plan d'organisation: Quelques aspects de son histoire.” *Revue d'histoire des sciences* 53, n°. 3 (2000): 339-379.
- Lennox, J. “Kinds, forms of kinds, and the more and the less in Aristotle's biology.” En *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, editado por J. Lennox y A. Gotthelf, 339–359, 1987.
- Lennox, J. G. “History and Philosophy of Science: a Phylogenetic approach.” *História, Ciências, Saúde-Manguinhos* 8 (2001).

- Lennox, J. G., y A. Gotthelf, eds. *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*. Cambridge University Press, 1987.
- Lenoir, T. "The Göttingen School and the Development of Transcendental Naturphilosophie in the Romantic Era." *Studies in the History of Biology*, n° 5 (1981): 111-205.
- . *The strategy of life: teleology and mechanics in the nineteenth-century German biology*. 1989th ed. USA: The University of Chicago Press, 1982.
- Levit, G. S., U. Hossfeld, y L. Olsson. "From the Modern Synthesis to cybernetics: Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884-1963) and his research program for a synthesis of evolutionary and developmental biology." *Journal of Experimental Zoology* 306B, n° 2. Molecular and Developmental Evolution (2006): 89-106.
- Lewis, E. B. "A gene complex controlling segmentation in *Drosophila*." *Nature* 276, n° 5688 (1978): 565-570.
- Lewontin, R. C. *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia biological series 25. New York: Columbia University Press, 1974.
- Lindenmayer, A. "Theories and observations of developmental biology." En *Foundational problems in special sciences*, editado por R. E. Butts y J. Hintikka, 103-118, 1977.
- Linné, C., y L. Salvii. *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Holmiae: Impensis Direct. Laurentii Salvii., 1758.
- Linné, C. *Philosophie botanique: dans laquelle sont expliqués les fondements de la botanique ; avec les définitions de ses parties, les exemples des termes, des observations sur les plus rares, enrichie de figures*, 1788.
- Love, A. C. "Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology." *Biology and Philosophy* 18 (2003): 309-345.
- . "Explaining the Ontogeny of Form: Philosophical Issues." *A companion to the philosophy of biology* (2008): 223.
- . "Functional homology and homology of function: Biological concepts and philosophical consequences." *Biology and Philosophy* 22, n° 5 (2007): 691-708.
- . "Reflections on the Middle Stages of EvoDevo's Ontogeny." *Biological Theory* 1, n° 1 (2006): 94-97.
- . "Typology reconfigured: from the metaphysics of essentialism to the epistemology of representation." *Acta Biotheoretica* 57, n° 1 (2009): 51-75.
- Love, A. C., y R. A Raff. "Knowing your ancestors: themes in the history of evo-devo." *Evolution and Development* 5, n° 4 (2003): 327-330.
- Lovejoy, A. O. *The great chain of being: a study of the history of an idea*. Harvard University Press, 1976.
- Maienschein, J. "Epistemic Styles in German and American Embryology." *Science in Context* 4, n° 02 (1991): 407-427.
- . "The origins of Entwicklungsmechanik." En *A Conceptual history of modern embryology*. Gilbert. New York: Johns Hopkins University Press, 1994.
- . "The origins of Entwicklungsmechanik.." *Developmental Biology* 7 (1991): 43-61.
- . "To Evo-Devo Through Cells, Embryos, and Morphogenesis." En *From embryology to evo-devo*, editado por J. Maienschein y M. D. Laubichler, 109-121. Cambridge: MIT Press, 2007.
- Mallet, J., y K. Willmott. "Taxonomy: renaissance or Tower of Babel?." *Trends in Ecology & Evolution* 18, n° 2 (2003): 57-59.
- Malthus, T. *An essay on the principle of population*. Harmondsworth: Penguin Classics, 1798.
- Marcos, A. *Aristóteles y otros animales: una lectura filosófica de la biología aristotélica*. Barcelona: PPU, 1996.
- Marcus, L., E. Hingst-Zaher, y H. Zaher. "Application of landmark morphometrics to skulls

- representing the orders of living mammals.” *Hystrix-the Italian Journal of Mammalogy* 11, n° 1 (2000).
- Maturana, H. R., y F. J. Varela. *Autopoiesis and cognition: The realization of the living*. Dordrecht, Holland: D. Reidel Publishing Company, 1980.
- Maynard-Smith, J., R. Burian, S. Kauffman, P. Alberch, J. Campbell, B. Goodwin, R. Lande, D. Raup, y L. Wolpert. “Developmental constraints and evolution: a perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution.” *The Quarterly Review of Biology* 60, n° 3 (1985): 265.
- Mayr, E. “Cause and Effect in Biology: Kinds of causes, predictability, and teleology are viewed by a practicing biologist.” *Science* 134, n° 3489 (1961): 1501-1506.
- . “Darwin and the evolutionary theory in biology.” *Evolution and anthropology: A centennial appraisal* (1959): 1–10.
- . *Evolution and the diversity of life: selected essays*. Harvard University Press, 1997.
- . “Footnotes on the Philosophy of Biology.” *Philosophy of Science* (1969): 197-202.
- . “La evolución.” *Investigación y ciencia* 26 (1978): 6–16.
- . *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. New York: Columbia Univ. Press, 1942.
- . “The biological meaning of species.” *Biological Journal of the Linnean Society* 1, n° 3 (1969): 311-320.
- . “The emergence of evolutionary novelties.” *Evolution after Darwin, The University of Chicago Centennial* 1 (1960): 349–380.
- . *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. Belknap Press, 1982.
- . “Theory of biological classification.” *Nature*, n° 220 (1968): 548-548.
- . *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Traducido por S. Casado de Otaola. Barcelona: Crítica, 1992.
- Mayr, E., y P. D. Ashlock. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill New York, 1969.
- McGhee, G. R. “Shell Form in the Biconvex Articulate Brachiopoda: A Geometric Analysis.” *Paleobiology* 6, n° 1 (1980): 57-76.
- . *The geometry of evolution*. Cambridge University Press, 2007.
- . *Theoretical morphology: the concept and its applications*. New York: Columbia University Press, 1999.
- Megason, S. G., y S. E. Fraser. “Imaging in Systems Biology.” *Cell* 130, n° 5 (Septiembre 7, 2007): 784-795.
- Meinhardt, H. *Models of biological pattern formation*. Academic Press London, 1982.
- Meinhardt, H., y A. Gierer. “Pattern formation by local self-activation and lateral inhibition.” *Bioessays* 22, n° 8 (2000): 753–760.
- Merlin, F. “Evolutionary Chance Mutation: A Defense of the Modern Synthesis' Consensus View.” *Info: Ann Arbor, MI: MPublishing, University of Michigan Library* 2 (2010).
- Michel, G. F., y C. L. Moore. *Developmental psychobiology. An Interdisciplinary Science*. Cambridge: MIT Press, 1995.
- Millikan, R. G. *Language, thought, and other biological categories: new foundations for realism*. MIT Press, 1987.
- Mills, D. R., R. L. Peterson, y S. Spiegelman. “An extracellular Darwinian experiment with a self-duplicating nucleic acid molecule.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 58, n° 1 (1967): 217-224.
- Minelli, A. *The Development of Animal Form: Ontogeny, Morphology, and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.
- Mivart, S. G. *On the Genesis of Species*. London: R. Clay Sons and Taylor Printers, 1871.
- Mondella, F. “Siglo XX. Biología y Filosofía (8.4).” En *Historia del pensamiento filosófico y científico*, editado por J. Bignozzi y L. Geymonat. Barcelona: Ariel, 1984.

