

## PORQUÉS Y PARAQUÉS: A VUELTAS CON LA CAUSALIDAD EN BIOLOGÍA

Tomás García Azkonobieta  
IES Escultor Daniel, Logroño (La Rioja)  
tgazkonobieta@gmail.com

**RESUMEN.** Mayr (1961) propuso la distinción entre causas próximas y últimas para dar un soporte epistemológico a los dos principales dominios de investigación biológica: la biología funcional (que trata de dar cuenta de cómo ciertos elementos estructurales interactúan para producir una determinada función), y la evolutiva (que se ocuparía de explicar por qué una población ha llegado a ser como es, es decir, por qué o para qué tiene las características que tiene). La biología evolutiva del desarrollo (*evo-devo*), al ocuparse a la vez del funcionamiento de los sistemas de desarrollo y de su evolución, ha generado recientemente un nuevo dominio de investigación que me lleva a revisar críticamente la distinción original.

**ABSTRACT.** Mayr (1961) proposed the proximate-ultimate causes distinction to give epistemological support to the two main research domains in biology: functional biology (which explains how structural elements interact to produce a particular function) and evolutionary biology (which explains why a population has become what it is, in other words, why does it have the characteristics that define it). Developmental evolutionary biology (*evo-devo*), focused in the evolution of developmental systems, generates a new research domain that leads me to revisit the original distinction.

La conferencia internacional de Princeton, New Jersey, patrocinada por el *National Research Council* y celebrada a principios de enero de 1947, se caracterizó, según narra Ernst Mayr en el prólogo a *The Evolutionary Synthesis*, por un sorprendente consenso entre genetistas, paleontólogos, ecólogos, morfológicos, taxónomos y etólogos. Si esta reunión hubiese tenido lugar quince años antes, señala, los interminables debates y las discusiones subidas de tono habrían sido la nota común. También Bertalanffy (1933) describe la situación en la investigación biológica en esos años como un periodo de crisis. A pesar de contar con un creciente número de datos desde los diversos campos de la biología, se percibía la necesidad de una teoría general que pudiese unificarlos. El acuerdo esencial en Princeton sobre el modo gradual en el que se produce la evolución y sobre la idea de que la selección natural es el mecanismo básico causante de la misma fue, para Mayr, la prueba de que se había producido una síntesis, de que finalmente se había roto algún tipo de barrera que impedía la comunicación entre los biólogos de las diferentes áreas.

La síntesis moderna, señala, permitió unificar el creciente número de estudios biológicos de dos tradiciones investigadoras, la de los experimentalistas y la de los naturalistas o evolucionistas. El problema de fondo, el origen de todas las controversias previas, radicaba en que cada tradición se había centrado en diferentes tipos de causalidad biológica; mientras que los experimentalistas estudiaban las causas próximas, los evolucionistas hacían especial énfasis en las causas últimas de la fenomenología biológica. De hecho estos dos tipos de causalidad delimitarían diferentes dominios de investigación en biología: la biología funcional y la evolutiva (Mayr, 1961).

La biología funcional estudia la operación e interacción de elementos estructurales. Es decir, estudia el funcionamiento de algo -un órgano, una molécula- mediante un análisis de *cómo* los elementos estructurales contribuyen causalmente a cierta capacidad funcional del organismo. Las causas próximas son las que investiga también la física y la química, causas que implican una relación nomológica entre la causa y su efecto. La causa próxima de que los patos tengan patas palmeadas (con una membrana interdigital), por ejemplo, sería la activación de una serie de genes en respuesta a unos gradientes químicos generados durante el desarrollo. Así, la biología funcional estudia organismos individuales tratando de analizar los diferentes procesos que mantienen con vida al organismo, que permiten al organismo mantenerse en funcionamiento.

