

Tipología y disposiciones del organismo en la evo-devo: una aproximación metafísica

*Typology and Organismal Dispositions in Evo-Devo:
A Metaphysical Approach*

Cristina VILLEGAS

Centro de Filosofia das Ciências da Universidade de Lisboa, Portugal
cvillegas.br@gmail.com
 <https://orcid.org/0000-0002-6402-5288>

Vanessa TRIVIÑO

Universidad Complutense de Madrid, España
vanessa.trivino89@gmail.com
 <https://orcid.org/0000-0002-2529-184X>

Recibido: 21/09/2022. Revisado: 22/01/2023. Aceptado: 15/03/2023

Resumen

En este artículo, abordamos el problema de cómo se pueden entender las tendencias variacionales que se atribuyen a los rasgos homólogos en evo-devo. Tras resaltar que las teorías actuales sobre la homología no dan suficiente cuenta de por qué, de hecho, los rasgos varían, proponemos una caracterización de los mismos como *tipos naturales disposicionales*. Para ello, recurrimos a las herramientas que ofrece la metafísica respecto a la caracterización de las propiedades disposicionales. Teniendo en cuenta este marco, consideramos que solo atribuyendo a los rasgos (entendidos como tipos naturales) la disposición de variar, puede darse cuenta del poder causal y explicativo de los mismos en evo-devo. Este caso de estudio ilustra, además, un tipo de interacción entre metafísica y biología al que denominamos “metafísica *desde* la biología”, en que las exigencias específicas de una realidad tan compleja como la evolución demanda unas nociones metafísicas que van más allá de las consideradas en la literatura.

Palabras clave: metafísica de la biología; homología; tipos naturales; poder causal; tendencias variacionales.

Abstract

In this paper, we address the characterization of the variational tendencies attributed to homologous traits in evo-devo. After arguing that current theories of homology cannot properly explain why traits do, in fact, vary, we propose to characterize them as *dispositional natural kinds*. In doing so, we appeal to metaphysical resources regarding the characterization of dispositions. From this metaphysical framework, is it possible to argue that only by attributing dispositions to traits (conceived of as natural kinds), it is possible to make sense of their causal and explanatory power. We argue that this particular case study constitutes an example of a kind of interaction between metaphysics and biology that we label Metaphysics *from* Biology, where the specific demands of a complex reality such as evolution require the development of metaphysical notions that seem to go beyond those present in the literature.

Keywords: metaphysics of biology; homology; natural kinds; causal power; variational tendencies.

1. Introducción

La explicación de fenómenos biológicos varía enormemente en función de los objetos de estudio y la metodología de la disciplina que se emplea para abordarlos (Potochnik, 2013). Para algunas ramas de la biología, las explicaciones han de ser causales (p. ej. Baedke, 2012); para otras, mecanicistas (p. ej. Brigandt, 2015); para otras, estadísticas (p. ej. Walsh *et al.*, 2017); para otras tantas, topológicas (p. ej. Huneman, 2010), etc. Dentro de esta diversidad explicativa, no obstante, pueden encontrarse rasgos comunes que son propios de la biología. Uno importante, y de creciente interés filosófico, es que las explicaciones biológicas suelen aludir a propiedades disposicionales: la biología molecular alude a la *plegabilidad* de las secuencias de aminoácidos, o su capacidad de adquirir una estructura tridimensional funcional; la biología celular recurre a la *divisibilidad* de las células; y la ecología a la *defensibilidad* o capacidad de los organismos de defenderse de sus depredadores (Hüttemann y Kaiser, 2019). El factor común de estas propiedades es que refieren a una *capacidad* para desempeñar una función con independencia de que ésta se ejerza. Por ejemplo, las células se caracterizan como divisibles, o con capacidad de dividirse, independientemente de si su división ha tenido o tendrá lugar *de facto*.

El uso de disposiciones pone de manifiesto el papel central que la funcionalidad tiene en la biología. Los mecanismos biológicos parecen explicarse, de hecho, mediante sus funciones, lo cual otorga a sus disposiciones un estatus privilegiado

a la hora de dar cuenta de su actividad (Cummins, 1975; DesAutels, 2015), llegando algunos autores a afirmar que dichos mecanismos han de entenderse como procesos de manifestación de disposiciones biológicas (Hüttemann y Kaiser, 2019). Más allá de su conveniencia explicativa, este uso de las disposiciones revela una cierta forma de entender la ontología misma de lo biológico. La naturaleza de las disposiciones biológicas se ha abordado, en gran medida, desde el punto de vista metafísico (Triviño y Nuño de la Rosa, 2016; Hüttemann y Kaiser, 2019), señalando algunos autores que la biología misma ejemplifica una metafísica *pandisposicional* (Mumford y Anjum, 2011). Así, cuestiones metafísicas relacionadas con la manifestación de la disposición, su individuación, o su eficacia causal, entre otras, se han discutido recientemente en el ámbito de las disposiciones biológicas, tomando como referencia los debates metafísicos generales sobre la caracterización de estas propiedades.

En el caso de la biología evolutiva, las disposiciones se utilizan para atribuir agencialidad causal a los propios sistemas que evolucionan. La *variabilidad*, la *adaptabilidad*, o la *heredabilidad* se encuentran entre las disposiciones de las entidades biológicas que son relevantes desde el punto de vista evolutivo. El que un rasgo sea heredable, por ejemplo, es explicativo tanto de su persistencia como de su variación a lo largo de su historia evolutiva. Desde el punto de vista filosófico, la disposición evolutiva por antonomasia es, sin duda, la aptitud biológica (*fitness*), o la capacidad de reproducirse y sobrevivir de los individuos. Esto se debe a que la distinción entre esta capacidad y la supervivencia y reproducción mismas (es decir, el número de descendientes que, de hecho, tiene un organismo) se encuentra en la base del potencial explicativo de la biología evolutiva más clásica, al salvar de la circularidad al lema darwinista de la *supervivencia del más apto*. En este contexto, la filosofía de la biología ha discutido profusamente cómo se relaciona esta disposición de los organismos individuales con los modelos clásicos de dinámica de poblaciones que predicen procesos evolutivos en forma de cambios en la composición genética de las poblaciones. Por ejemplo, ¿es la aptitud biológica de los individuos similar a la aptitud de los rasgos que aparece en dichos modelos? (Walsh *et al.*, 2017). En particular, gran parte de la literatura se ha centrado en discernir si dicha aptitud ha de predicarse de los organismos (p. ej. Pence y Ramsey, 2013), de sus rasgos (p. ej. Sober, 2020), o de las poblaciones que componen (p. ej. Millstein, 2006).

En este contexto, cobra especial relevancia dar cuenta de cómo afecta al panorama de las disposiciones evolutivas la introducción del enfoque organicista en la biología (Etxeberria y Umerez, 2006; Nicholson, 2014; este número). Los organismos tienen la paradójica situación de ser el objeto central de estudio de las ciencias de la vida y, al mismo tiempo, haber sido borrados de las explicaciones biológicas más tradicionales. Sin embargo, una serie de nuevas disciplinas y enfoques les han ido otorgando un creciente papel explicativo. En el caso de la evolución, disciplinas y áreas de investigación como la teoría de construcción de nicho o la biología evolutiva del desarrollo (en adelante, evo-devo) subrayan

que son las propiedades de los mismos organismos las que determinan en gran medida el destino evolutivo de especies y poblaciones, en contraposición al enfoque poblacional y genocentrista de la biología evolucionista clásica (Pigliucci y Müller, 2010).

En particular, la evo-devo pone de manifiesto que el proceso de desarrollo de los organismos es imprescindible para dar cuenta no solo de cómo se reproducen los rasgos, sino de cómo se genera en ellos la variación necesaria para que exista cambio evolutivo. En un primer momento, parecería entonces conveniente atribuir las disposiciones de la evo-devo a los organismos mismos y su desarrollo. No obstante, una ojeada a la literatura reciente es suficiente para observar que su enfoque organicista se compagina ampliamente con la atribución de disposiciones a los *rasgos* que componen diferentes linajes, en lugar de a los organismos particulares que portan dichos rasgos. Por ejemplo, en tanto que rasgo, *la extremidad de los tetrápodos* es variable, es decir, tiene la disposición de generar distintas variaciones en el curso de la evolución. En este sentido, y a pesar de que parte de la evo-devo se enfoca en las disposiciones de los organismos en desarrollo (Austin, 2017), su agenda ha sido asociada al pensamiento tipológico (Brigandt, 2007; Lewens, 2009; Love, 2009). Particularmente, parte de la agenda de la evo-devo consiste en estudiar la homología, o la existencia de un mismo rasgo en distintos linajes (Müller, 2003), con base en su desarrollo y sus disposiciones a variar, o tendencias variacionales (Wagner, 2014). La *variabilidad*, la *robustez* y la *modularidad* son algunas de estas disposiciones variacionales de los rasgos homólogos que se estudian en la evo-devo (Austin y Nuño de la Rosa, 2021). Pero, ¿cuál es la naturaleza de estas disposiciones evolutivas que se predicen de rasgos homólogos, o tipos, en esta disciplina?