- Morange, M. "The Relations between Genetics and Epigenetics." *Annals of the New York Academy of Sciences* 981, n.º. 1 (1, 2006): 50-60.
- Morgan, T. H. *The theory of the gene*. London: Yale University Press, 1926.
- Morgan, T. H., A. H. Sturtevant, H. J. Muller, y C. B. Bridges. "The mechanism of Mendelian heredity." *New York: Henry Holt and Company* (1915): 262.
- Mossio, M., C. Saborido, y A. Moreno. "An organizational account of biological functions." *The British Journal for the Philosophy of Science* 60, n.º. 4 (2009): 813-841.
- Motte, A., C. Rutten, y P. Somville, eds. *Philosophie de la forme: Eidos, idea, morphe dans la philosophie grecque des origines à Aristote*. Peeters, 2004.
- Müller, G. B. En *Evolutionary Innovations*, 99-130. University Of Chicago Press, 1990.
- Müller, G. B. "Developmental mechanisms at the origin of morphological novelty: a side-effect hypothesis." En , editado por M. H. Nitecki y D. V. Nitecki. University of Chicago Press, 1990.
- . "Epigenetic Innovation." En *Evolution -The Extended Synthesis*, editado por M. Pigliucci y G. B Müller, 308-332. MIT Press. Cambridge, 2010.
- . "Evo-devo as a discipline." *Evolving pathways: Key themes in evolutionary developmental biology* (2008): 5–30.
- . "Evolutionary developmental biology." *Handbook of Evolution: The evolution of living systems (including hominids)* 2 (2005): 87–115.
- . "Homology: the evolution of morphological organization." En *Origination of organismal form. Beyond the gene in developmental and evolutionary biology*, editado por G. B. Müller y S. A. Newman, 51–69. Cambridge: MIT Press, 2003.
- . "Six Memos for Evo-Devo." En *From embryology to evo-devo*, editado por J. Maienschein y M. D. Laubichler. Cambridge: MIT Press, 2006.
- Müller, G. B., y S. A. Newman. *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. Bradford Books, 2003.
- . "Origination of Organismal Form: The Forgotten Cause in Evolutionary Theory." En *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*, 3-10. Bradford Books, 2003.
- . "The Innovation Triad: An EvoDevo Agenda." *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 304 (2005): 487-503.
- Müller, G. B., y L. Olsson. "Epigenesis and epigenetics." *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology* (2003): 114.
- Müller, G. B., y G. P. Wagner. "Novelty in evolution: restructuring the concept." *Annual review of ecology and systematics* 22, n.º. 1 (1991): 229-256.
- Naydler, J. "Notas." En *Goethe y la Ciencia*. Siruela, 2002.
- Neander, K. "Teleology in biology." En *AAP conference in*, 1980.
- Needham, J. *Biochemistry and Morphogenesis*. 1st ed. Cambridge University Press, 1942.
- . *Biochemistry and morphogenesis*, 1943.
- . *Chemical embryology*. Cambridge: The University Press, 1931.
- Newmann, S., y G. B. Müller. "Genes and Form. Inherency in the Evolution of Developmental Mechanisms." En *Genes in development: re-reading the molecular paradigm*, editado por E. M. Neumann-Held y C. Rehmann-Sutter, 38-73. Duke University Press, 2006.
- Newman, S. A. "The developmental-genetic toolkit and the molecular homology-analogy paradox." *Biological Theory* 1, n.º. 1 (2006): 12–16.
- Newman, S. A, y G. B Müller. "Origination and innovation in the vertebrate limb skeleton: an epigenetic perspective." *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 304, n.º. 6 (2005): 593–609.
- Newman, S. A., y W. D. Comper. "'Generic' physical mechanisms of morphogenesis and pattern formation." *Development* 110, n.º. 1 (1990): 1-18.

- Newman, S. A., y G. B. Müller. "Epigenetic mechanisms of character origination." *Journal of Experimental Zoology* 288, n° 4 (2000): 304-317.
- Nielsen, C. "Defining phyla: morphological and molecular clues to metazoan evolution." *Evolution and Development* 5, n° 4 (7, 2003): 386-393.
- Numbers, R. L. *Darwinism comes to America*. Harvard University Press, 1998.
- . *The creationists: from scientific creationism to intelligent design*. Harvard University Press, 2006.
- Nuño de la Rosa, L. "Becoming organisms. The development of organisation and the organisation of development." *History and philosophy of life sciences* 32 (2010): 289-316.
- Nuño de la Rosa, L., y A. Etxeberria. "Pattern and Process in Evo-Devo: Descriptions and Explanations." En *EPSA09:2nd Conference of the European Philosophy of Science Association*.
- Nuño de la Rosa, L., y J. L. González Recio. *The role of Art in biological thought*. Madrid: Cersa, 2005.
- Nuño de la Rosa, L., y F. M. Pérez Herranz. "The problem of Form in molecular biology." En *Philosophical Essays on Physics and Biology*, editado por J. L. González Recio, 128-150. Hildesheim, Zürich, New York: Georg Olms Verlag, 2009.
- Nusslein-Volhard, C., y E. Wieschaus. "Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*." *Nature* 287, n° 5785 (1980): 795-801.
- Nyhart, L. K. *Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*. University Of Chicago Press, 1995.
- . "Learning from history: Morphology's challenges in Germany ca. 1900." *Journal of Morphology* 252, n° 1 (2002): 2-14.
- Olson, E. C. "Morphology, paleontology, and evolution." *Evolution after darwin* 1 (1960): 523-545.
- Oppenheimer, J. *Essays in the History of Embryology and Biology*. Cambridge, Mass.: M.I.T. Press, 1967.
- Oster, G., y P. Alberch. "Evolution and bifurcation of developmental programs." *Evolution* (1982): 444-459.
- Oster, G. F, N. Shubin, J. D Murray, y P. Alberch. "Evolution and morphogenetic rules: the shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny." *Evolution* 42, n° 5 (1988): 862-884.
- Owen, R. *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals*. Royal College of Surgeons, 1843.
- . *On the Anatomy of Vertebrates: Fishes and reptiles*. Longmans, Green, 1866.
- . *On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton*. London: R. and JE Taylor, 1848.
- . "On the nature of limbs." *Jan Van Voorst, London* (1849).
- Oyama, S. *The ontogeny of information: Developmental systems and evolution*. 2nd ed. Duke University Press, 2000.
- Paley, W. *Natural theology: or, evidence of the existence and attributes of the deity, collected from the appearances of nature*. Editado por M. Eddy y D. M. Knight. Oxford University Press, USA, 1802.
- Panchen, A. L. *Classification, evolution, and the nature of biology*. Cambridge University Press, 1992.
- Patterson, C. "Morphological characters and homology." *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press. London (1982): 21-74.
- Pellegrin, P. *La classification des animaux chez Aristote: statut de la biologie et unité de l'aristotélisme*. Les Belles lettres, 1982.
- . "Logical difference and biological difference: the unity of Aristotle's thought." En

- Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, editado por J. G. Lennox y A. Gotthelf, 313-338, 1987.
- . “Taxonomie, moriologie, division.” En *Biologie, Logique et Métaphysique chez Aristote*, editado por D. Devereux y P. Pellegrin, 37-48. Éditions du Centre national de la recherche scientifique, 1990.
- Pennell, F. W. “Genotypes of the Scrophulariaceae in the First Edition of Linne's "Species Plantarum".” *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 82 (1930): 9–26.
- Pérez Herranz, F. M. *Árthra Hê Péphiken. Las articulaciones naturales de la Filosofía*. Alicante: Publicaciones de la Universidad de Alicante, 1998.
- Pérez Herranz, F. M. “El "giro morfológico": la forma, condición del sentido.” *Quaderns de filosofia i ciència*, n.º. 36 (2006): 61-72.
- Perini, L. “Explanation in two dimensions: diagrams and biological explanation.” *Biology and Philosophy* 20, n.º. 2 (2005): 257–269.
- Piaget, Jean. *Biologie et connaissance: essai sur les relations entre les régulations organiques et les processus cognitifs*. Gallimard, 1973.
- de Pinna, M. C. C. “Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm.” *Cladistics* 7, n.º. 4 (1991): 367–394.
- Polly, P. D. “Developmental Dynamics and G-Matrices: Can Morphometric Spaces be Used to Model Phenotypic Evolution?.” *Evolutionary Biology* 35, n.º. 2 (5, 2008): 83-96.
- Popper, K. *The Open Society and Its Enemies*. 2 vols. London: Routledge, 1945.
- . “The Poverty of Historicism, I.” *Economica* 11, n.º. 42 (1944): 86–103.
- Porfirio. *Isagoge*. Editado por Juan José García Norro y Rogelio Rovira. Barcelona: Anthropos Editorial, 2003.
- Pradeu, T. “Philosophie de la biologie.” En *Précis de philosophie des sciences*, editado por A. Barberouses, D. Bonnay, y M. Cozic. Paris: Vuibert, 2011.
- Provine, W. B. *The origins of theoretical population genetics*. Chicago: The University of Chicago Press, 1971.
- de Queiroz, K., y J. Gauthier. “Phylogeny as a Central Principle in Taxonomy: Phylogenetic Definitions of Taxon Names.” *Syst Biol* 39, n.º. 4 (Diciembre 1, 1990): 307-322.
- Rachootin, S. P, y K. S Thomson. “Epigenetics, paleontology, and evolution.” *Evolution today* 2 (1981): 181–193.
- Rádl, E. *Historia de las teorías biológicas*. Traducido por J. M. L. Piñero. Alianza, 1988.
- Raff, R. A. “Larval Homologies and Radical Evolutionary Changes in Early Development.” En *Novartis Foundation Symposia*, 110-124. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd., 2007.
- . *The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form*. USA: University of Chicago Press, 1996.
- Rashevsky, N. “The theoretical physics of the cell as a basis for a general physico-chemical theory of organic form.” *Protoplasma* 20, n.º. 1 (1933): 180–188.
- Rasskin-Gutman, D. “Modularity: Jumping Forms within Morphospace.” En *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*, editado por W. Callebaut y D. Rasskin-Gutman, 207-220. Boston, MA: MIT Press, 2003.
- . “Organized mayhem in Bilateria Baupläne: symmetry and animal complexity.” *Coloquios de Paleontología* Ext. 1 (2003): 559-567.
- Rasskin-Gutman, D., y A. D. Buscalioni. “Affine transformations as a model of virtual form change for generating morphospaces.” En *Advances in morphometrics*, editado por L. F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J.P Naylor, D. E Slice, y N. MacLeod. New York: Plenum Press, 1996.
- . “Theoretical morphology of the Archosaur (Reptilia: Diapsida) pelvic girdle.” *Paleobiology* 27, n.º. 1 (2001): 59-78.

- Raup, D. M. "Geometric analysis of shell coiling: general problems." *Journal of Paleontology* (1966): 1178–1190.
- Reicher, M. E., J. K. Marek, y I. Brigandt, eds. "Biological kinds and the causal theory of reference." En *Experience and Analysis: Papers of the 27th International Wittgenstein Symposium Austrian Ludwig Wittgenstein Society, Kirchberg am Wechsel*, 58-60, 2004.
- Reiss, J. O. *Not by design: retiring Darwin's watchmaker*. University of California Press, 2009.
- Remane, A. *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Leipzig: [1956], 1952.
- Rescher, N. "Process Philosophy." En *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, editado por E. N. Zalta, 2008.
- Richardson, M. K. "Heterochrony and the phylotypic period." *Developmental biology* 172, n.º 2 (1995): 412–421.
- Richardson, M. K., y A. D. Chipman. "Developmental constraints in a comparative framework: a test case using variations in phalanx number during amniote evolution." *Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.)* 296, n.º 1 (2003): 8-22.
- Richardson, M. K., J. Hanken, M. L. Gooneratne, C. Pieau, A. Raynaud, L. Selwood, y G. M. Wright. "There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development." *Anatomy and Embryology* 196, n.º 2 (1997): 91–106.
- Richardson, M. K., J. E. Jeffery, M. I. Coates, y O. R. P. Bininda-Emonds. "Comparative methods in developmental biology." *Zoology* 104, n.º 3 (2001): 278-283.
- Richardson, R. C. "Complexity, self-organization and selection." *Biology and Philosophy* 16, n.º 5 (2001): 653–682.
- Richards, R. J. *The meaning of evolution: the morphological construction and ideological reconstruction of Darwin's theory*. USA: University of Chicago Press, 1992.
- Richtsmeier, J. T., S. R. Lele, y T. M. I. Cole. "Landmark morphometrics and the analysis of variation." En *Variation*, editado por B. K. Hall y B. Hallgrímsson, 49-69, 2005.
- Ridley, M. *Evolution*. 3rd ed. Wiley-Blackwell, 2004.
- Riedl, R. *Order in living organisms: a systems analysis of evolution*. Wiley, 1978.
- Rieppel, O. *Fundamentals of comparative biology*. Birkhäuser Basel, 1988.
- . *Interpreting the Hierarchy of Nature: From Systematic Patterns to Evolutionary Process Theories*. 1st ed. San Diego: Academic Press, 1994.
- . "Louis Agassiz (1807–1873) and the reality of natural groups." *Biology and Philosophy* 3, n.º 1 (1988): 29-47.
- . "Modules, kinds, and homology." *Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution* 304, n.º 1 (2005): 18–27.
- . "The language of systematics, and the philosophy of 'total evidence'." *Systematics and biodiversity* 2, n.º 1 (2004): 9–19.
- . "'Type' in morphology and phylogeny." *Journal of Morphology* 267, n.º 5 (2006): 528-535.
- Rieppel, O., y M. Kearney. "Similarity." *Biological Journal of the Linnean Society* 75 (2002): 59-82.
- Rieppel, Olivier. "Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes." *Journal of the History of Biology* 23, n.º 2 (Juillet 1, 1990): 291-320.
- Ritter, W. E. *The unity of the organism or the organismal conception of life*. Boston: Ricahrd G. Badger, 1919.
- Robert, J. S. *Embryology, epigenesis, and evolution*. Cambridge University Press, 2004.
- Robert, J. S., B. K. Hall, y W. M. Olson. "Bridging the gap between developmental systems