La biología evolutiva, sin embargo, trata de explicar por qué las poblaciones han llegado a ser como son. ¿Por qué los patos tienen patas palmeadas? Este tipo de pregunta puede también plantearse en un sentido finalista o teleológico, es decir, ¿Para qué tienen ese tipo de patas? La respuesta a estas preguntas requerirá hacer uso de explicaciones de un tipo muy diferente a las anteriores, explicaciones históricas, que tratan de dar cuenta de la causa de los cambios en la composición de la población estudiada, de por qué ciertos rasgos van extendiéndose entre los miembros de la misma. Si puede mostrarse que la selección natural ha sido el principal agente del cambio de la población, el rasgo en cuestión, es decir, las patas palmeadas, se considera una adaptación. Para ello es necesario que exista variación en el rasgo y una presión selectiva, es decir, que la presencia del rasgo contribuya a la aptitud del individuo que lo posee, lo que en último término se traduce en una mayor probabilidad de dejar más descendientes.

Las causas últimas son pues, en términos evolutivos, los problemas, las presiones ambientales a las que los que una población de individuos se ha enfrentado y en respuesta a los cuales ha desarrollado una adaptación. Aquí la relación entre el problema y la solución no es unívoca, es decir, hay múltiples soluciones para un mismo problema adaptativo y la explicación de la solución adoptada requerirá necesariamente de una explicación histórica, contingente. Las patas palmeadas le proporcionan al pato una capacidad natatoria mejorada, pero ante la misma presión selectiva (la necesidad de desplazarse sobre el agua para buscar alimento) también habría podido ser igualmente efectiva otro tipo de solución (aletas en lugar de alas, patas más largas...).

La tensión existente en el periodo pre-sintético, piensa Mayr, se debía a la confusión que genera el hecho de que normalmente todo fenómeno biológico puede investigarse desde ambas perspectivas. Para la síntesis moderna, todo fenómeno biológico tiene alguna causa última, de ahí el tan repetido *motto* de Dobzhansky (1973): “Nothing in biology makes sense except in the light of evolution”.

Los biólogos del desarrollo del periodo pre-sintético compartían la sensación de que este tipo de explicación histórica estaba cobrando un excesivo protagonismo, tratando de resolver problemas que son ajenos a su verdadera naturaleza y que no está capacitado para resolver. Wilhelm Roux expresó por primera vez este problema de forma clara. Mientras que Haeckel afirmaba que Darwin había logrado descubrir las “verdaderas causas activas” de las estructuras infinitamente complejas del mundo orgánico, Roux, sin embargo, invierte los términos de esta afirmación y sostiene que

[...] a pesar de todos los progresos alcanzados por la historia de la descendencia, ignoramos todavía en absoluto las causas de los fenómenos de la evolución y que, para llegar a conocerlas, tenemos que apoyar la palanca en un terreno completamente distinto de aquel en que hasta ahora se la venía apoyando. Son cosas totalmente distintas [...] el seguir un proceso a través de su desarrollo en el tiempo y el distinguir y comprender causalmente las distintas fases de ese proceso (citado en Cassirer, 1979, p. 218).

Una explicación histórica es, desde este punto de vista, meramente descriptiva, y por lo tanto, no causal. Sin embargo, a pesar, o quizá podría decirse a causa, del fuerte rechazo a aceptar el método evolucionista finalmente la “mecánica del desarrollo”, que trataba de explicar los cambios evolutivos estudiando el desarrollo, fue excluida de la síntesis (Hamburger, 1980; Amudson, 2005). El consenso alcanzado en la síntesis moderna sobre los mecanismos y modos de actuación de la selección natural empezaría pronto a desgajarse. La polémica surgida sobre las ideas de selección de grupo de Wynne-Edward y la respuesta de Williams llevó a un debate no resuelto sobre las unidades de selección. Después de la elucidación de los mecanismos de especificación gen-proteína se descubrió una gran cantidad de polimorfismo proteico en las poblaciones, lo que llevaría a proponer a Kimura (1983) su teoría del neutralismo. El gradualismo sería también puesto en cuestión por la teoría de los equilibrios intermitentes de Gould. Sin embargo, y a pesar de todos estos problemas, la teoría sintética ha mostrado una fuerte resistencia a debilitar el papel causal de la selección natural en la evolución. Es más, la síntesis moderna ha dado muestras de un progresivo endurecimiento hacia posiciones “adaptacionistas” (Gould, 1983) en las que la selección se considera el único factor relevante para entender la evolución, dejando de lado otras posibles causas.