En este artículo, abordamos el problema de entender el papel causal y explicativo de las disposiciones en el enfoque organicista de la evo-devo. En concreto, consideramos sus disposiciones tipológicas desde el punto de vista de la metafísica de la biología; es decir, prestando atención a las cuestiones metafísicas que plantea o van implícitas en la propia biología (Triviño, 2019; 2022). Nuestro análisis nos llevará a defender que las conceptualizaciones metafísicas actuales no son suficientes para dar cuenta del problema de las disposiciones de tipos en la evo-devo. En este sentido, proponemos la noción metafísica de *tipos naturales disposicionales* para dar cuenta de los rasgos homólogos y sus tendencias variacionales, como un ejemplo de lo que llamaremos *metafísica desde la biología*.

La estructura del artículo es la siguiente. Primero, presentamos la metafísica de la biología como el marco desde el que abordaremos nuestra cuestión (§1). A continuación, presentamos el enfoque organicista de la evo-devo, y mostramos que éste demanda caracterizar metafísicamente la naturaleza de las disposiciones tipológicas (§2). La siguiente sección aborda dicha caracterización metafísica y pone de manifiesto las carencias de las posturas existentes a la hora de dar cuenta de ella (§3). Finalmente, desarrollamos nuestra propuesta de caracterización de

los rasgos como *tipos naturales disposicionales*, la cual consideramos un ejemplo de interacción entre metafísica y biología al que denominamos ‘metafísica desde la biología’ (§4). Para concluir, resaltamos las ideas principales del artículo, y planteamos algunas cuestiones pendientes para su estudio futuro (§5).

2. Metafísica de la biología

Desde la última década del pasado siglo, los filósofos de la ciencia en general, y de la biología en particular, volvieron a resaltar el papel de la metafísica tras el destierro al que se vio sometida por parte del positivismo lógico (Soto, 2017). Hasta entonces, las aproximaciones filosóficas a problemas teóricos y conceptuales biológicos seguían siendo, principalmente, epistemológicas y metodológicas (Sober, 1984; Millstein, 2006), en ocasiones haciendo complicado distinguir entre filosofía de la biología y biología teórica (Griffiths, 2008). En las últimas décadas, sin embargo, muchos filósofos han recurrido a la metafísica para abordar todo tipo de cuestiones conceptuales y teóricas de las distintas disciplinas de la biología, como son la biología evolutiva (p. ej. Stamos, 2003; Reydon, 2008; Triviño y Cerezo, 2015), la evo-devo (p. ej. Baptiste y Dupré, 2013; Austin, 2017), la biología del desarrollo (p. ej. Nuño de la Rosa, 2013), o la biología molecular (p. ej. Waters, 2017), entre otras. Este recurso se ha vuelto tan común que algunos autores hablan de “metafísica de la biología” como una nueva forma de hacer filosofía de la biología (Guay y Pradeu, 2017; Triviño, 2019). Lo característico de ésta es que recurre a teorías y conceptos metafísicos para abordar los compromisos e implicaciones ontológicas que van dados en las teorías y conceptos biológicos. Este enfoque permite clarificar dichos conceptos y teorías arrojando luz sobre el estatus ontológico de las entidades a las que refieren. Por tanto, una aproximación desde la metafísica de la biología posibilitaría abordar las disposiciones variacionales de la evo-devo más allá de sus compromisos epistemológicos.

Este recurso a la metafísica suele darse de dos formas en la literatura: ‘metafísica para la biología’ y ‘metafísica en la biología’, respectivamente (Triviño, 2019). En la metafísica para la biología, los filósofos recurren a teorías y conceptos metafísicos para determinar el estatus ontológico de la entidad a la que refiere un concepto biológico. La idea subyacente es que al esclarecer dicho estatus se clarifica el concepto biológico mismo. Por ejemplo, la teoría disposicional de la causación (Mumford y Anjum, 2011) es una propuesta metafísica que ha servido para clarificar cuestiones en torno a los conceptos biológicos de gen y de aptitud (Triviño y Nuño de la Rosa, 2016). La noción metafísica de “emergencia” también es recurrente, por ejemplo, para caracterizar tanto los módulos del desarrollo (Huneman, 2010; Brigandt, 2015) como la individualidad de los holobiontes (Suárez y Triviño, 2019, 2020). Por último, y como veremos más adelante, la noción de “tipos naturales” se ha usado para arrojar luz a la conceptualización de la homología en la evo-devo (Rieppel, 2005; Wagner, 2014).

En la metafísica *en* la biología, por otro lado, los filósofos de la biología se centran en esclarecer los compromisos y las implicaciones metafísicas que se siguen de las teorías, prácticas y fenómenos biológicos con el fin de clarificarlos. A nivel de teorías, muchas de las discusiones se han centrado en la biología evolutiva, como la existencia de causas finales en la evolución (Mayr, 1982), o la naturaleza estocástica o determinista de la selección natural (Weber, 2001; Bouchard y Rosenberg, 2004). La idea es que ciertas conceptualizaciones teóricas en la biología implican una u otra posición metafísica. A nivel de los fenómenos biológicos, destaca la discusión contemporánea sobre si las entidades en biología deben entenderse como procesos o como sustancias. Aunque la ontología de sustancias ha predominado en la filosofía occidental (Seibt, 2016), algunos avances biológicos han llevado a caracterizar las entidades biológicas como procesos (Dupré, 2012; Nicholson y Dupré, 2018). La idea de fondo es que algunos fenómenos que describe la biología contemporánea, como por ejemplo el desarrollo (Nuño de la Rosa, 2018), solo pueden entenderse si se asume este marco metafísico. Finalmente, a nivel de la práctica biológica, la falta de leyes en biología evolutiva experimental se ha tomado como base para argumentar que la propia naturaleza del proceso evolutivo solo puede producir regularidades contingentes (Brandon, 1996; Caponi, 2014). La idea aquí es que es posible acceder a la estructura de la realidad prestando atención a la propia práctica científica, ya que la realidad ontológica impone restricciones a ésta (Waters, 2017).

Todos estos ejemplos resaltan lo prolífico de tomar un enfoque metafísico para afrontar los problemas teóricos y conceptuales de la biología. En concreto, conceptos propios de la metafísica (p. ej. disposición causal, emergencia, proceso, contingencia, o indeterminismo), ya se postulan para esclarecer un problema biológico, o se derivan de su análisis filosófico. En el caso que nos ocupa en este artículo, el de las disposiciones variacionales de la evo-devo, la tarea será entonces la de, bien encontrar un marco metafísico concreto que dé cuenta de estas disposiciones (metafísica *para* la biología, §3), bien estudiar las implicaciones metafísicas del uso que se da de ellas en esta ciencia (metafísica *en* la biología). Este caso ilustra que dichas implicaciones pueden trascender marcos metafísicos existentes, lo que nos llevará a proponer otro tipo de interacción a la que denominaremos ‘metafísica *desde* la biología’ (§4).

3. Pensamiento poblacional, tipológico y organicista

Antes de abordar las disposiciones variacionales de la evo-devo desde el punto de vista metafísico, es necesario introducirlas y mostrar en qué consisten exactamente. En esta sección, presentamos el enfoque tipológico y organicista de la evo-devo, así como el uso que esta disciplina hace de las disposiciones o tendencias variacionales, en contraste con la clásica perspectiva poblacional de la genética de poblaciones y la genética cuantitativa, que ha servido, tradicionalmente, de marco para gran parte de las discusiones filosóficas, incluyendo las metafísicas, acerca de la evolución.

El llamado “pensamiento poblacional” considera a las propiedades de las poblaciones, particularmente las diferencias en el éxito reproductivo entre sus individuos, como las que posibilitan y explican el cambio evolutivo. Es célebre la posición de Ernst Mayr (1963), quien izó el pensamiento poblacional como la gran revolución filosófica del darwinismo, en contraposición a lo que denominó el “pensamiento tipológico”, propio de la tradición morfológica. Mayr identificó este último con un esencialismo que, si bien es historiográficamente erróneo (Winsor, 2006), sirvió de diana a la que dirigir críticas desde la trinchera del ensalzamiento del evolucionismo darwiniano durante décadas. Cabe destacar la incisiva asociación entre tipología y pseudocientificismo, en contraposición con el asumido estatus superior del enfoque poblacional y estadístico (Amundson, 2005). Así, nociones tipológicas heredadas de la tradición morfológica, tales como la ‘unidad de tipo’ o ‘plan corporal’ (Hall, 1999), quedaron relegadas a un segundo plano en el que se las consideró causal y explicativamente irrelevantes. A fin de cuentas, el enfoque poblacional permitió desarrollar un aparato conceptual y matemático que aspiraba, en principio, a dar cuenta tanto de la diversidad como de la unidad dentro del mundo biológico a través de sencillas reglas generalizables.