- theory and evolutionary developmental biology.” *BioEssays* 23, n° 10 (2001): 954-962.
- Robinet, J. B. *Vue philosophique de la gradation naturelle des formes de l'etre, ou Les essais de la nature qui apprend a faire l'homme*. Chez E. van Harrevelt, 1768.
- Rosenberg, A. “Reductionism redux: computing the embryo.” *Biology and Philosophy* 12, n° 4 (1997): 445-470.
- Rosen, R. *Life itself: A comprehensive inquiry into the nature, origin, and fabrication of life*. Vol. 1. Complexity in Ecological Systems. New York: Columbia University Press, 1991.
- Ross, W. D. *Aristóteles*. 2nd ed. Buenos Aires: Charcas, 1981.
- Roth, V. L. “Homology and hierarchies: Problems solved and unresolved.” *Journal of Evolutionary Biology* 4, n° 2 (1991): 167-194.
- . “On homology.” *Botanical Journal of the Linnean Society* 22, n° 1 (1984): 13-29.
- . “Within and Between Organisms: Replicators, Lineages, and Homologues.” En *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*, editado por B. K. Hall, 310-337. Academic Press, 2000.
- Ruiz-Mirazo, K., A. Etxeberria, A. Moreno, y J. Ibáñez. “Organisms and their place in biology.” *Theory in Biosciences* 119, n° 3 (2000): 209-233.
- Rupke, N. *Richard Owen Victorian Naturalist*. New Haven: Yale University Press, 1994.
- Ruse, M. “Darwin's debt to philosophy: an examination of the influence of the philosophical ideas of John FW Herschel and William Whewell on the development of Charles Darwin's theory of evolution..” *Studies in History and Philosophy of Science* 6, n° 2 (1975): 159-81.
- . *La revolución darwinista: la ciencia al rojo vivo*. Traducido por C. Castrodeza. Madrid: Alianza, 1983.
- Russell, E. S. *Form and function: A contribution to the history of animal morphology*. London: John Murray, 1916.
- . *The directiveness of organic activities*. Cambridge: The University Press, 1945.
- Salazar-Ciudad, I. “Developmental constraints vs. variational properties: how pattern formation can help to understand evolution and development.” *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 306B, n° 2 (2006): 107-125.
- . “Making evolutionary predictions about the structure of development and morphology: beyond the neo-Darwinian and constraints paradigms.” En *Evolving Pathways: Key Themes in Evolutionary Developmental Biology*, editado por G. Fusco. Cambridge University Press, 2008.
- . “Morphological evolution and embryonic developmental diversity in metazoa.” *Development* 137, n° 4 (2010): 531-539.
- Salazar-Ciudad, I., y J. Jernvall. “How different types of pattern formation mechanisms affect the evolution of form and development.” *Evolution & Development* 6, n° 1 (2004): 6-16.
- Salazar-Ciudad, I., J. Jernvall, y S. A. Newman. “Mechanisms of pattern formation in development and evolution.” *Development* 130, n° 10 (2003): 2027-2037.
- Sander, K. “The evolution of patterning mechanisms: gleanings from insect embryogenesis and spermatogenesis.” En *Development and evolution*, editado por B. C. Goodwin, N. Holder, y C. C. Wylie, 137-158. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- Schmitt, S. *Aux origines de la biologie moderne. L'anatomie comparée d'Aristote à la théorie de l'évolution*. Éditions Belin. Paris, 2006.
- . “From eggs to fossils: epigenesis and transformation of species in Pander's biology.” *The International Journal of Developmental Biology* 49, n° 1 (2005): 1-8.
- . *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties*. Paris: Publications

- Scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, 2004.
- Scholtz, G. "Baupläne versus ground patterns, phyla versus monophyla: aspects of patterns and processes in evolutionary developmental biology." En *Evolutionary developmental biology of Crustacea*, 3-16, 2004.
- . "Homology and ontogeny: pattern and process in comparative developmental biology." *Theory in Biosciences* 124, n° 2 (2005): 121-143.
- Schrödinger, E. *What's Life*. New York: McMillan, 1946.
- Schwenk, K. "A utilitarian approach to evolutionary constraint." *Zoology* 98 (1995): 251–251.
- Schwenk, K., y G. P. Wagner. "Function and the Evolution of Phenotypic Stability: Connecting Pattern to Process." *Amer. Zool.* 41, n° 3 (2001): 552-563.
- Seilacher, A. "Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie." *Lethaia* 3, n° 4 (1970): 393–396.
- . "Divaricate patterns in pelecypod shells." *Lethaia* 5, n° 3 (1972): 325–343.
- Shubin, N. H., y P. Alberch. "A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb." *Evolutionary biology* 20 (1986): 319–387.
- Simon, H. A. "The architecture of complexity." *Proceedings of the American Philosophical Society* 106, n° 6 (1962): 467–482.
- Simpson, G. G. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, 1961.
- . *Tempo and mode in evolution*. New York: Columbia University Press, 1944.
- Slack, J. M. W, P. W. H. Holland, y C. F. Graham. "The zootype and the phylotypic stage." *Nature* 361, n° 6412 (1993): 490–492.
- Smith, K. K. "Sequence heterochrony and the evolution of development." *Journal of Morphology* 252, n° 1 (2002): 82-97.
- Sober, E. "Equilibrium explanation." *Philosophical Studies* 43, n° 2 (1983): 201–210.
- . "Evolution, population thinking, and essentialism." *Philosophy of Science* 47, n° 3 (1980): 350–383.
- Sokal, R. R. "Typology and empiricism in taxonomy." *Journal of Theoretical Biology* 3, n° 2 (1962): 230-267.
- Sokal, R. R., y P. H. A. Sneath. *Principles of numerical taxonomy*. San Francisco: WH Freeman, 1963.
- Spemann, H. "Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie." *Allgemeine Biologie* (1915).
- Stearn, W. T. "An introduction to the 'Species Plantarum' and cognate botanical works of Carl Linnaeus." En *Ray Society facsimile of Linnaeus, Species Plantarum, vol. 1*. London, 1957.
- Steigerwald, J. "Goethe's Morphology: Urphänomene and Aesthetic Appraisal." *Journal of the History of Biology* 35, n° 2 (2002): 291–328.
- Striedter, G. F. "Stepping into the same river twice: homologues as recurring attractors in epigenetic landscapes." *Brain, Behavior and Evolution* 52, n° 4 (2000): 218–231.
- Suárez-Díaz, E., y V. H. Anaya-Muñoz. "History, objectivity, and the construction of molecular phylogenies." *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 39, n° 4 (2008): 451–468.
- The President's Council on Bioethics. *Human Cloning and Human Dignity: an Ethical Inquiry. Report and Recommendations of the President's Council on Bioethics*. Washington, 2002.
<http://bioethics.georgetown.edu/pcbe/reports/cloningreport/fullreport.html>.
- Thompson, D. W. *On growth and form*. Cambridge University Press Cambridge, 1942.
- Thom, R. "Comment la biologie moderne redécouvre la kinésis d'Aristote." *Le Bulletin d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie*, 1998.

