

De la selección natural al diseño: una propuesta de extensión del darwinismo formal*

From Natural Selection to Design: A Proposal of Extension of Formal Darwinism

Giorgio Airoidi[†]
Cristian Saborido[‡]

Resumen

La afirmación de Darwin de que la Selección Natural, gracias a la optimización de la eficacia, explica la complejidad del diseño biológico carece por el momento de una formalización canónica. El Proyecto del Darwinismo Formal de Alan Grafen pretende ofrecerla mediante un marco teórico coherente con los resultados de la Genética de Poblaciones. En este trabajo analizamos el proyecto de Grafen y sugerimos que su propuesta tiene ciertas limitaciones, ligadas principalmente a que asume un concepto de diseño entendido como eficacia máxima. Para superar estas limitaciones, proponemos una clasificación de los hechos evolutivos en un espacio bi-dimensional, añadiendo la *robustez* a la eficacia como medida de la complejidad de un diseño. En este espacio, cada punto representa una arquitectura fenotípica y el movimiento entre dos puntos haría referencia a los diferentes factores de cambio evolutivos. La Selección Natural explicaría así los movimientos a lo largo del eje de la eficacia, mientras que otros mecanismos no selectivos explicarían los movimientos a lo largo del eje de la robustez. Además de esto, y a partir de este modelo, proponemos una metáfora termodinámica que dibuja paralelismos entre las nociones de eficacia y entropía, las de robustez y energía, y los movimientos en este espacio y los ciclos reversibles e irreversibles. Creemos que esta metáfora nos sirve para ilustrar diferentes y relevantes dinámicas evolutivas que a menudo no son tenidas en cuenta en las propuestas de formalización de la teoría Darwin tales como el Proyecto del Darwinismo Formal de Grafen.

Palabras clave: selección natural - complejidad - eficacia - robustez - modelos formales

Abstract

Darwin's claim that Natural Selection, through optimization of fitness, explains complex biological design has not yet been properly formalized. Alan Grafen's Formal Darwinism Project aims at providing such a formalization and at demonstrating that fitness maximization is coherent with results from Population Genetics, usually interpreted as denying it. We suggest that Grafen's proposal suffers from some limitations linked to its concept of design as optimized fitness. In order to overcome these limitations, we propose a classification of evolutionary facts based on a bi-dimensional complexity space, which adds robustness to fitness as measure of the quality of a design. In this space, each point represents an organismic architecture, and movement between two points would be an evolutionary fact. Natural Selection explains movement along the fitness axis, while non-selective mechanisms explain movement on the robustness axis. Moreover, we propose a thermodynamic metaphor to draw parallelisms between notions of fitness and entropy, robustness and energy, and movement in this space and reversible and irreversible cycles. We argue that this metaphor illustrates different evolutionary processes usually overlooked by proposals of formalization of Darwinian theory, such Grafen's Formal Darwinism Project.

Keywords: natural selection - complexity - fitness - robustness - formal models

* Recibido: 18 de Marzo de 2016. Aceptado con revisiones: 5 de Diciembre de 2016.

[†] Departamento de Lógica, Historia y Filosofía de la Ciencia, UNED. Para contactar al autor, por favor, escribir a: airoidi@tin.it.

[‡] Departamento de Lógica, Historia y Filosofía de la Ciencia, UNED. Para contactar al autor, por favor, escribir a: cristian.saborido@fsof.uned.es.

Metatheoria 8(1)(2017): 71-80. ISSN 1853-2322.

© Editorial de la Universidad Nacional de Tres de Febrero. Publicado en la República Argentina.

1. El argumento de Darwin

La teoría de Darwin incluye, entre muchas otras, dos afirmaciones cruciales sobre el papel de la selección natural en la evolución de los organismos biológicos. Por un lado, la selección natural explicaría la conformación de los rasgos de los organismos a través del paso del tiempo y el relevo de generaciones. Por otro lado, este mecanismo de la selección natural conduciría hacia un óptimo de organización y diseño (Grafen 2014). En la biología contemporánea puede verse como cada una de estas dos afirmaciones está en la base de los presupuestos fundamentales de dos disciplinas diferentes.