Es bien sabido que este marco clásico se enfrenta a duras críticas no solo desde la filosofía y la historiografía de la ciencia, sino desde la propia biología evolutiva (Pigliucci y Müller, 2010; Huneman y Walsh, 2019). En particular, la agenda de algunas de las disciplinas que conforman la biología evolutiva en un sentido amplio reivindica el papel de la tipología en las explicaciones evolucionistas. Es el caso de la evo-devo, que hereda algunas nociones de la tradición morfológica y da protagonismo a las propiedades intrínsecas de los rasgos para explicar el cambio evolutivo (Brigandt, 2007; Love, 2009; Wagner, 2014). La evo-devo se interesa, por ejemplo, en cómo la extremidad de los tetrápodos, entendida como rasgo, ha evolucionado en diferentes linajes, así como qué cambios evolutivos hipotéticos pueden darse en su estructura. Explicar fenómenos de este tipo no solo requiere abordar la variación más allá del nivel de las poblaciones particulares, sino que demanda el estudio de una realidad aparentemente idealizada: *la extremidad de los tetrápodos*.

Los tetrápodos son animales vertebrados de cuatro extremidades o que provienen de ancestros que las poseían. La inmensidad de especies pertenecientes a este grupo muestra cómo un rasgo como *la extremidad de los tetrápodos* se instancia de maneras muy diversas. Desde su aparición a partir de las aletas lobulares de algunos peces sarcopterigios hace unos 400 millones de años, cuando los anfibios comenzaron a poblar la tierra, las extremidades se han diversificado en una multiplicidad de formas y funciones entre los vertebrados. Un brazo humano, el ala de un gorrión y sus patas traseras, la pata de un ratón, y la de un elefante, son todos ejemplos de dicha diversificación que, sin embargo, presenta características claramente comunes tales como su estructura ósea (Fig. 1). Esto pone de manifiesto el carácter jerárquico de los rasgos: las alas de las aves, por ejemplo, son un

rasgo en sentido tipológico dado que se instancian en las alas de los gorriones, las de los flamencos y las de las águilas, entre otras. Pero, a su vez, se trata de una *modalidad* (Wagner, 2014) del rasgo genérico: *la extremidad de los tetrápodos*. Si su instanciación es tan diversa, ¿cómo es posible que hablar de este rasgo no sea más que una mera idealización? Algunos filósofos, de hecho, defienden el carácter idealizado de los tipos o rasgos en la evo-devo, en el sentido de ser abstracciones de las propiedades estructurales y del desarrollo que comparten los rasgos de algunos organismos debido a un origen evolutivo común (p. ej. Lewens, 2009; Love, 2009).

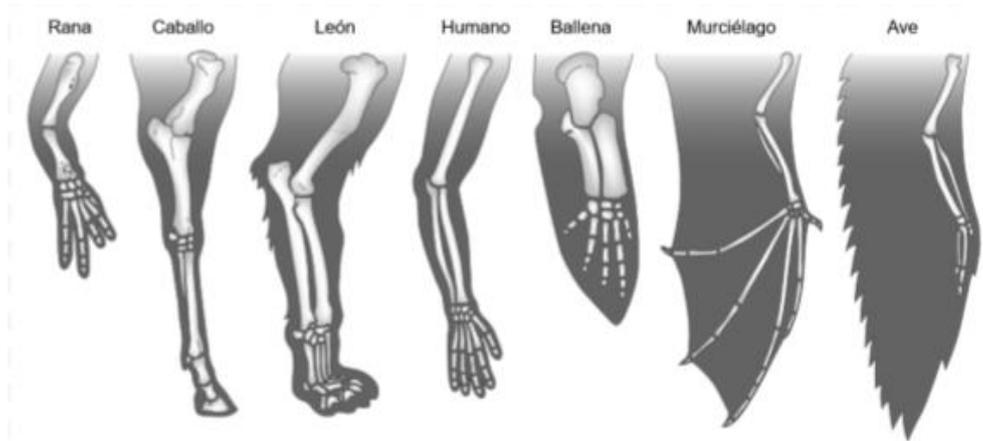


Fig. 1. La extremidad de los tetrápodos instanciada en diversas especies de vertebrados. Modificado de: Wagner, 2007.

Otros autores, sin embargo, mantienen que los rasgos corresponden a una base biológica común responsable de dichas propiedades estructurales y del desarrollo (p. ej. Müller, 2003; Rieppel, 2005; Wagner, 2014). Según esta perspectiva, cuando se estudia la evolución de un rasgo, o sus disposiciones variacionales, como su modularidad o su robustez, no se está *idealizando* dicho rasgo, sino entendiéndolo como una *realidad evolutiva que cambia* y cuyas propiedades organizacionales afectan el curso de su propia evolución. Esta idea se alinea con el trabajo de algunos biólogos de la evo-devo, consistente en desvelar las bases biológicas responsables de los rasgos homólogos. Por ejemplo, el biólogo teórico Günter Wagner propone que la identidad de los rasgos se asocie a redes genéticas regulatorias que controlan la expresión génica de las células que lo componen (2007, 2014). De forma más genérica, parece posible asociar la identidad de un rasgo a algunos mecanismos responsables de su desarrollo en la ontogenia de los organismos (DiFrisco *et al.*, 2020). Por otra parte, biólogos como Gerd Müller (2003) y Stuart Newman (2006) asocian los rasgos homólogos con la existencia de posiciones fenotípicas de estabilidad, o “atractores”, que se mantienen estables en base a su papel organizacional en los organismos, independientemente de su instanciación en mecanismos específicos del desarrollo. Con estas prácticas en mente, cobra sentido la postura de algunos filósofos de la biología, según la cual los rasgos son *tipos naturales* (p. ej. Rieppel, 2005), y constituyen una unidad evolutiva relativamente independiente (Amundson, 2005;

Brigandt, 2007). Como señaló el biólogo Brian Hall, la evo-devo demanda concebir el rasgo, no como una idealización, sino “como una organización estructural, fundamental y filogenética que se mantiene y preserva constantemente debido a cómo se estructura la ontogenia” (Hall, 1999, 98-99).

Esta vuelta a la tipología viene de la mano del giro organicista que experimenta la filosofía de la biología en las últimas décadas. El pensamiento poblacional clásico no solo impide hablar de rasgos más allá del nivel de una población, sino que abstrae propiedades estadísticas de las poblaciones sin considerar la complejidad de los propios organismos que las componen. Si bien esto puede ser beneficioso a la hora de construir modelos de dinámica de poblaciones, deja de lado todo un abanico de fenómenos evolutivos que se caracterizan mejor como efectos de las propiedades causales de los organismos. El ejemplo paradigmático es la construcción de nicho, en la que el desarrollo plástico y el comportamiento de los organismos afectan a las propias presiones selectivas que éstos experimentan (Laland *et al.*, 2016; Casanueva-López y Vergara-Silva, 2019). La idea principal es que los procesos evolutivos y los ecológicos se afectan mutuamente, haciendo posible hablar de una “causación recíproca” entre los organismos y la selección, que contrasta radicalmente con la idea recibida de que los organismos son sujetos pasivos de la selección natural (Levins y Lewontin, 1985; Laland *et al.*, 2011).

En el caso de la evo-devo, la mirada organicista se traduce en la incorporación de las propiedades organizacionales del desarrollo de los rasgos a la hora de dar cuenta de su curso y de su potencial evolutivos. En la evo-devo existe, por tanto, una causación recíproca entre las propiedades de los organismos y las causas evolutivas entendidas en un sentido clásico. En particular, el proceso ontogenético por el que los organismos se forman se ve afectado por los cambios evolutivos y, además, influye en la evolución misma (Müller, 2007; Caponi, 2012). Esta perspectiva reta, por un lado, a la visión reduccionista del genocentrismo clásico, según la cual la transmisión de genes y la existencia de mutaciones son suficientes para dar cuenta de los rasgos y su variación. En la evo-devo, los principios organizativos del desarrollo y la forma en que las partes interactúan para dar lugar a las características del todo se hacen imprescindibles a la hora de explicar los fenotipos. Por otro lado, esta perspectiva también supone el cuestionamiento del pensamiento poblacional y el adaptacionismo imbricado en él, al entender la funcionalidad interna del organismo como agente de cambio en la evolución (Caponi, 2012; Nuño de la Rosa, 2013).