- . “Determinismo e innovación.” En *Proceso al azar*, editado por J. Wagensberg. Tusquets, 1986.
- . *Esquisse d'une sémiophysique. Physique aristotélicienne et Théorie des Catastrophes*. Paris: InterEditions, 1988.
- . “Homéomères et anhoméomères en théorie biologique d'Aristote à aujourd'hui.” En *Biologie, Logique et Métaphysique chez Aristote*, 491-551. Paris: Éditions du CNRS, 1990.
- . *Parábolas y catástrofes: entrevista sobre matemáticas, ciencia y filosofía*. Barcelona: Tusquets, 1985.
- . “Structuralist Biology.” En *Towards a Theoretical Biology*, 32–41. Edinburgh: Edinburgh University Press, s.d.
- Turing, A. M. “The chemical theory of morphogenesis.” *Phil. Trans. Roy. Soc* 237 (1952): 32.
- Valentine, J. W. “Late Precambrian bilaterians: grades and clades.” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91, n.º. 15 (1994): 6751 -6757.
- Valentine, J. W., y H. Hamilton. “Body plans, phyla and arthropods.” En *Arthropod relationships*, editado por R. A. Fortey y R. H. Thomas. Springer, 1998.
- Vicq-d'Azyr, F. *Oeuvres*. Vol. 4. Paris: Duprat-Duverger, de l'Impr. de Baudouin, 1805. <http://www.archive.org/details/oeuvresdevicqdaz04vicq>.
- . *Traité d'anatomie et de physiologie: avec des planches coloriées représentant au naturel les divers organes de l'homme et des animaux*. Paris: Imprimerie de Franç. Amb. Didot, 1786.
- Waddington, C. H. *New patterns in genetics and development*. Vol. 21. Columbia University Press New York, 1962.
- Waddington, C. H. “Biological development.” En *Encyclopaedia Britannica online*. 2009th ed., s.d. <http://www.britannica.com/EBchecked/topic/65976/biological-development>.
- . “Genetic assimilation of an acquired character.” *Evolution* 7, n.º. 2 (1953): 118–126.
- . *The strategy of the genes*. London: Allen, 1957.
- Wagner, G. P. “A research programme for testing the biological homology concept.” *Novartis Foundation Symposium* 222 (1999): 125-34.
- . “Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity.” *Integrative and Comparative Biology* 36, n.º. 1 (1996): 36-43.
- . “The biological homology concept.” *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, n.º. 1 (1989): 51–69.
- . “The Current State and the Future of Developmental Evolution.” En *From embryology to evo-devo*, editado por J. Maienschein y M. D. Laubichler, 425-445. Cambridge: MIT Press, 2006.
- . “What is the promise of developmental evolution? Part I: Why is developmental biology necessary to explain evolutionary innovations?.” *Journal of Experimental Zoology* 288, n.º. 2 (2000): 95-98.
- Wagner, G. P., y L. Altenberg. “Perspective: Complex Adaptations and the Evolution of Evolvability.” *Evolution* 50, n.º. 3 (1996): 967-976.
- Wagner, G. P., C. Chiu, y M. Laubichler. “Developmental Evolution as a Mechanistic Science: The Inference from Developmental Mechanisms to Evolutionary Processes” 40 (2000): 819-831.
- Wagner, G. P., y H. C. E. Larsson. “What is the promise of developmental evolution? III. The crucible of developmental evolution.” *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 300B, n.º. 1 (2003): 1-4.
- Wagner, G. P., y M. D. Laubichler. “Character identification in evolutionary biology: The role of the organism.” *Theory in Biosciences* 119, n.º. 1 (2000): 20-40.
- . “Rupert Riedl and the Re-Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology:

- Body Plans and Evolvability.” *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 302 (2004): 92-102.
- Wagner, G. P., y B. Y. Misof. “How can a character be developmentally constrained despite variation in developmental pathways?.” *Journal of Evolutionary Biology* 6, n.º. 3 (1993): 449–455.
- Wagner, G. P., y K. Schwenk. “Evolutionarily stable configurations: functional integration and the evolution of phenotypic stability.” *Evolutionary biology* 31 (2000): 155-218.
- Wagner, G. P., y G. P. Wagner. “Characters, units and natural kinds: an introduction.” En *The Character Concept in Evolutionary Biology*, 1-10, 2001.
- Wake, D. B. “Comparative terminology.” *Science* 265, n.º. 5169 (1994): 268.
- Watson, J. D., y F. H. C. Crick. “Molecular structure of nucleic acids.” *Nature* 171, n.º. 4356 (1953): 737–738.
- Webster, G., y B. C Goodwin. *Form and transformation: generative and relational principles in biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- van der Weele, C. *Images of development*. SUNY series in philosophy and biology. New York: State University of New York Press, 1999.
- Weismann, A. *The Germ-Plasm: A Theory of Heredity*. On-line Electronic Edition: Electronic Scholarly Publishing. London: Charles Scribner's Sons [1893], 1883.
- Weiss, K. M., y S. M. Fullerton. “Phenogenetic Drift and the Evolution of Genotype-Phenotype Relationships.” *Theoretical Population Biology* 57, n.º. 3 (2000): 187-195.
- Weiss, P. A. *Principles of development: a text in experimental embryology*. H. Holt and company, 1939.
- West-Eberhard, M. J. *Developmental plasticity and evolution*. USA: Oxford University Press, 2003.
- Wheeler, Q. D. “Taxonomic triage and the poverty of phylogeny.” *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359, n.º. 1444 (2004): 571-583.
- Whewell, W. *The philosophy of the inductive sciences: founded upon their history*. 2 vols. 2nd ed. London: JW Parker, 1847.
- Whitehead, A. N. “Process and Reality.” *Macmillan* 11 (1929).
- Wilkins, A. S. *The evolution of developmental pathways*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 2002.
- Wimsatt, W. “Echoes of Haeckel? Reentrenching Development in Evolution.” En *From embryology to evo-devo*, editado por J. Maienschein y M. Laubichler. Cambridge: MIT Press, 2007.
- Winsor, M. P. “Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy.” *Biology and Philosophy* 18, n.º. 3 (2003): 387-400.
- Wittgenstein, L. *Investigaciones filosóficas*. Traducido por A. García Suárez y U. Moulines. 1999th ed. Barcelona: Altaya, 1958.
- Wolpert, L. “Positional information revisited.” *Development* 107 (1989): 3-12.
- . “The concept of positional information and pattern formation.” *Towards a Theoretical Biology* (1972): 83–94.
- Wolpert, L., y J. H. Lewis. “Towards a theory of development.” *Federation Proceedings* 34, n.º. 1 (1975): 14-20.
- Wolpert, L., y C. Tickle, eds. *Principles of development*. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- Woodger, J. H. *Biological principles: a critical study*. 2nd ed. London: Routledge, 1929.
- . “On biological transformations.” En *Essays on Growth and Form Presented to D'Arcy Wentworth Thompson*, 95–120, 1945.
- . *The axiomatic method in biology*. 1978th ed. Cambridge: Cambridge University

- Press, 1937.
- Wouters, A. "The Function Debate in Philosophy." *Acta Biotheoretica* 53, n° 2 (2005): 123-151.
- Young, B. A. "On the necessity of an archetypal concept in morphology: With special reference to the concepts of 'structure' and 'homology'." *Biology and Philosophy* 8, n° 2 (1993): 225-248.
- Young, R. M. "Malthus and the evolutionists: the common context of biological and social theory." *Past & Present* 43, n° 1 (1969): 109-145.
- Zammito, J. "Teleology then and now: The question of Kant's relevance for contemporary controversies over function in biology." *Studies in History and Philosophy of Biol & Biomed Sci* 37, n° 4 (2006): 748-770.
- Zangerl, R. "The methods of comparative anatomy and its contribution to the study of evolution." *Evolution* 2, n° 4 (1948): 351-374.

Índice onomástico

Abouheif, Ehab.....	42, 241
Adanson, Michel.....	18 s., 32
Agassiz, Louis.....	10, 69, 102, 124
Albarracín, Agustín.....	73, 194
Alberch, Pere.....	41, 56, 67, 105, 128, 130 s., 135, 188 ss., 219, 222, 226 ss., 242 s., 253, 255 s.
Allen, Garland E.....	120, 165, 178
Altenberg, Lee.....	65, 228, 230, 260
Alvargonzález, David.....	12, 15, 17, 87, 166
Amundson, Ron.....	10, 13, 57, 60, 103, 141, 145, 148, 171, 178 s., 215, 218, 220, 228, 259
Anaya-Muñoz, Víctor H.	98
Apelt, Ernst Friedrich.....	73
Appel, Toby A.....	3, 44, 162
Aquino, Tomás de.....	69
Arber, Agnes B.	76
Aristóteles.....	1, 3, 7, 12 ss., 25 ss., 31, 33, 36 s., 40, 49 ss., 62, 64, 66 s., 69, 110, 121, 149 s., 158 s., 161, 163 s., 168, 174, 205, 269
Arnold, Stevan J.	154, 169
Arthur, Wallace.....	112, 121, 217 s., 221, 225, 231, 233, 253
Ashlock, Peter D.	92
Assis, Leandro C.	98
Balan, Bernard.....	54, 59, 64 s., 118, 151, 162
Balfour, Francis.....	134 s., 137, 246
Balme, David M.	25, 27, 223
Bateson, William.....	46 s., 51, 66 s., 114, 209, 221
Belon, Pierre.....	32
Belousov, Lev Vladimirovich.....	2, 200, 202 ss.
Benson, R. H.	59
Bergmann, Carl	175
Bergson, Henri.....	119 s.
Bertalanffy, Ludwig von	38, 152, 165
Biggers, J. D.	168
Blumenbach, Johann Friedrich.....	119, 164
Bock, Walter.....	145, 148, 151 s., 154, 163
Bolker, Jessica.....	42, 106, 120, 135, 184, 241, 245
Bonner, John.....	222, 225
Bonnet, Charles.....	64, 115 s., 123, 164
Bookstein, Fred L.	29
Born, Gustav.....	175
Boveri, Theodor.....	178, 224
Bowler, Peter.....	103, 122, 214
Boyd, Richard.....	9, 167, 238, 258