Sin embargo, la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo) está proporcionando una nueva fuente de dificultades a la síntesis moderna, que pueden obligarla a abandonar ese cariz fuertemente adaptacionista que viene cobrando (Muller, 2014). La evo-devo es heredera de los primeros trabajos de la investigación experimental originada por la *Entwicklungsmechanik* (mecánica del desarrollo) de Roux, His y Wilson, que mencionábamos al principio; complementada con la genética molecular, ha dado lugar a una genética del desarrollo<sup>1</sup> que ha penetrado en las complejidades materiales de la construcción molecular de la forma orgánica, dando lugar al replanteamiento de toda una serie de asunciones de la síntesis moderna. Por ejemplo, la genética del desarrollo ha permitido descubrir genes regulatorios, como el Pax 6, que controlan el desarrollo de los mismos órganos en especies muy alejadas evolutivamente (como el ratón y la mosca), rutas de desarrollo homólogas aunque con diferentes funciones en diferentes especies, y hasta en diferentes células del mismo organismo, y patrones cambiantes de expresión genética que permiten a las diferentes partes del cuerpo adoptar diferentes funciones y estructuras.

No es momento ahora de profundizar en estos hallazgos, el caso es que se ha venido produciendo, desde principios de los ochenta, un renovado interés en el desarrollo como un factor de especial relevancia para entender el cambio evolutivo. Mayr, sin embargo, no compartió este interés, y de hecho insistió, apoyándose en su distinción entre causas próximas y últimas, en que el desarrollo no es relevante para entender la evolución.

La sugerencia de que explicar el desarrollo es una tarea de los darwinianos [...] hace evidente que los críticos de la síntesis moderna, no son conscientes de la importante diferencia entre causas próximas y últimas [...]. Expresado en terminología moderna, las causas últimas (fundamentalmente la selección natural) son las involucradas en el ensamblado de nuevos

---

<sup>1</sup> Una genética del desarrollo que usa un concepto de gen con propiedades completamente diferentes al concepto abstracto de gen traído de la genética de poblaciones que asumió la síntesis moderna (Gilbert, 2003).

programas genéticos, y las causas próximas las que tienen que ver con la decodificación del programa genético durante la ontogenia y la vida posterior<sup>2</sup> (Mayr, 1984).

Varios autores, a la luz de los descubrimientos de la evo-devo, han criticado la posición de Mayr al respecto desde diferentes puntos de vista<sup>3</sup> (Ariew, 2003; Amundson, 2005; Laland et al., 2011). Amundson, recogiendo una crítica general compartida por varios investigadores, afirma que toda explicación de una transición evolutiva es incompleta causalmente mientras no incluya los procesos de desarrollo relevantes. El argumento, que podemos denominar criterio de completitud causal, es el siguiente: como la selección natural actúa siempre sobre fenotipos y todo cambio fenotípico se produce en el desarrollo, podemos concluir, por lo tanto, que toda explicación de una transición evolutiva que no incluya al desarrollo es incompleta.

El problema del criterio de completitud causal, como señalan Scholl y Pigliucci (2014), es que no parece dar respuesta a la postura de Mayr, puesto que éste era completamente consciente de que la selección actúa sobre fenotipos. En efecto, Mayr repitió a lo largo de su obra que la selección natural es un proceso que actúa sobre poblaciones de individuos, es decir sobre fenotipos, no sobre genes individuales:

Un mendeliano podía comparar el contenido genético de una población a una bolsa rellena de semillas de colores. Las mutaciones podían interpretarse como el intercambio de un tipo de semilla por otro. Esta conceptualización ha sido denominada la ‘genética de la bolsa de semillas’. El trabajo en genética de poblaciones y de desarrollo ha mostrado que el pensamiento de la ‘genética de la bolsa de semillas’ es bastante impreciso en muchos sentidos. Considerar los genes como unidades independientes no tiene sentido desde un punto de vista fisiológico ni evolutivo<sup>4</sup> (Mayr, 1963, p. 263).