Desde la perspectiva de la evo-devo, son las propiedades del desarrollo de los organismos las que determinan cómo un rasgo, en el sentido tipológico introducido arriba, puede variar. Los tipos en evo-devo no serían, por tanto, meras abstracciones de fenotipos, pues *refieren al proceso de generación del rasgo*, lo cual implica una mirada a la integración funcional y a la coordinación interna de los organismos. Un sistema del desarrollo no es ni un fenotipo ni un conjunto de genes, sino un módulo relativamente diferenciable del proceso de desarrollo de

los organismos. Mientras que el enfoque poblacional clásico abstrae los rasgos, ya a nivel genético, ya a nivel fenotípico, del conjunto del individuo para medirlos en función de su aptitud –según sea su contribución específica a la supervivencia y la reproducción–, el enfoque tipológico los entiende como parte funcional de un todo dinámicamente integrado. Es decir, para la evo-devo, *la extremidad de los tetrápodos* no es un tipo en tanto que una serie de rasgos morfológica o funcionalmente diferenciados. Por el contrario, lo es en tanto que una serie de procesos diferenciados en virtud de, por un lado, el papel que juegan en la propia estructura y el desarrollo de los tetrápodos y, por otro, de la historia evolutiva que comparten.

Los procesos de desarrollo de los organismos, por tanto, obedecen a principios organizacionales que permiten hablar de una estructura modular en la que los rasgos tienen distintos niveles de independencia e integración con otros rasgos del organismo (Rasskin-Gutman, 2016). Dicha organización dinámica determina las formas en que los rasgos pueden variar preservando la funcionalidad del organismo completo. Se sigue de esto que cada rasgo tiene una capacidad distinta de variar, en función de los mecanismos y procesos que lo generan, y de su papel en el desarrollo del organismo. Estas distintas capacidades de los rasgos a generar variación, a ser robustos, o a cambiar modularmente en el curso de la evolución se conocen como *tendencias variacionales de los rasgos* (Wagner, 2014). Las tendencias variacionales son disposiciones que se manifiestan en cambios evolutivos cuando se dan ciertas condiciones en los distintos linajes que portan el rasgo, como presiones selectivas o cambios mutacionales (Villegas, 2020). A pesar de que se manifiestan en la variación, es importante separarlas de la variación misma, pues no se refieren a las variantes, sino a su capacidad de generarlas (Wagner y Altenberg, 1996; Austin y Nuño de la Rosa, 2021). De hecho, estas propiedades no se infieren simplemente midiendo la variación actual, sino a través de distintas metodologías: reconstrucción paleontológica, estudios comparativos del desarrollo, experimentos embriológicos, modelos computacionales del mapa genotipo-fenotipo, etc. Todas estas metodologías llevan a postular distintos grados y formas de variabilidad de un rasgo en función no solo de sus instancias actuales o pasadas, sino también de su potencial, inferido de sus propiedades dinámicas y su comportamiento experimental. Por ejemplo, modelos dinámicos del desarrollo de los dedos en los vertebrados predicen la tendencia variacional a perder o ganar un número determinado de dedos en la evolución (Lange *et al.*, 2018). Por supuesto, algunos cambios modifican de tal forma la propia estructura del rasgo que se entienden mejor como novedades evolutivas. Así, la aparición de las extremidades es una novedad con respecto a las aletas de los peces. En este sentido, los rasgos se generan en la historia evolutiva y pueden dar lugar a otros rasgos con nuevas disposiciones variacionales.

Para incluir estas realidades en el marco explicativo de la evolución, es necesario, por tanto, aludir a las *disposiciones* que los sistemas del desarrollo presentan. En la filosofía de la biología, existe un gran consenso sobre que la noción de aptitud

biológica es una disposición de los individuos (Triviño y Nuño de la Rosa, 2016). El trabajo clásico de Mills y Beatty (1979) introdujo la idea de que, para salvar el papel causal y explicativo de la aptitud dentro de la biología evolutiva, ésta debía ser entendida como una propensión o disposición de los individuos, es decir, como una propiedad disposicional responsable de su supervivencia y reproducción. En términos generales, la naturaleza disposicional de la aptitud permite basar los posibles cambios evolutivos en las capacidades ecológicas de los individuos que componen una población. En el caso de la evo-devo, y persiguiendo el mismo marco explicativo, el potencial evolutivo de los rasgos también ha comenzado a considerarse en términos disposicionales, destacando entre ellos la *variabilidad*, la *robustez*, la *modularidad* y la *evolucionabilidad*, lo que ha llevado a algunos filósofos a señalar la importancia de la naturaleza disposicional de estas propiedades (Austin, 2017; Villegas, 2020; Nuño de la Rosa y Villegas, 2022; Brigandt *et al.*, 2023).

Sin embargo, como hemos visto, la predicación de estas disposiciones se entiende, primordialmente, en un sentido tipológico. Es *la extremidad de los tetrápodos* la que exhibe *variabilidad*, o *el ojo de los vertebrados* el que presenta *robustez* (Nuño de la Rosa y Villegas, 2022). En particular, aunque los organismos individuales instancien los mecanismos estructurales que confieren identidad a un rasgo (DiFrisco *et al.*, 2020), no manifiestan las disposiciones variacionales de dichos mecanismos. Solo mediante la *reproducción* del rasgo es posible hablar de la manifestación de su variabilidad, su robustez y su modularidad variacional, lo que sitúa dicha manifestación más allá de los organismos individuales.

4. Metafísica para las tendencias disposicionales: *tipos* y *tokens*

La peculiar situación de las tendencias variacionales en evo-devo plantea la pregunta sobre qué relación guardan las disposiciones del desarrollo de los organismos con las disposiciones evolutivas de los rasgos en cuanto a *tipos*. ¿Es esta relación asimilable a la que se da entre la aptitud de los individuos y la aptitud de los rasgos en una población determinada (Sober, 2020)? ¿De quién han de predicarse las disposiciones de la evo-devo para considerarse causalmente eficaces en lugar de meras idealizaciones? Para contestar a estas cuestiones, acudimos a las herramientas de la metafísica.

4.1. Las tendencias variacionales son disposiciones

En metafísica, la caracterización ontológica de las propiedades suele dividir-las en categóricas y disposicionales (Mumford, 1998; Bird, 2007). Las propiedades disposicionales son aquellas que permiten a su portador manifestar un determinado comportamiento cuando se dan las circunstancias adecuadas. Un ejemplo clásico es la *solubilidad*. Un terrón de azúcar es soluble, es decir, posee la propiedad disposicional *solubilidad*, en tanto que, si se dieran las circunstancias

adecuadas (el terrón se introdujera en agua), éste se disolvería. En este caso, la disolución sería la *manifestación* de la *solubilidad*. Las propiedades categóricas, por el contrario, son propiedades que se manifiestan continuamente, sin requerir que se den unas circunstancias específicas. Por ejemplo, “ser rojo” o “ser octogonal” son propiedades categóricas. La señal de *stop* de la calle manifiesta la propiedad de ser octogonal con independencia de las circunstancias que la rodeen.

Con este criterio en mente, podemos decir que las tendencias variacionales de los rasgos (Wagner, 2014) son propiedades disposicionales porque se identifican en función de su manifestación. La *variabilidad* es la disposición a producir variaciones de un mismo rasgo; la *robustez* es la disposición a reproducir el mismo rasgo ante perturbaciones mutacionales; la *modularidad variacional* es la disposición a producir variación localizada en un módulo con independencia de otros; y la *evolucionabilidad* es la disposición a producir variación potencialmente adaptativa. Ninguna de estas propiedades es categórica, pues solo se manifiestan ante estímulos específicos. Un rasgo variable como los patrones de pigmentación en las alas de las mariposas tiene la capacidad de generar nuevas instancias de patrones en respuesta a estímulos como la aparición de mutaciones en un linaje específico, o cambios en las presiones selectivas en una población concreta.

Las propiedades disposicionales han sido muy cuestionadas por corrientes filosóficas como el positivismo lógico, que considera que este tipo de propiedades no son reales por no ser directamente observables: no es posible saber que una entidad tiene una disposición hasta que ésta no se manifiesta. Así, no podemos saber que el terrón de azúcar es soluble hasta que no se introduce en agua y, de hecho, se disuelve, igual que no podemos saber si los patrones de pigmentación de las alas de las mariposas o la extremidad de los tetrápodos son rasgos variables a no ser que se den cambios específicos en los linajes que instancian esos rasgos. Desde el marco positivista, solo las propiedades categóricas pueden considerarse causalmente relevantes. Así, lo que explicaría que el terrón se disuelve al introducirse en agua no sería la *solubilidad*, sino la posesión de unas determinadas propiedades categóricas, como su composición química o su estructura, que actúa en función de unas leyes naturales (Armstrong, 1969). De forma similar, la pigmentación de las alas de mariposa variaría más que otros rasgos no en función de su *variabilidad*, sino de propiedades categóricas como su composición química, junto con las leyes de la naturaleza.