Brachet, Albert.....	196
Brady, Ronald.....	76
Braus, Herman.....	225
Brigandt, Ingo.....	2, 4, 42, 80, 269
Brusca, Gary J.	163
Brusca, Richard C.	163
Budd, Graham.....	52, 94, 107
Bueno, Gustavo.....	25, 68, 86, 91, 145
Buffon, Georges-Louis Leclerc de.....	20 s., 32, 57 s., 69
Buscalioni, Ángela.....	24, 34, 57, 59
Cain, Arthur J.....	10, 15
Callebaut, Werner.....	38, 43
Camardi, Giovanni.....	61, 73, 101, 103, 111, 141
Carroll, Sean B.	183 s., 199, 233
Carus, Carl Gustav.....	31, 33, 46, 74, 123
Cassirer, Ernst.....	68, 73
Chapman, Ralph E.	230
Child, Charles Manning.....	180
Chiu, Chi-hua.....	228, 253
Cho, Ken W. Y.....	184
Chung, Carl.....	215
Classen-Bockhoff.....	76
Coleman, William.....	38, 55, 151
Coyne, Jerry A.....	233
Craver, Carl.....	153
Crubellier, Michel.....	50, 70, 110, 149, 158, 161
Cummins, Robert C.....	149, 157
Cuvier, Georges.....	3, 44, 54, 58, 62 s., 65, 75, 124 s., 142, 151, 159, 162 s., 168, 171
Darwin, Charles.....	3, 9 s., 16, 21 s., 55, 84 ss., 90 s., 99 ss., 108, 111, 127, 134, 138, 143 ss., 170, 209 ss., 240, 261
Dassow, Georges von.....	23 s., 113, 185
Daubenton, Louis Jean-Marie	21, 32, 69
Davidson, Eric.....	182, 184, 231
Dawkins, Richards.....	146, 256
de Beer, Gavin.....	44, 129 s., 134 s., 137, 226, 238 s.
De Candolle, Augustin Pyrame.....	32
de Echandía, Guillermo R.....	36, 119, 211
De Jussieu, Antoine-Laurent.....	32
De Jussieu, Bernard.....	32
de Pinna, Mario G. G.....	96, 106
De Renzi, Miquel.....	269
De Robertis, Eddy M.....	54 s., 184, 232
Demócrito.....	36, 223
Denton, Michael J. D.....	69
Depew, David J.....	210
Di Gregorio, Mario A.....	103
Dobzhansky, Theodosius.....	109, 147, 209, 213, 216
Driesch, Hans.....	121, 175 s., 188, 195, 198
Duboule, Denis.....	132 s., 240
Dullemeijer, Piet.....	154, 163, 169, 229
Ebach, Malte.....	76, 108

Ebach, Malte C.....	76, 108
Eble, Gunter J.....	38, 40, 66, 115, 163, 229 s., 254
Eldredge, Niles.....	111, 222
Empédocles.....	36, 223
Epel, D.....	155, 252
Ereshefsky, Marc.....	12, 87, 95
Erwin, Douglas.....	221, 250
Etxeberria, Arantza.....	38, 67, 144, 245
Farber, Paul Lawrence.....	18, 58 s., 79, 90, 100
Fichte, Johann Gottlieb.....	73
Fisher, Ronald.....	146, 213, 216
Forgacs, Gabor.....	202
Foucault, Michel.....	4, 35, 62
Fries, Jakob Friedrich.....	73
Furth, Montgomery.....	36, 49
Gale, Emily A.....	243
Gánti, Tibor.....	160
García Azkonobieta, Tomás.....	216, 231, 233
Gardner, Richard.....	167, 195
Garstang, Walt.....	129 s., 134 s., 137
Gayon, Jean.....	2, 9, 20 s., 87 ss., 94, 144, 147, 156, 213 s., 216
Gegenbaur, Carl.....	44, 46, 99, 101 ss., 135, 137, 168
Geoffroy Saint Hilaire, Étienne.....	3, 32 s., 44, 46, 54, 58, 61 s., 74 s., 100, 118, 162, 171, 239
Geoffroy Saint Hilaire, Isidore.....	67
Gerhart, John.....	256 s.
Ghiselin, Michael.....	21 s., 55, 84, 86 s., 103, 145
Giere, Ronald N.....	4
Gierer, Alfred.....	198
Gilbert, Scott.....	38, 42, 79, 101, 106, 117, 120, 127, 130, 155, 170, 177 s., 180 s., 184 s., 198, 221 s., 224, 228, 232, 242, 245, 257
Ginzburg, Lev R.....	211
Gissis, Snait B.....	155
Gluecksohn-Schoenheimer, Salome.....	180, 185
Goethe, Johann Wolfgang von.....	23 s., 33, 60 ss., 66, 74 ss., 79, 84, 119, 134, 159, 162
Goldschmidt, Richard.....	221, 225, 227, 232
González Recio, José Luis.....	69, 90, 194, 212
Goodrich, Edwin Stephen.....	137
Goodwin, Brian.....	65, 132, 196, 204, 235, 242
Gould, Stephen Jay.....	3, 56, 89, 111 s., 114 s., 123, 127, 130, 143 ss., 164, 176, 178, 212, 214, 216, 220, 222, 224, 226 s., 229, 235, 242, 250, 253, 257
Gray, R. D.....	186
Grene, Marjorie.....	70, 110
Grenier, Jennifer K.....	231, 249
Griesemer, James.....	118, 178, 187, 214 s., 234
Griffiths, Paul.....	96 s., 186, 235, 238, 254, 258
Hacking, Ian.....	4
Haeckel, Ernst.....	99, 101 ss., 126 s., 129 s., 132, 135 s., 138, 173, 201, 224, 226, 235, 248
Hall, Brian K.....	4, 63, 69, 106, 122, 132, 134 s., 137, 162, 167, 189 ss., 214, 228, 234 ss., 244, 246, 256
Hamburger, Viktor.....	215
Hamilton, Healy.....	50, 52