Mayr parece pues compartir la visión de que la selección natural actúa sobre fenotipos que han sido construidos en el desarrollo y que existe por lo tanto una cadena causal (próxima) que une todos los acontecimientos que dan lugar a un organismo adulto. Acepta, por lo tanto, el principio de completitud causal, pero rechaza la idea de que el desarrollo sea un factor a tener en cuenta para entender la evolución.

La posición de Mayr es inmune al criterio de completitud causal porque en realidad la distinción entre dos tipos de causas no es ontológica sino epistemológica, heurística. Es decir, la distinción de Mayr no postula la existencia de dos tipos de causas con diferentes dominios ontológicos de actuación, sino más bien la existencia de dos tipos de explicación. Así como

---

<sup>2</sup> “The suggestion that it is the task of the Darwinians to explain development [...] makes it evident that [critics of the Modern Synthesis] are unaware of the important difference between proximate and ultimate causations [...]. Expressed in modern terminology, ultimate causations (largely natural selection) are those involved in the assembling of new genetic programmes, and proximate causations those that deal with the decoding of the genetic programme during ontogeny and subsequent life.” (Mayr, 1984) (La traducción es mía)

<sup>3</sup> Por ejemplo ciertas críticas vienen a señalar que no siempre es tan fácil separar causas próximas y últimas y que en algunos casos, unas influyen en las otras. Laland et al. (2011) señalan por ejemplo el caso de la selección sexual donde la famosa cola del pavo real evoluciona debido a las preferencias de las hembras y las preferencias de las hembras coevolucionan con el rasgo masculino. Otro caso sería el de lo que se llama “construcción de nicho”. Por ejemplo, los gusanos cambian la estructura y química del suelo en el que viven y, construyendo su propio ambiente, modifican las fuerzas selectivas que actúan sobre ellos.

<sup>4</sup> “The Mendelian was apt to compare the genetic contents of a population to a bag full of colored beans. Mutation was the exchange of one kind of bean for another. This conceptualization has been referred to as ‘beanbag genetics’. Work in population and developmental genetics has shown, however, that the thinking of beanbag genetics is in many ways quite misleading. To consider genes as independent units is meaningless from the physiological as well as the evolutionary viewpoint” (Mayr, 1963, p. 263).

atribuimos la causa de un incendio al pirómano que lanzó la cerilla al pajar y no al oxígeno en el aire (aunque la existencia de oxígeno sea absolutamente necesaria para que el incendio se produzca), a la hora de explicar la evolución de una determinada característica en una población hacemos abstracción de ciertos elementos causales para fijarnos solamente en los factores evolutivamente relevantes. Uno de los elementos de los que podemos hacer abstracción en las explicaciones evolutivas, según Mayr, es el desarrollo. ¿Por qué?

Al parecer, Mayr asumía que la variación que produce el desarrollo en la mayoría de especies es isotrópica (Gould, 2002), es decir, mucha, pequeña y hacia todas las direcciones del espacio fenotípico (Alberch, 1989). Mayr, y los teóricos de la síntesis moderna en general, parten de un modelo isotrópico de variación, lo que hace que consideren innecesario incluir en sus explicaciones del cambio evolutivo nada acerca de cómo se produce esa variación y que excluyan al desarrollo como factor relevante. Si el desarrollo produce pequeñas diferencias en los individuos y con una distribución estadística normal, podemos atribuir la causa de que ciertos individuos porten una determinada característica al valor adaptativo de las mismas, y abstraer las causas próximas que le dieron origen (puesto que el resto de características han tenido la misma probabilidad de aparecer).