Las críticas a las disposiciones, sin embargo, generan problemas metafísicos adicionales, como la necesidad de esclarecer la problemática naturaleza de las leyes naturales (Mumford, 2004). Para los objetivos de este artículo, baste señalar que las posturas más recientes reivindican el carácter ontológico de las disposiciones, ya sea considerando que conviven con las propiedades categóricas (Mumford, 1998), como defendiendo que, en realidad, todas las propiedades son disposicionales (Mellor, 1974; Mumford y Anjum, 2011). En el caso que nos ocupa, esto implicaría que las tendencias o disposiciones variacionales son propiedades

actuales, a pesar de que no esté presente su *manifestación* mientras no se den circunstancias específicas para ello (Molnar, 2003). Disposiciones como la *variabilidad* y la *modularidad* serían, por tanto, propiedades reales de los rasgos biológicos, responsables de la variación que estos manifiestan en el curso de la evolución (Austin y Nuño de la Rosa, 2021).

4.2 La tipología como abstracción

Aunque disposiciones como la *variabilidad* se identifiquen con un *tipo* de manifestación, en su caso la generación de variantes, solo mediante su instanciación en una entidad pueden ser causalmente eficaces, dando lugar a manifestaciones concretas. Es decir, cuando hablamos de que la *variabilidad* es la disposición a generar diversas variantes en el curso de la evolución, nos estamos refiriendo a la *variabilidad* en tanto que *tipo* de disposición. Los sistemas biológicos concretos, no obstante, presentan *variabilidad instanciada* (en adelante, *token*). La distinción entre *tipo* y *token* se da de una forma clara en el ámbito de las propiedades. *Grosso modo*, los *tipos* hacen referencia a la clase de propiedad que algo es. Así, tenemos el *tipo* “rojo”, “circular”, etc. Se trata de propiedades que no están instanciadas en ninguna entidad concreta y que, por tanto, no se dan en un espacio-tiempo determinado. En este sentido, la *variabilidad* es un *tipo* de disposición. Los *tokens*, por el contrario, refieren a una propiedad concreta, instanciada en una entidad dada en un espacio-tiempo específico. Por ejemplo, “el color rojo del coche de mi vecina”, o “la circularidad de la pelota de mi prima”. La *variabilidad* de un sistema biológico concreto es una disposición *token*.

Las disposiciones-*token* siempre son relativas a un contexto, lo que implica la posibilidad de que las circunstancias eviten (Johnston, 1992) o alteren (Mumford y Anjum, 2011) su manifestación. Por ejemplo, un rasgo biológico puede ser variable ante mutaciones, y aun así no generar una nueva variante fenotípica debido a factores ambientales. En las disposiciones-*tipo* esta clase de aspectos relativos al contexto no son relevantes, ya que su manifestación no es un efecto concreto, sino lo que le confiere identidad como *tipo* de disposición.

Una consecuencia de esto es que siempre se atribuye el poder causal de las disposiciones a sus *tokens*, no a los *tipos*. En metafísica, las disposiciones-*token* tienen el poder causal de hacer que la entidad en que se dan se comporte de una determinada manera en un determinado contexto (Wilson, 2002). Las disposiciones-*tipo*, en cambio, son relevantes en un sentido epistémico y no poseen ningún poder causal. Que la manifestación de la *solubilidad* sea la disolución no causa que este terrón que hay sobre mi mesa se disuelva cuando lo introduzco en agua. Es la disposición-*token* de *solubilidad* que caracteriza a este terrón de azúcar en concreto la que hace que, de hecho, se disuelva cuando lo introduzco en agua (suponiendo que no haya factores contextuales que lo impidan). Esta distinción se ve de forma clara en la aproximación epistemológica de la filosofía de la ciencia

general. Autores como Cartwright (1989) o Fetzer (1974) introdujeron la idea de que las generalizaciones causales pueden entenderse, en lugar de como nomológicas, como disposicionales. En este sentido, las disposiciones *tipo* parecen jugar un papel *explicativo* en patrones de generalización. Así, a un cristal particular, como el de la ventana de un despacho, puede atribuírsele la disposición a romperse a pesar de no haber sufrido nunca un percance, en virtud de pertenecer a la *clase* de los cristales. Este tipo de atribuciones se consideran explicativas. Por el contrario, se considera que existe causación eficaz solo en los casos particulares, espaciotemporalmente localizados, en los que, de hecho, la fragilidad del objeto ha contribuido a que se rompa.

Esta visión estándar de la causalidad nos lleva a entender las disposiciones variacionales como abstracciones derivadas de las disposiciones de los organismos particulares. El organicismo imbricado en la evo-devo, y la idea de que existe causación recíproca entre las propiedades de los organismos y la evolución, parecieran, de hecho, estar en consonancia con esta perspectiva. En este sentido, la eficacia causal de las disposiciones variacionales se ejercería en los organismos individuales en desarrollo. Así, un ratón concreto instanciaría en sus patas las tendencias variacionales de la extremidad de los tetrápodos. Siguiendo el modelo de polidactilia desarrollado por biólogos evo-devo (Lange *et al.*, 2018), podríamos decir que ese ratón concreto tiene la disposición de desarrollar 6 dedos en lugar de 5 bajo ciertas condiciones, por ejemplo ambientales, tal y como muestran algunos resultados experimentales. De esta disposición individual del desarrollo se inferiría que la extremidad, como rasgo, tiene una variabilidad o tendencia a desarrollar un número distinto de dedos bajo distintas condiciones.

Algo similar ocurre cuando en los modelos clásicos de dinámica de poblaciones se infiere la aptitud o el *fitness* de un rasgo en función de la aptitud de los individuos que lo portan. Aunque existe cierta discusión sobre qué relación se da entre la aptitud de los rasgos y la de los individuos (Walsh *et al.*, 2017; Sober, 2020), en general, las propiedades poblacionales de la genética evolutiva clásica obedecen a un esquema de abstracción y pueden asimilarse al marco metafísico clásico en que solo las disposiciones de *tokens* son causalmente eficaces. Incluso aquellas posturas que defienden que las causas evolutivas actúan al nivel de las poblaciones, y no de los individuos, entienden que la idealización es una parte esencial de las atribuciones causales en evolución, asumiendo su valor explicativo sin referencia a compromisos ontológicos (p. ej. Millstein, 2006).

Este modelo de abstracción, sin embargo, presenta dificultades específicas en el caso de la evo-devo. En el caso clásico de la aptitud, los organismos que instancian esta disposición también la manifiestan, en su mayor supervivencia y éxito reproductivo. En este sentido, el mayor éxito reproductivo de un rasgo-*tipo* como el pelaje claro de los mamíferos en paisajes nevados deriva, necesariamente, de la manifestación de la aptitud de los propios mamíferos-*token* con pelaje claro en estos paisajes. En el caso de las tendencias variacionales, sin embargo, no parece

que los organismos-*tokens* las manifiesten: aunque los rasgos de los organismos tienen la capacidad de desarrollar distintas variantes en la ontogenia mediante plasticidad fenotípica (Pigliucci, 2001), manifestar esta capacidad implica un tipo de cambio en el rasgo-*token* que es distinto al que se produce cuando los rasgos homólogos varían en el sentido evolutivo. En particular, un rasgo que se desarrolla en función a una variable ambiental no suele manifestar una variación en el propio rasgo-*token*, sino que dicho rasgo se desarrolla de forma distinta a como lo hace otro rasgo-*token* bajo circunstancias ambientales distintas. La plasticidad fenotípica es una disposición de los *tokens* a manifestar un fenotipo distinto según la circunstancia, mientras que una tendencia variacional es la disposición a generar nuevos rasgos-*tokens* con propiedades distintas. Así, la variabilidad de un rasgo como el patrón de pigmentos en las alas de las mariposas es una disposición que se instancia en la *reproducción* pero no en la ontogenia de organismos particulares. Es decir, aunque las propiedades del desarrollo determinen los cambios posibles en la evolución, estos cambios, en principio, no se manifiestan en un *token* individual, sino en la *reproducción* sucesiva de *tokens*.