Hammen, L. van der.....	58, 68, 79, 114
Harrison, Ross G.....	1, 129, 180, 183
Hegel, Georg Wilhelm Friedrich.....	73
Hennig, Willi.....	92, 97, 135
Herbst, Curt.....	175
Herder, Johann Gottfried von.....	58, 100, 124
Herschel, John.....	73, 210
Hertwig, Oscar.....	106, 175, 179, 241
Hingst-Zaher, Erika.....	31
His, Wilhelm.....	116, 118, 129, 132, 173, 176, 201 ss., 224
Ho, Mae-Wan.....	219, 242
Hoekstra, Hopi E.....	233, 249
Holland, Peter.....	160, 239, 248
Hopwood, Nick.....	116 ss., 128, 165, 201 s.
Hörstadius, Sven.....	180
Hossfeld, Uwe.....	114, 168
Hull, David.....	9 s., 12, 15, 22, 85 s., 91
Huneman, Philippe.....	73, 76, 165
Huxley, Julian S.....	91
Huxley, Thomas Henri.....	74, 104, 134
Jablonka, Eva.....	155, 234
Jacob, François.....	179, 181
Jensen, Sören.....	52, 94, 107
Jernvall, Jukka.....	192, 194, 196, 202, 204, 206, 259
Kant, Immanuel.....	68 ss., 75, 83 s., 158 ss., 164, 211, 223
Kauffman, Stuart.....	65, 185, 230, 233, 254
Keibel, Franz.....	129
Keller, Evelyn Fox.....	9, 178 s., 184 s., 258, 260
Kirschner, Marc.....	256 s.
Klima, Gyula.....	14
Klingenberg, Christian Peter.....	30, 47 s.
Kluge, Arnold G.....	97, 131
Lamarck, Jean-Baptiste de.....	18, 58, 64, 85 ss., 90, 99, 143 ss., 210
Lamb, Marion J.....	234
Lankester, Ray.....	101, 106, 108, 138, 246
Larsson, Hans C. E.....	110
Laubichler, Manfre.....	38, 137, 157, 191, 225, 230
Laubichler, Manfred 38, 41 s., 44, 107, 122, 142, 157, 165, 169, 191, 206, 228, 243, 246, 248, 253, 256 s.	
Lauder, George V.....	109, 148, 152 s., 155, 163, 169
Le Guyader, Hervé.....	54
Lefschetz, Solomon.....	68
Legge, Michael.....	69
Leibniz, Gottfried W.....	64, 74, 170
Lele, Subhash R.....	63
Lennox, John.....	3, 25, 36, 223
Lenoir, Timothy.....	3, 125, 133, 164 s., 223
Leuckart, Rudolph.....	175
Levit, Georgy.....	114, 168
Lewis, Edward B.....	182 s., 199
Lewontin, Richard.....	114, 143, 146, 216, 227, 229, 257

Lillie, Frank Rattray.....	165, 242
Lindenmayer.....	120
Linné, Carl von.....	14
Linneo, Carlos.....	10 ss., 19, 25, 50, 67, 80, 87, 90, 116, 264
Loeb, Jacques.....	177
Love, Alan.....	108, 133, 148, 173, 187, 228, 231, 236 s., 244
Lyell, Charles.....	10, 212
Maienschein, Jane.....	103, 137, 165, 175, 177 ss., 206, 224 s., 230, 248
Malthus, Thomas.....	210
Mangold, Mangold.....	180
Maturana, Alberto.....	160
Mayr, Ernst. 9 ss., 20 s., 55, 87 s., 91 s., 96, 108, 145 ss., 176, 206, 212, 215, 217, 220, 248 s.	
McGhee, Georges R.....	65, 230
Meckel, Johann Friedrich.....	46, 123 s.
Megason, Sean G.....	117
Meinhardt, Hans.....	192 s., 197 ss.
Mendel, Gregor.....	213
Mendeleïev, Dmitri Ivanovitch.....	50
Merlin, Francesca.....	216
Michel, George F.....	156, 167
Millikan, Ruth.....	148 s., 170
Mills, D. R.....	234
Minelli, Alessandro.....	136
Misof, Bernard.....	229, 246
Mivart, George Jackson.....	220
Monod, Jacques.....	179, 181
Moore, Celia L.....	156, 167, 181
Morange, Michel.....	181
Moreno, Álvaro.....	157, 160
Morgan, Thomas.....	178, 185, 215
Morita, Elaine A.....	184
Mossio, Matteo.....	157, 160
Motte, A.....	69
Müller, Fritz.....	124, 126
Müller, Fritz.....	127
Müller, Gerd.....	43, 48, 136, 138, 142, 187 s., 190 s., 206, 218, 221, 228, 231, 236 s., 246 s., 250 s., 253 s.
Müller, Johannes.....	124
Munro, Ed.....	23 s., 113, 185, 227, 239, 256
Murray, James Dickson.....	2
Naef, Adolf.....	76
Naydler, Jeremy.....	24, 75
Neander, Karen L.....	148
Needham, Joseph.....	38, 155, 163 s., 193 s., 196, 204, 242
Neumann-Held.....	249
Newman, Stuart.....	43, 192, 194, 196, 202, 204 ss., 228, 236 s., 246 s., 250 s., 253
Nielsen, Claus.....	52, 132
Nuño de la Rosa, Laura.....	69, 144, 166, 245, 247
Nüsslein-Volhard, Christiane.....	182 s.
Nyhart, Lyn.....	4, 103, 122, 137, 175 s., 225
Oken, Lorenz.....	31, 33, 46, 84, 123 s.

Olson, Wendy M.....	108, 234 s.
Olsson, Lennart.....	114, 168, 187 s.
Opitz, John M.....	42, 178, 184, 221 s., 232
Oppel, Albert.....	129
Oppenheimer, Jane Marion	116
Oster, Georges.....	56, 147, 182 s., 189 s., 202, 205, 226 s., 229, 239 ss., 255
Owen, Richard.....	43 ss., 48, 51, 60 s., 73 s., 100 ss., 106, 111, 136, 141
Oyama, Susan.....	186
Paley, William.....	145 s.
Panchen, Alec L.....	9, 14
Pander, Christian.....	100
Pattee, Howard H.	160
Patterson, Colin	41, 94 s., 97, 113, 115
Peirce, Charles Sanders.....	61
Pellegrin, Pierre.....	25, 40, 50, 70, 110, 149, 158, 161
Pennell, Francis W.....	17
Pérez Herranz, Fernando M.....	74, 247
Pérez Herranz, Fernando M.....	197
Perini, Laura.....	117
Perrault, Claude.....	58, 201
Peterson, R. L.....	234
Pflüger, Eduard.....	175
Platón.....	1, 9 s., 25 s., 31, 36, 49, 61, 64, 68 ss., 79, 81, 108, 110 s., 223, 249
Plotino.....	68, 90 s.
Polly, P. David.....	30, 47
Popper, Karl.....	9, 12, 21, 94
Porfirio.....	13 s.
Provine, Will B.....	55, 146, 215
Rachootin, Stan P.....	219
Rádl, Emanuel.....	104, 119
Raff, Rudolf A.....	42 s., 113 s., 132, 135 s., 167, 178, 184, 221 s., 231 s., 236, 241, 244, 260
Rashevsky, Nicolas.....	191, 201 s.
Rasskin-Gutman, Diego.....	24, 30, 34, 38, 43, 50 s., 57, 59, 110, 112, 161, 170, 230
Rathke, Martin Heinrich.....	124
Raup, David.....	64 s., 230
Rehmann-Sutter.....	249
Reiss, John.....	170
Remane, Adolf.....	42 s., 65, 77, 80, 95, 104 s., 135 s.
Rescher, Nicholas.....	120
Richards, Robert J.....	3, 131 ss., 136, 230, 254
Richardson, Michael.....	131 ss., 136, 230, 254
Richardson, Robert C.	254
Richtsmeier, Joan	63
Ridley, Mark.....	24
Riedl, Rupert.....	41, 168 ss., 222, 256 s.
Rieppel, Olivier.....	49, 57, 77, 94, 96 ss., 108, 112, 124, 135, 171, 214, 237 s., 241, 244, 249, 253, 258, 260
Ritter, William Emerson.....	165, 221
Robert, Jason Scott.....	19, 54 s., 184, 186, 232, 234 s., 240, 249, 254
Robinet, Jean-Baptiste René.....	58, 115, 123
Rosen, Robert.....	160, 184 s., 187, 191, 233