La asunción de la isotropía en la variación ha sido puesta en duda por la evo-devo (Gilbert et al., 1996; Raff, 1997; Gilbert, 2003; Love, 2003; Muller, 2014). La evo-devo trata de entender cómo han evolucionado los sistemas de desarrollo para desencadenar un proceso evolutivo capaz de generar la compleja diversidad formal y funcional de la vida, y pone de manifiesto que el proceso de desarrollo de cada organismo hace que ciertas variantes sean más accesibles que otras, definiendo el rango de variación sobre el que la selección puede actuar. El desarrollo está constreñido, es decir, la variabilidad que genera no es isotrópica sino que está canalizada hacia determinadas direcciones, hay ciertas formas que son más probables que otras. Las “constricciones de desarrollo” (Maynard, Smith et al., 1985; Alberch, 1989; Amundson, 1994; Sansom, 2003) proporcionan las variantes que después se someterán al escrutinio de la selección natural.

Por lo tanto, para poder hacer abstracción del desarrollo en las explicaciones evolutivas necesitamos previamente estudiar el desarrollo y determinar si existen constricciones, analizar las causas próximas para determinar las variantes posibles que proporciona el desarrollo. Si no lo hacemos así estaremos elaborando explicaciones últimas, adaptativas, para rasgos generados en el desarrollo de los que puede darse cuenta con explicaciones próximas. La evo-devo pone de manifiesto que la influencia de factores causales próximos en la evolución es más importante de lo que podría haber parecido a la hora de determinar las condiciones de posibilidad de un proceso evolutivo. De hecho, también la evolucionabilidad de un sistema, su capacidad de evolucionar por selección natural, depende de forma fundamental de la adaptabilidad de los procesos de desarrollo (Gerhart y Kirschner, 1997).

En definitiva, la síntesis moderna estableció una rotunda separación entre la generación de variación y la selección. Como consecuencia, el estudio de los procesos selectivos y sus resultados, las particulares y complejas adaptaciones de los organismos, ha sido el principal objeto de investigación. La generación de variación, al ser considerada como fundamentalmente isotrópica, aleatoria e independiente del contexto, no ha recibido un interés similar. Además de constatar el hecho de que la variación está constreñida, se trata ahora de estudiar también de qué modo se produce esa variación para producir sistemas capaces de evolucionar. Con otras palabras, se trata de dar cuenta, no ya de qué formas concretas pueden llegar a producirse estudiando las constricciones a las que está sometida la variación genética, sino de determinar de dónde procede la propia capacidad de producir variación viable. La pregunta central que se plantea es ¿de dónde proviene la capacidad de los sistemas vivientes para facilitar la generación de variación fenotípica seleccionable no-letal a partir de mutaciones aleatorias?

Por ello, y este será uno de los temas centrales en la evo-devo, para entender el cambio evolutivo en organismos complejos hay que poder entender el cambio en los sistemas de desarrollo. Para saber *para qué* existe cierta característica es necesario estudiar, además de su historia selectiva, no sólo *cómo* se construye, sino también *cómo* evolucionan los propios procesos de construcción. La distinción de Mayr ha reforzado la impresión de que la biología funcional y la evolutiva son dominios independientes de investigación. Quizás debido a sus esfuerzos por establecer un particular 'nicho' de investigación para la biología evolutiva, un último reducto autónomo ante los afanes reduccionistas de la biología molecular, Mayr insistió en que la evolución es una ciencia que trata únicamente con causas últimas. Pero, como hemos visto, la evolución también tiene sus causas próximas. Siempre habrá preguntas que afectan al cómo o al porqué y preguntas que afectan al para qué, y siempre habrá diferentes respuestas para cada una.