Esto nos lleva al problema principal de entender las tendencias variacionales como abstracciones: que entra en conflicto directo con la perspectiva tipológica que, como hemos visto, es un aspecto esencial de la agenda evo-devo. En este sentido, concebir las disposiciones variacionales como abstracciones implica necesariamente entender los rasgos en tanto que tipos también como abstracciones. Si las disposiciones variacionales se predicán de rasgos pero se instancian en organismos individuales, entonces los rasgos se abstraen de los organismos individuales. Sin embargo, como ya adelantamos (§2), hay una fuerte tendencia en la evo-devo a entender los rasgos como *realidades evolutivas* que cambian y cuyas propiedades son determinantes en la evolución. Lo que esto muestra es que existe una tensión entre considerar las tendencias variacionales de la evo-devo como disposiciones causalmente eficaces y explicativas y, a la vez, considerar que los rasgos son tipos naturales. La metafísica clásica, por tanto, no parece poder dar cuenta de todos los compromisos ontológicos que se derivan de las explicaciones en evo-devo.

5. Tipos disposicionales: la eficacia causal de las disposiciones de tipos en la evo-devo

La cuestión sobre la ontología de los tipos en evo-devo se ha abordado empleando recursos de la metafísica (§1 y 2). Algunos autores han estudiado las implicaciones y los compromisos ontológicos que se siguen de las teorías desarrolladas en esta disciplina, lo que constituye un caso de metafísica *en* la biología. Una de las implicaciones ontológicas que se han considerado sobre la tipología en evo-devo es que los rasgos parecen referir a *individuos* (Brigandt, 2009), en el mismo sentido en que se caracterizan las especies biológicas (Hull, 1978; Reydon, 2008). Estos individuos serían unidades de cambio evolutivo que forman

una continuidad material de linajes de seres vivos (Wagner, 2014). En el caso de los rasgos, se trataría de un linaje filogenético de los mecanismos responsables de su desarrollo en los organismos de dicho linaje. Tales mecanismos serían partes constituyentes del rasgo como individuo. En esta clase de propuestas, los rasgos ya no serían tipos, sino *tokens*, pues, al ser individuos, referirían a entidades espaciotemporalmente localizadas. Esta postura tiene la aparente ventaja de que permite entender las disposiciones variacionales como propiedades de los *token*, posibilitando su eficacia causal. Así, se entendería que el rasgo es un individuo que posee la disposición a variar, y que ese mismo individuo manifiesta dicha disposición cuando el rasgo en cuestión evoluciona. Esto parece dar cuenta de un aspecto que no se veía en la caracterización de los rasgos como abstracciones (§3), a saber, el poder causal de la disposición variacional. Al mismo tiempo, encaja con la caracterización metafísica clásica de las disposiciones, en las que éstas tienen poder causal solo en la medida en la que van instanciadas en *tokens*.

Sin embargo, consideramos que este recurso a los linajes filogenéticos de rasgos como individuos no soluciona completamente el problema de la tipología en evo-devo. Por un lado, en esta postura los rasgos de los individuos pasan a ser entendidos como partes de un rasgo instanciado a nivel histórico, contradiciendo la idea intuitiva de que dichos rasgos son *tokens* por sí mismos. Es importante señalar que esto subestima, además, la relevancia de los organismos en la evo-devo, al asumir que son *partes* del individuo evolutivamente relevante (es decir, el linaje), en lugar de considerarlos auténticos agentes de la evolución. Por otro lado, la idea de un linaje filogenético con disposiciones es problemática, ya que un linaje hace referencia al *resultado* de un proceso evolutivo. Los linajes filogenéticos son el objeto de estudio de la biología sistemática, que se encarga de reconstruir la historia evolutiva de una especie (Reydon, 2008). Son, por tanto, entidades estáticas de las que no tiene sentido predicar disposiciones. Todo cambio, o todo poder causal que la disposición (por ejemplo, la *variabilidad*) puede atribuir al linaje, ya ha tenido lugar. El linaje refiere, precisamente, al resultado de esa manifestación. Esto puede verse incluso en las “explicaciones de linaje” (Calcott, 2013), comunes en la evo-devo, en las que se postulan linajes de mecanismos del desarrollo que varían gradualmente para dar lugar a cambios fenotípicos. Por ejemplo, para explicar la aparición de las plumas en aves, algunos modelos evo-devo proponen modificaciones graduales en el folículo, que forma parte del mecanismo del desarrollo que produce tanto las plumas como los filamentos que las precedieron en la evolución. Si se entendiese este linaje de mecanismos como un solo individuo, no tendría sentido atribuirle variabilidad, puesto que se trataría simplemente de un individuo que *de facto* ha variado, sin pertenecer a una clase de individuos que varíen. Entender los rasgos como individuos, por tanto, nos llevaría a considerarlos entidades estáticas cuyas propiedades carecen de poder causal. Así, nuevamente, lo que tenemos en los linajes filogenéticos es un rasgo con variaciones compuesto por una sucesión histórica de organismos, pero carecemos de la disposición del rasgo a variar. Esto contrasta con la idea de

la evo-devo de que las tendencias variacionales no se reducen a la variación actual de un rasgo ni a su historia filogenética de cambios. Por el contrario, se entienden como el *potencial* de las propiedades dinámicas del desarrollo del rasgo. En este sentido, como disposiciones, no es su historicidad lo que les confiere identidad, sino su *potencial manifestación*.

Dada esta tensión entre el carácter estático de los linajes filogenéticos entendidos como individuos, y el dinamismo que implican las disposiciones, en este artículo queremos explorar una solución distinta, en línea con otras posturas de la literatura de la evo-devo en las que el rasgo se considera un *tipo natural* (Wilson *et al.*, 2007; Assis y Brigandt, 2009). Estos tipos naturales de la evo-devo evolucionan y varían, en contraste con la tendencia en metafísica a definir ‘tipo’ y ‘tipología’ “de forma que no puedan evolucionar” (Brigandt, 2007, p. 713). Considerar los rasgos como tipos naturales evita identificarlos tanto con abstracciones instanciadas en los organismos de un taxón, como con los linajes filogenéticos entendidos como individuos. Sin embargo, esta caracterización plantea el problema de cómo podemos dar cuenta de que estos rasgos cambien y evolucionen. En la literatura, estas posturas han recurrido, bien a la idea de *grupos de propiedades homeostáticas* (Boyd, 1991), bien a la de *tipos históricos* (Wagner, 2014), para eliminar la rigidez de la noción metafísica de tipo, entendiéndolo no como algo permanente e inmutable, sino como algo susceptible de cambiar.

Esta postura, aunque acertada al reconocer los rasgos como tipo naturales, parece quedarse corta a la hora de explicar por qué estos tipos naturales pueden cambiar. Rebajar la rigidez metafísica de los tipos no soluciona el problema de su variabilidad y evolución, en tanto que se permite el cambio del tipo sin explicar cómo o por qué, de hecho, puede cambiar. Nuestra propuesta consiste, por tanto, en matizar la caracterización de los rasgos como tipos naturales de tal forma que se pueda explicar por qué cambian. Para ello, proponemos que los rasgos homólogos de la evo-devo se entiendan como *tipos naturales dispocionales*.

A nuestro entender, el carácter tipológico de los rasgos solo es compatible con su naturaleza cambiante y evolucionable si se les atribuye un poder causal susceptible de hacerles cambiar. En este sentido, para que un rasgo como la extremidad de los tetrápodos tenga poder causal y explicativo de sus distintas variaciones, como parece derivarse de la evo-devo, es necesario que posea una disposición. Así, los rasgos biológicos serían tipos naturales que poseen disposiciones variacionales, como la *variabilidad*, la *modularidad* o la *robustez*. De esta forma podemos explicar que sean los rasgos como tipo los que cambien, en lugar de los rasgos concretos de los organismos. Es decir, es el propio tipo el que tiene la capacidad de cambiar y, de hecho, manifiesta cambios en el curso de la evolución.

Ahora bien, son los organismos individuales los que instancian los rasgos. Por ejemplo, una golondrina instancia el tipo de la extremidad de los tetrápodos, tanto en sus patas como en sus alas. Sin embargo, como señalamos (§2), lo hace instanciando una *modalidad* específica de dicho tipo (Wagner, 2014; DiFrisco

et al., 2020). En este caso particular, las alas y patas de la golondrina instancian modalidades distintas de las extremidades: originadas evolutivamente de forma independiente, comparten rasgos estructurales entre sí, pero divergen en el modo en que pueden dar lugar a variaciones concretas del rasgo-tipo. Así, aunque tanto las patas como las alas son variaciones del mismo rasgo, éstas no pueden, por ejemplo, dar lugar las unas a las otras. Esto ocurre porque la instanciación del rasgo se hace siguiendo el proceso de desarrollo que (re-)produce la modalidad específica de la que proviene. Estas propiedades del desarrollo de los organismos concretos *determinan* los cambios posibles de las modalidades de los rasgos, pero no instancian en sí mismos las disposiciones variacionales del rasgo-tipo.