Rosenberg, Alex.....	184 s., 187, 191, 233
Roux, Wilhelm.....	155, 175 s., 195, 198, 224 s.
Rupke, Nicholas.....	61
Ruse, Michael.....	10 s., 100, 144, 210
Russell, Edward S.....	2, 46, 57, 61 s., 74, 86, 100 ss., 106, 118, 120 s., 124 ss., 134, 136, 138, 142 s., 155, 159, 165, 168, 175
Rutten, Chr.....	69
Saborido, Cristian.....	157, 160
Salazar-Ciudad, Isaac.....	192 ss., 196, 202, 204, 206, 248, 253, 259
Sarkar, Sahotra.....	38, 117
Sasai, Yoshiki.....	55, 240
Saunders, Peter Timothy.....	219, 242
Schelling, Friedrich.....	73
Schleiden, Matthias Jakob.....	194
Schmalhausen, Ivan I.....	114, 168, 225, 252
Schmitt, Stéphane.....	2, 32 s., 44, 46, 65, 100, 133, 159, 162, 225
Scholtz, Gerhardt.....	52, 108, 135 s., 244 s.
Schrödinger, Erwin.....	184
Schwann, Theodor.....	194
Seilacher, Adolf.....	220 ss., 269
Serres, Étienne.....	123 s.
Shubin, Neil.....	41, 135, 230, 243
Simon, Herbert.....	43
Simpson, George Gaylord.....	91, 111
Smith, Kathleen K.....	226 s.
Sneath, Peter H.A.....	16, 19 s., 92, 96
Sober, Elliot.....	21, 211
Sokal, Robert R.....	16, 19 s., 92, 96
Somville, P.....	69
Spemann, Hans.....	41, 142, 180, 225, 246
Spiegelman, Sol.....	234
Spinoza, Baruch de.....	73
Stearn, William T.....	17
Stebbins, G. Ledyard.....	225
Stern, Claudio.....	167, 195, 205
Strauss, Richard E.....	131
Streeter, George.....	165
Thom, René2, 27 ss., 31, 34, 39, 41, 50, 59, 63, 77, 116, 152, 155, 164, 178, 181, 200 ss., 205 s., 219, 223	
Thompson, D'Arcy W.....	27 ss., 31, 41, 59, 63, 200 ss.
Thomson, Keith Stewart.....	219
Turing, Alan.....	138, 197 ss.
Umerez, Jon.....	38
Valentine, James W.....	50, 52, 251
van der Weele, Cor.....	235
Varela, Francisco.....	160
Vicq d'Azyr, Félix.....	32, 46, 134, 162
von Baer, Karl Ernst.....	100, 119, 124 s., 134, 165
Vrba, Ellisabeth.....	220, 222
Waddington, Conrad H.....	120 s., 180 s., 191, 196, 222, 225, 227, 232, 247, 252
Wagner, Günter...38, 40, 42 s., 65, 107, 110, 113, 138, 157, 169 s., 190 s., 228 ss., 237 s., 240	

s., 243, 246, 251, 253, 256 ss., 260	
Wagner, Rudolph.....	124
Wahlert, Gerd von	145, 148, 151 s., 154
Wake, David.....	41, 169
Wallace, Alfred Russel.....	146
Watson, James Dewey.....	178
Weatherbee, Scott D.....	231, 249
Webster, Gerry.....	65, 216, 242
Weismann, August.....	146, 178, 195, 211, 214
Wheeler, Quentin D.	9, 95 ss., 258
Whewell, William	18, 73, 210
Whitehead, Alfred North.....	119
Wieschaus, Eric	182 s.
Wimsatt, William.....	182 s., 248
Winsor, Mary P.	4, 10, 16, 18, 248
Wittgenstein, Ludwig	15, 113
Wolff, Caspar Friedrich.....	116, 119, 164, 246
Wolpert, Lewis.....	184, 198 s.
Woodger, Joseph.....	23, 41 s., 46, 49, 52, 77, 104, 113, 120 s., 155, 165 s., 243
Wouters, Arnold.....	143, 148, 154
Wright, Sewall.....	147, 225
Young, Bruce A.....	31, 48, 79, 210
Zaher, H.	31
Zammito, John.....	160
Zangerl, Rainer.....	55, 63, 65, 77, 92, 104, 142
Zweers, Gart A.....	154, 163

El concepto de forma en la biología contemporánea. Análisis filosófico.

Resumen. Desde finales del siglo XIX, el problema de la forma orgánica (las propiedades geométricas y topológicas de las entidades biológicas a escala anatómica), que hasta entonces había jugado un rol nuclear en la constitución y el desarrollo de las ciencias biológicas, empezó a languidecer hasta su práctica desaparición, determinada por el triunfo de la teoría sintética de la evolución y la teoría genética del desarrollo. No obstante, desde finales de los setenta, la morfología ha experimentado un progresivo renacimiento en todos los dominios de la biología que más recientemente ha despertado el interés por la historia de la disciplina, así como una renovada atención filosófica a conceptos morfológicos como ‘tipo’, ‘Bauplan’, ‘homología’ o ‘novedad morfológica’. Teniendo en cuenta la raigambre histórica de la problemática morfológica, este trabajo investiga las implicaciones filosóficas que para el concepto de forma orgánica demuestran los programas de investigación contemporáneos dedicados al estudio de la naturaleza, generación y evolución de la forma orgánica. En primer lugar, nos proponemos demostrar que la gran dialéctica filosófica de la que dependen las distintas configuraciones del concepto de forma orgánica se deriva de los diversos objetivos epistemológicos de las dos disciplinas encargadas de organizar la diversidad morfológica: la morfología y la taxonomía. En segundo lugar, analizamos cómo ambos marcos descriptivos condicionan las teorías explicativas de la forma que se han manejado en la biología funcional, la biología del desarrollo y la biología evolutiva.

The concept of organismal form in contemporary biology. A philosophical analysis.

Summary. Since the end of the 19th century, the problem of organismal form (i.e. the geometrical and topological properties of biological entities at the anatomical level) which had a privileged role throughout the history of biology, progressively weakened until its practical disappearance, due to the triumph of the synthetic theory of evolution and the genetic theory of development. However, since the late 1970s, morphology has experienced a progressive renaissance in every domain of biology. This return of form has recently stirred up the interest in the history of morphology together with an increasing philosophical attention to morphological concepts such as ‘type’, ‘Bauplan’, ‘homology’ or ‘novelty’. Taking into account the historical roots of morphological problems, my thesis investigates the philosophical implications of the contemporary programs of research devoted to the descriptive and causal study of the nature, generation and evolution of organismal form. Firstly, I show that the philosophical dialectics governing the different conceptualisations of the concept of organismal form depends on the epistemological goals of the two disciplines in charge of organising morphological diversity, namely morphology and taxonomy. Secondly, I analyse how both descriptive frameworks determine the causal theories of form managed in functional biology, developmental biology and evolutionary biology.

Programa de doctorado: “Entre Ciencia y Filosofía”, Facultad de Filosofía de la Universidad Complutense de Madrid.

Departamento: Dpto. de Filosofía Teórica y Departamento de Lógica y Filosofía de la Ciencia. Ciudad Universitaria S/N, 28040, Madrid.

École doctorale: École doctorale de Philosophie de l’Université Paris 1. (ED 280), 1 rue d’Ulm, 75005 Paris.

Equipe d’accueil: Institut d’Histoire et de Philosophie des Sciences et des Techniques (UMR 8590), 13 rue du Four, 75006. Paris.

Disciplina: Filosofía

Palabras clave: filosofía de la biología, forma orgánica, morfología, morfogénesis, evo-devo.