Sin embargo, los datos que nos proporcionan los biólogos del desarrollo apuntan hacia la necesidad de una nueva metáfora para entender los fenómenos biológicos. La eliminación de las causas finales en la ciencia moderna derivó en un monismo causal que, con el mecanicismo cartesiano, llevaría a la concepción del organismo-máquina (y que paradójicamente sirvió de apoyo al argumento del diseño de Paley). El descubrimiento de la estructura del ADN y su especial relación (mediada por un código) con las proteínas propició la metáfora informacional (de la que el propio Mayr se sirvió para establecer la distinción causas próximas/últimas) que ha llevado a comparar el desarrollo con un programa diseñado en último término por la selección natural (entendida como un algoritmo de optimización genético). La evo-devo con su énfasis en los procesos epigenéticos, en las propiedades sistémicas de los procesos de desarrollo y en su organización, puede servir para promover, pensamos, una nueva forma de mirar e interpretar la vida y la evolución, una visión en la que la vida deje de ser una materia completamente maleable a expensas del entorno y la dote de una renovada autonomía (García Azkonobieta, 2005).

Aristóteles, en la historia de la filosofía que esboza en la *Metafísica* considera que su principal aportación a la investigación de las causas consistió en la introducción de las causas finales. Fascinado por la especial estructura causal de los fenómenos biológicos, por su naturaleza finalista, fue el primero en describir el desarrollo de un embrión, rompiendo la cáscara de un huevo en diferentes fases del proceso, y observando cómo a partir de una masa homogénea se construía la forma orgánica. Las nuevas teorías sobre la autoorganización en diferentes tipos de sistemas y a diferentes niveles de la organización biológica están proponiendo nuevos modelos para entender este tipo de procesos de construcción de formas (Thom, 1975; Prigogine y Stengers, 1979; Bak, 1996; Kauffman, 1993). Frente a la postura de Mayr, que tiende a ver el estudio de la organización biológica como un dominio autónomo al de las ciencias físicas, este tipo de teorías tratan de integrar la vida en solución de continuidad con la materia inanimada, para elaborar de este modo una perspectiva más naturalizada, tanto de la fenomenología viviente como de la evolución. La evolución, desde esta perspectiva, no puede ser entendida como un proceso desacoplado de la dinámica autoconstructiva del organismo.

El concepto de autoorganización, genéricamente descrito como el proceso mediante el cual surgen espontáneamente patrones estructurales de las interacciones de los subcomponentes del mismo, ha sido recientemente usado por toda una serie de investigadores descontentos con la tendencia adaptacionista que está sufriendo el neo-darwinismo para proponer una reevaluación de la teoría evolutiva<sup>5</sup>. La principal ventaja que tiene este tipo de aproximación es que proporciona una visión de la evolución más cercana al contexto material en el que la vida se inserta, acompañado en muchas ocasiones además de un marco matemático-formal para el

---

<sup>5</sup> Ver por ejemplo: Oyama, 1985; Kauffman, 1993; Depew y Weber, 1995; Goodwin, 1994; Müller y Newman, 2003.

estudio de este tipo de dinámica. A pesar de que el término “autoorganización” se usa ampliamente en la literatura científica no parece haber una definición canónica del mismo<sup>6</sup>. Esta situación no es extraña dada la pluralidad de fenómenos que parecen estar regidos por principios autoorganizativos. Se habla de autoorganización para explicar fenómenos puramente físicos, como la formación de tornados o láseres, químicos, como estructuras disipativas, biológicos, como reacciones básicas del metabolismo o las sociedades de insectos, y puramente formales, como los que se producen en las redes booleanas y autómatas celulares (Solé y Goodwin, 2000).

Kant también intuyó claramente la vida como un proceso autoorganizativo, por ello, la belleza de la complejidad adaptativa tan admirada por los naturalistas de la época era para él un fenómeno superficial, o por lo menos, no comparable a la ‘interior perfección’ de la naturaleza.