¿Cómo se *manifiestan* entonces las disposiciones variacionales? Toda disposición necesita unas condiciones que le permitan manifestarse. En el caso de las disposiciones variacionales, son las *conexiones reproductivas* entre los organismos de una especie las que hacen posible que se manifiesten. Estas conexiones reproductivas permiten que se activen las disposiciones variacionales mediante cambios en las condiciones de generación del rasgo, ya sean mutacionales, ambientales, o derivados de la recombinación en la reproducción sexual. Sin conexiones reproductivas entre los organismos-*token*, el rasgo no puede variar en un sentido evolutivo y, por tanto, la disposición variacional no se manifestaría. Estas conexiones se entienden como procesos causales, y no como entidades concretas. Así, aunque los organismos individuales instancien los rasgos a través de los mecanismos estructurales que le confieren identidad (DiFrisco *et al.*, 2020), como entidades particulares no pueden manifestar sus disposiciones variacionales. En este caso, se puede decir que la manifestación de la variación del rasgo *se observa* estudiando y atendiendo a los propios linajes filogenéticos, pero teniendo claro que no son los linajes los que instancian el rasgo ni los que varían, sino que el propio rasgo, entendido como tipo natural, es el que varía porque posee la disposición para ello.

Considerar que el tipo natural es disposicional parece tener el potencial de resolver algunas de las carencias de las posturas metafísicas desarrolladas desde la evo-devo. Desde el marco metafísico, no obstante, caracterizar estos tipos puede resultar problemático, tanto por la naturaleza de los tipos naturales como por la de las disposiciones. Sin embargo, consideramos que el campo de la evo-devo demanda una reconceptualización de los tipos que pueda dar cuenta no solo de su naturaleza cambiante, sino también de su propio papel causal en dicho cambio, lo que involucra considerar sus disposiciones.

Es por esto que consideramos que abordar el problema de la homología de los rasgos en evo-devo con las herramientas de la metafísica requiere un tipo de interacción entre metafísica y biología que no se había contemplado aún en la literatura sobre metafísica de la biología. En lugar de hablar de ‘metafísica *en* la biología’ y ‘metafísica *para* la biología’, en las que se utilizan herramientas metafísicas presentes en la literatura, nuestra propuesta ilustra un caso de ‘metafísica

desde la biología', en la que las herramientas metafísicas se deben ajustar considerablemente para dar cuenta de los compromisos ontológicos de la biología. La propia complejidad del proceso evolutivo y las entidades que evolucionan demanda unas nociones metafísicas que trascienden las conceptualizaciones consideradas en la metafísica estándar. En el caso concreto de la evo-devo, el constante recurso a tipos naturales, propiedades disposicionales y organizacionales hace que este tipo de demandas metafísicas y ontológicas sean aún más fuertes.

6. Conclusiones

En este artículo, hemos abordado el problema de cómo entender las tendencias variacionales de los rasgos en evo-devo desde una perspectiva metafísica. Tras señalar las limitaciones que plantean algunas propuestas dadas en la literatura, proponemos considerar los rasgos homólogos como *tipos naturales disposicionales*. Como hemos defendido, solo mediante la atribución de una disposición a los rasgos entendidos como tipos naturales puede darse cuenta de su capacidad de variar.

Este caso concreto de la homología en evo-devo ilustra, a nuestro modo de verlo, una interacción entre metafísica y biología a la que hemos denominado metafísica *desde* la biología. La complejidad de la realidad biológica de la que se quiere dar cuenta demanda herramientas metafísicas que no están presentes en la literatura actual, motivo por el que consideramos que las interacciones de metafísica *en* y metafísica *para* la biología no pueden dar cuenta de este caso.

Esta caracterización es tentativa y requiere mayor desarrollo en trabajos futuros, en particular en cuanto al tipo de compromisos concretos que asume sobre los tipos naturales. Sin embargo, consideramos que es un camino a explorar que superaría las limitaciones actuales de entender el rasgo como abstracción, como individuo, o como tipo natural sin poder causal o explicativo. Además, nuestra propuesta concilia las ontologías, aparentemente contradictorias, de la evo-devo, al combinar el poder causal y explicativo de los tipos con el de los organismos individuales que los instancian. En este sentido, el organicismo imbricado en la introducción del desarrollo en la evolución, y la consecuente causación recíproca entre organismos y fuerzas evolutivas como la selección natural, representarían la condición necesaria para que se manifestase el cambio potencial de los tipos. Esta posición abre nuevas vías exploratorias acerca de la relación que los individuos *token* guardan con los *tipos naturales disposicionales* en la evo-devo.

Nuestro trabajo también posibilita plantear si el reto que el organicismo supone al pensamiento poblacional clásico en evolución se relaciona con la tipología y el papel de las disposiciones. Si bien consideramos que en la evo-devo estas cuestiones van de la mano, queda abierto si otros enfoques organicistas se beneficiarían también de una ontología de tipos naturales disposicionales.

Agradecimientos

Agradecemos a Alejandro Fábregas Tejeda y Mariano Martín-Villuendas su invitación a participar en este número especial, así como sus comentarios y los de un revisor anónimo a versiones anteriores de este trabajo. CV fue apoyada por una beca postdoctoral del *Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research* (Austria) y un contrato de investigación de la Fundación para la Ciencia y Tecnología (CFT) del gobierno portugués (2021.03186.CEECIND). VT fue apoyada por una visiting fellowship del *Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research*. CV y VT agradecen asimismo el apoyo del Ministerio de Ciencia e Innovación de España (proyecto PID2021-127184NB-I00).

Referencias bibliográficas

- Amundson, R. (2005). *The changing role of the embryo in evolutionary thought: roots of evo-devo*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Armstrong, D. (1969). Dispositions are Causes. *Analysis*, 30, 23-26.
- Assis, L., Brigandt, I. (2009). Homology: homeostatic property cluster kinds in systematics and evolution. *Evolutionary Biology*, 36(2), 248-255.
- Austin, C. (2017). Evo-devo: a science of dispositions. *European Journal for Philosophy of Science*, 7(2), 373-389.
- Austin, C., Nuño de la Rosa, L. (2021). Dispositional properties in evo-devo. En Laura Nuño de la Rosa y Gerd B. Müller (eds.) *Evolutionary developmental biology: A reference guide* (pp. 469-481). Cham: Springer
- Baedke, J. (2012). Causal explanation beyond the gene: manipulation and causality in epigenetics. *Theoria. Revista de Teoría, Historia y Fundamentos de la Ciencia*, 27(2), 153-174.
- Baptiste, E., Dupré, J. (2013). Towards a processual microbial ontology. *Biology and Philosophy*, 28, 379-404.
- Bird, A. (2007). *Nature's Metaphysics: Laws and Properties*. Oxford: Oxford University Press.
- Bouchard, F., Rosenberg, A. (2004). Fitness, Probability and the Principles of Natural Selection. *British Journal of Philosophy of Science*, 55(4), 693-712.
- Boyd, R. (1991). Realism, anti-foundationalism and the enthusiasm for natural kinds. *Philosophical Studies: An International Journal for Philosophy in the Analytic Tradition*, 61(1/2), 127-148.
- Brandon, R. (1996). Does biology have laws? The experimental evidence. *Philosophy of Science*, 64, S444-S457.
- Brigandt, I. (2007). Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability. *Biology & Philosophy*, 22(5), 709-725.

- Brigandt, I. (2015). Evolutionary Developmental Biology and the Limits of Philosophical Accounts of Mechanistic Explanation. En P. Braillard y C. Malaterre (eds.), *Explanation in Biology: An Enquiry into the Diversity of Explanatory Patterns in the Life Sciences* (pp. 135-173). Cham: Springer.
- Brigandt, I., Villegas, C., Love, A., Nuño de la Rosa, L. (2023). Evolvability as a Disposition: Philosophical Distinctions, Scientific Implications. En T. Hansen, D. Houle, M. Pavlicev y C. Pélabon (eds.), *Evolvability. A unifying concept in evolutionary biology?* (pp. 55-72). Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Calcott, B. (2009). Lineage explanations: explaining how biological mechanisms change. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 60, 51-78.
- Caponi, G. (2012). *Réquiem por el centauro: aproximación epistemológica a la Biología Evolucionaria del Desarrollo*. México DF: Instituto Vicente Lombardo.
- Caponi, G. (2014). *Leyes sin causa y causas sin ley en la explicación biológica*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Cartwright, N. (1989). *Nature's Capacities and their Measurement*. Oxford: Oxford University Press.
- Casanueva López, M., Vergara Silva, F. (2019). Teoría de construcción de nicho “síntesis evolutiva extendida” y filosofía de la ciencia: discusiones pendientes. En *La biología evolutiva contemporánea: ¿Una revolución más en la ciencia?* México DF: Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades, UNAM.
- Cummins, R. (1975). Functional Analysis. *Journal of Philosophy*, 72, 741-765.
- DesAutels, L. (2015). Toward a propensity interpretation of stochastic mechanism for the life sciences. *Synthese*, 192(9), 2921-2953.
- DiFrisco, J., Love, A., Wagner, G. (2020). Character identity mechanisms: a conceptual model for comparative-mechanistic biology. *Biology & Philosophy*, 35(4), 1-32.
- Dupré, J. (2012). *Processes of Life: Essays in the Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Etxeberria, A., Umerez, J. (2016). Organismo y organización en la biología teórica: ¿vuelta al organicismo? *Ludus vitalis*, 14(26), 3-38.
- Fetzer, J. (1974). A single case propensity theory of explanation. *Synthese*, 28(2), 171-198.
- Griffiths, P. (2008). Philosophy of biology. En Zalta, Edward (ed.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. <https://plato.stanford.edu/entries/biology-philosophy/>
- Guay, A., Pradeu, T. (2017). Right out of the box: How to situate metaphysics of science in relation to other metaphysical approaches. *Synthese*, 187(7), 1-20.
- Hall, B. (1999). *Evolutionary Developmental Biology*, second edition. Cham: Springer.
- Huneman, P. (2010). Topological explanations and robustness in biological sciences. *Synthese*, 177(2), 213-245.

- Huneman, P., Walsh, D. (eds.). (2017). *Challenging the modern synthesis: Adaptation, development, and inheritance*. Oxford: Oxford University Press.
- Hüttemann, A., Kaiser, M. (2018). Potentiality in biology. En K. Engelhard y M. Quante (eds.), *Handbook of Potentiality* (pp. 401-228). Dordrecht: Springer.
- Johnston, M. (1992). How to Speak of the Colors. *Philosophical Studies*, 68, 221-263.
- Laland, K., Sterelny, K., Odling-Smee, J., Hoppitt, W., Uller, T. (2011). Cause and effect in biology revisited: is Mayr's proximate-ultimate dichotomy still useful? *Science*, 334(6062), 1512-1516.
- Laland, K., Matthews, B., Feldman, M. (2016). An introduction to niche construction theory. *Evolutionary ecology*, 30(2), 191-202.
- Lange, A., Nemeschkal, H., Müller, G. (2018). A threshold model for polydactyly. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 137, 1-11.
- Levins, R., Lewontin, R. (1985). *The Dialectical Biologist*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Lewens, T. (2009). What is wrong with typological thinking? *Philosophy of Science*, 76(3), 355-371.
- Love, A. (2009). Typology reconfigured: from the metaphysics of essentialism to the epistemology of representation. *Acta biotheoretica*, 57(1), 51-75.
- Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mellor, D. H. (1974). In Defence of Dispositions. *The Philosophical Review*, 83, 157-181.
- Mills, S., Beatty, J. (1979). The Propensity Interpretation of Fitness. *Philosophy of Science*, 46, 263-286.
- Millstein, R. (2006). Natural Selection as a Population-Level Causal Process. *British Journal for the Philosophy of Science*, 57(4).
- Molnar, G. (2003). *Powers: A Study in Metaphysics*. Oxford: Oxford University Press.
- Mumford, S. (1998). *Dispositions*. Oxford: Oxford University Press.
- Mumford, S. (2004). *Laws in Nature*. New York: Routledge.
- Mumford, S., Anjum, R. (2011). *Getting Causes from Powers*. Oxford: Oxford University Press.
- Müller, G. (2003). Homology: the evolution of morphological organization. En G. Müller y S. Newman (eds.), *Origination of organismal form: Beyond the gene in developmental and evolutionary biology* (pp. 51-70). Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.

- Müller, G. (2007). Six memos for evo-devo. En M. Laubichler y J. Maienschein (eds.), *From embryology to evo-devo: A history of developmental evolution* (pp. 499-524). Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Newman, S. (2006). The developmental-genetic toolkit and the molecular homology-analogy paradox. *Biological Theory*, 1(1), 12.
- Nicholson, D. (2014). The return of the organism as a fundamental explanatory concept in biology. *Philosophy Compass*, 9(5), 347-359.
- Nicholson, D., Dupré, J. (2018). *Everything Flows: Towards a Processual Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Nuño de la Rosa, L. (2013). El problema de la función en evo-devo. *Contrastes. Revista Internacional de Filosofía: Suplemento*, 18, 187-199.
- Nuño de la Rosa, L. (2018). Capturing processes: The interplay of modelling strategies and conceptual understanding in developmental biology. En D. Nicholson y J. Dupré (eds.), *Everything Flows*. Oxford: Oxford University Press.
- Nuño de la Rosa, L., Villegas, C. (2022). Chances and Propensities in Evo-Devo. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 73(2), 509-533.
- Pence, C., Ramsey, G. (2013). A new foundation for the propensity interpretation of fitness. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 64, 851-881.
- Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Baltimore, Maryland: JHU Press.
- Pigliucci, M., Müller, G. (2010). *Evolution—the extended synthesis*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Potochnik, A. (2013). Biological explanation. En K. Kampourakis (ed.), *The Philosophy of Biology: A Companion for Educators* (pp. 49-65). Dordrecht: Springer.
- Rasskin-Gutman, D. (2016). De la modularidad a la complejidad: jerarquía de partes, jerarquía de procesos y los agentes causales en la Evo-Devo. *Cuicuilco*, 23(65), 165-181.
- Reydon, T. (2008). Species in three and four dimensions. *Synthese*, 164(2), 161-184.
- Rieppel, O. (2005). Modules, kinds, and homology. *Journal of Experimental Zoology: Part B Molecular and Developmental Evolution*, 304, 18-27.
- Seibt, J. (2016). Process philosophy. En Zalta, E. (ed.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. <https://plato.stanford.edu/archives/win2016/entries/process-philosophy/>.
- Sober, E. (1984). Fact, Fiction, and Fitness: A Reply to Rosenberg. *The Journal of Philosophy*, 81, 372-383.
- Sober, E. (2020). Fitness and the Twins. *Philosophy, Theory, and Practice in Biology*, 12(001).

- Soto, C. (2017). ¿Qué es la metafísica de la ciencia? *Discusiones Filosóficas*, 18(31), 87-105.
- Stamos, D. (2003). *The species problem: biological species, ontology and the metaphysics of biology*. U.K.: Lexington Books.
- Suárez, J., Triviño, V. (2019). A metaphysical approach to holobiont individuality: Holobionts as emergent individuals. *Quaderns de filosofia*, 6(1), 59-76.
- Suárez, J., Triviño, V. (2020). What is a Hologenomic Adaptation? Emergent Individuality and Inter-Identity in Multispecies Systems. *Frontiers in Psychology*, 11(187), 1-15.
- Triviño, V. (2019). *Questions at the Intersection between Metaphysics and Biology: Towards a Metaphysics of Biology*. Tesis doctoral. Universidad de Murcia.
- Triviño, V. (2022). Towards a characterization of metaphysics of biology: metaphysics for and metaphysics in biology. *Synthese*, 200(408), 1-21.
- Triviño, V., Cerezo, M. (2015). The metaphysical equivalence between 3D and 4D theories of species. *Revista Portuguesa de Filosofia*, 71, 781-806.
- Triviño, V., Nuño de la Rosa, L. (2016). A causal dispositional account of fitness. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 38, 1-18.
- Villegas, C. (2020). *Variational Probabilities and Developmental Propensities: a Philosophical Study of Chance in Evolutionary Variation*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Wagner, G. (2007). The developmental genetics of homology. *Nature Reviews Genetics*, 8(6), 473-479.
- Wagner, G. (2014). *Homology, genes, and evolutionary innovation*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Wagner, G., Altenberg, L. (1996). Perspective: complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*, 50(3), 967-976.
- Walsh, D., Ariew, A., Matthen, M. (2017). Four pillars of statisticalism. *Philosophy, Theory, and Practice in Biology*, 9(1).
- Waters, K. (2017). No general structure. En M. Slater y Z. Yudell (eds), *Metaphysics in the philosophy of science: new essays*. Oxford: Oxford University Press.
- Weber, M. (2001). Determinism, realism and probability in evolutionary theory. *Proceedings of the Philosophy of Science Association*, 83, 213-224.
- Wilson, J. (2002). Causal Powers, Forces, and Superdupervenience. *Grazer Philosophische Studien*, 63, 53-78.
- Wilson, R., Barker, M., Brigandt, I. (2007). When traditional essentialism fails: biological natural kinds. *Philosophical Topics*, 35(1/2), 189-215.
- Winsor, M. (2006). The creation of the essentialism story: an exercise in metahistory. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 28, 149-174.