La belleza de la naturaleza, no siendo añadida a los objetos más que en relación con la reflexión sobre la intuición exterior de los mismos, y por lo tanto, sólo a causa de la forma de la superficie, puede con razón ser llamada un análogo del arte. Pero la interior perfección de la naturaleza, tal como la poseen aquellas cosas que sólo son posibles como fines de la naturaleza, y que por eso se llaman seres organizados, no es pensable ni explicable según analogía alguna con una facultad física, es decir, natural, conocida de nosotros (Kant, 1790, p. 323).

Kant trata de buscar analogías para explicar en qué consiste esa “interior perfección” autoorganizada. No es comparable ni a las más perfectas máquinas diseñadas por el ingenio humano –debido a la especial relación de dependencia constructiva entre sus partes– ni tampoco al arte, que podría dar cuenta de la belleza externa, en todo caso, pero no de la interna. La única analogía que encuentra válida para explicar esta propiedad viene a coincidir, en definitiva, con la vida misma.

Más se acerca uno quizá a esa cualidad impenetrable llamándola un *análogo de la vida*; pero entonces hace falta, o dotar a la materia, como mera materia, de una cualidad que contradice su ser (hilozoísmo), o aparejarle un principio extraño que esté en comunidad con ella (un alma) [...] Hablando con exactitud, la organización de la naturaleza no tiene, pues, nada de analógico con ninguna de las causalidades que conocemos (*Íd.*, p. 323).

La física de los tiempos de Kant estaba lejos todavía de poder explicar los fenómenos autoorganizativos, y la biología todavía no contaba ni con la gran aportación de Darwin, ni con nada parecido a una buena teoría sobre el desarrollo, no es extraño que Kant se mostrase muy escéptico ante la posibilidad de la llegada de un ‘Newton de la brizna de hierba’ que diese cuenta de la peculiar estructura causal de la organización biológica. Hoy quizá podamos permitirnos el lujo de empezar a ser más optimistas.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALBERCH, P. (1989): “The logic of monsters: Evidence for internal constraints in development and evolution”. *Geobios*, 12: 21-57.
- ANDERSON, C. (2002): “Self-Organization in Relation to Several Similar Concepts: Are the Boundaries to Self-Organization Indistinct?”. *Biological Bulletin*, 202: 247-255.
- AMUNDSON, R. (1994): “Two Concepts of Constraint: Adaptationism and the Challenge from Developmental Biology”. *Philosophy of Science*, 61: 556-578 (Reimpreso en HULL, D. y

<sup>6</sup> Una de las más recientes y generales la define como: “A phenomenon in which system-level patterns spontaneously arise solely from interactions among subunits of the system” (Anderson, 2002, p. 247).

- RUSE, M. (eds.) (1998): *The Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press, p. 93-116).
- AMUNDSON, R. (2001): "Adaptation and Development: On the Lack of Common Ground", en ORZACK, S. H. Y SOBER, E. (eds.): *Adaptation and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Press.
- AMUNDSON, R. (2005): *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*. Cambridge: Cambridge University Press.
- ARIEW, A. (2003): "Ernst Mayr's Ultimate/Proximate Distinction Reconsidered and Reconstructed". *Biology and Philosophy*, 18 (4): 553-565.
- BAK, P. (1996): *How nature works: the science of self-organized criticality*. New York: Springer-Verlag.
- BERTALANFFY, L. von (1933): *Modern Theories of Development: An Introduction to Theoretical Biology*. Oxford: Oxford University Press.
- CASSIRER, E. (1979): *El problema del conocimiento IV*. México: Fondo de Cultura Económica.
- DOBZHANSKY, T. (1973): "Nothing in biology makes sense except in the light of Evolution". *American Biology Teacher*, 35: 125-129.
- GARCÍA AZKONOBETA, T. (2005): *Evolución, desarrollo y (auto)organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo*. Tesis Doctoral. Universidad del País Vasco. <<http://www.ehu.es/ias-research/garcia/TESIS.pdf>>
- GERHART, J. Y KIRSCHNER, M. (1997): *Cells, Embryos, and Evolution: Towards a Cellular and Developmental Understanding of Phenotypic Variation and Evolutionary Adaptability*. Oxford: Blackwell.
- GILBERT, S. (2003): "Evo-devo, devo-evo, and Devgen-Popgen". *Biology and Philosophy*, 18: 347-352.
- GILBERT, S. F.; OPITZ, J. M.; RAFF, R. A. (1996): "Resynthesizing evolutionary and developmental biology". *Developmental Biology*, 173: 357-372.
- GOULD, S. J. (1983): "The Hardening of the Modern Synthesis", en GREENE, M. (ed.): *Dimensions of Darwinism*. Cambridge (UK): Cambridge University Press, p. 71-93.
- GOULD, S. J. (2002): *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge (USA): Harvard University Press.
- HAMBURGER, V. (1980): "Embryology and the Modern Synthesis in evolutionary theory", en E. MAYR, E. y PROVINE, W. (eds.): *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. New York: Cambridge University Press, p. 97-112.
- KANT, I. (1790): *Crítica del Juicio*. [1991]. México D. F.: Porrúa.
- KAUFFMAN, S. (1993): *The origins of order: self-organization and selection in evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- KIMURA, M. (1983): *Neutral Theory of Molecular Evolution*. New York: Cambridge University Press.
- LOVE A. C. (2003): "Evolutionary Morphology, innovation, and the synthesis of Evolutionary and Developmental Biology". *Biology and Philosophy*, 18: 309-345.
- LALAND, K. N. et al. (2011): "Adaptive evolution of pelvic reduction in sticklebacks by recurrent deletion of a Pitx1 enhancer". *Science*, 334 (6062), p. 1512-1516.



- LALAND, K. N. *et al.* (2012): "More on how and why: cause and effect in biology revisited". *Biology & Philosophy*, 28 (5), p. 1-27.
- MAYNARD SMITH, J. *et al.* (1985): "Developmental constraints and evolution: A perspective from the Mountain Lake Conference on development and evolution". *The Quarterly Review of Biology*, 60: 265-287.
- MAYR, R. E. (1961): "Cause and Effect in Biology". *Science*, 134: 1501-1506.
- MAYR, R. E. (1963): *Animal species and evolution*. Cambridge (USA): Harvard University Press.
- MAYR, R. E. (1980): "Prologue: Some thoughts on the history of the evolutionary synthesis", en MAYR, E. y PROVINE, W. B. (eds.): *The evolutionary synthesis*. Cambridge (USA): Harvard University Press.
- MAYR, R. E. (1984): "The triumph of evolutionary synthesis". *The Times Literary Supplement*, 2, p. 1261-1262.
- MÜLLER, G. B. y NEWMAN, S. A. (eds.) (2003): *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. Cambridge (USA): Massachusetts Institute of Technology Press.
- MÜLLER, G. B. (2014): "EvoDevo Shapes the Extended Synthesis". *Biol. Theory*, 9: 119-121.
- PRIGOGINE, I. y STENGERS, I. (1979): *La nueva alianza. Metamorfosis de la ciencia*. [1983] Madrid: Alianza Editorial.
- RAFF, R. A. (1997): *The Shape of Life: Genes, Development and the Evolution of Animal Form*. Chicago: University of Chicago Press.
- REIF, W., JUNKER, T. y HOSSFELD, U. (2000): "The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis". *Theory in Biosciences*, 119: 41-91.
- SANSOM, R. (2003): "Constraining the adaptationism debate". *Biology and Philosophy*, 18: 493-512.
- SCHOLL, R. y PIGLIUCCI, M. (2015): "The proximate-ultimate distinction and evolutionary developmental biology: causal irrelevance versus explanatory abstraction". *Biology & Philosophy*, 30 (5), p. 653-670.
- SOLÉ, R. V. y GOODWIN, B. (2000): *Signs of Life: How Complexity Pervades Biology*. New York: Basic Books.
- THOM, R. (1975): *Structural stability and morphogenesis*. Reading (USA): Benjamin.