La genética de poblaciones formaliza la primera, enfocándose en el *mecanismo* de la evolución, interpretado como las variaciones de frecuencias génicas en una población determinada y desarrollando modelos teóricos y formales que den cuenta de estas variaciones. Estudiando la fuente de la variedad fenotípica (las frecuencias génicas), estos modelos buscan explicar cómo rasgos específicos se expanden en una población y cómo esto conlleva un proceso de especiación y diferenciación. Sin embargo, los modelos de genética de poblaciones no consideran explícitamente la arquitectura de los organismos (los fenotipos) ni se comprometen con la idea de que la evolución conlleve una maximización de la eficacia media

En cambio, las narrativas adaptacionistas sí que intentan explicar el diseño biológico y su relación con la eficacia. Estas narrativas analizan el *resultado* de la evolución, es decir, las propiedades concretas de los rasgos fenotípicos y su contribución a la maximización de la eficacia sin preocuparse explícitamente por los detalles génicos, pues consideran que estos son secundarios. Frecuentemente, estos teóricos hacen hincapié en hechos como que las mismas funciones del fenotipo pueden darse con diferentes genotipos (dando lugar a lo que Grafen denomina '*phenotypic gambit*'). De este modo, las propuestas de este tipo están fundadas en la idea de optimización de la eficacia, pero hasta el momento solamente han dado lugar a narrativas adaptacionistas de muy distinto tipo pero que en ningún caso cuentan con modelos formales universalmente aceptados.

Por supuesto, cabe decir que esta contraposición entre los enfoques de los genéticos de poblaciones y de los teóricos del diseño no implica una incompatibilidad entre sus enfoques. Nadie sostiene que la interacción entre genotipo y fenotipo no sea importante para el estudio de los cambios evolutivos. Sin embargo, esta división refleja el diferente peso que se da a cada una de las dos afirmaciones centrales de Darwin sobre la selección natural. Dependiendo del enfoque que se adopte parece que es posible incluso centrarse únicamente en una de ellas y obviar la otra, algo que ya fue puesto de manifiesto por Lewontin (1974) y que Grafen aprovecha como punto de partida para situar su propuesta.

En este trabajo presentaremos someramente y analizaremos críticamente el Proyecto del Darwinismo Formal de Alan Grafen, el cual supone hasta el momento el intento más elaborado de conjugar en una misma propuesta los enfoques de la genética de poblaciones y de los teóricos del diseño. Tal y como argumentaremos, pese a las indudables virtudes de esta propuesta, este proyecto se fundamenta en algunos presupuestos muy cuestionables, por lo que propondremos una revisión de este modelo basada en la incorporación en el mismo del concepto de robustez y en la ampliación de la metáfora termodinámica propuesta por Fisher (1930).

2. El Proyecto del Darwinismo Formal

El Proyecto del Darwinismo Formal de Grafen (1999, 2007, 2014) pretende mostrar formalmente cómo unos individuos cuyas frecuencias génicas evolucionan siguiendo las ecuaciones de genética de poblaciones tienden a instanciar el mismo fenotipo y cómo ese fenotipo presenta una eficacia máxima.

La argumentación de Grafen está estructurada en tres fases principales:

1. En primer lugar, Grafen construye un modelo de evolución de una *población* basado en una versión simplificada de la ecuación de Price (1972). Grafen considera que la selección natural es el único mecanismo relevante para la configuración del fenotipo, por lo que la

- eficacia depende únicamente de ésta. Al mismo tiempo, el fenotipo a su vez depende únicamente del genotipo.
2. En segundo lugar, Grafen elabora un modelo de evolución individual basado en consideraciones adaptacionistas y que recurre a un programa de optimización. Los programas de optimización prevén el estado de equilibrio de un sistema identificando un decisor, una herramienta de optimización y una función a optimizar. El decisor selecciona aquel valor de la herramienta que optimiza la función. Surgidos en teoría económica, estos modelos se habían aplicado ya con éxito en otras ramas de la biología (Parker & Maynard Smith 1990, Charnov 1976). En el modelo de Grafen la herramienta que optimiza la función sería el fenotipo y la función a maximizar sería la eficacia individual.
 3. Finalmente, se muestra que los resultados de cualquiera de los dos modelos se pueden interpretar y traducir en términos del otro, ya que ambos proporcionan el mismo resultado. Esto es condición necesaria y suficiente para que la población alcance el equilibrio. Nótese que la traducción no es banal, puesto que la genética de poblaciones habla de valores medios y genotipos, mientras que las explicaciones adaptacionistas hablan de valores individuales y fenotipos. La analogía consiste en establecer un vínculo entre el programa de optimización y el resultado de la ecuación de genética de poblaciones y viceversa. Así, por ejemplo, el modelo de Grafen afirma que si todo individuo resuelve el programa de optimización, entonces no habrá ningún cambio de frecuencia génica entre generaciones y ningún nuevo fenotipo se extenderá en la población.

De esta forma, Grafen sostiene que es posible formalizar los pilares del argumento original de Darwin que la genética de poblaciones no captura, entre ellos que la selección natural *maximiza* la eficacia y que el blanco de la selección es la *eficacia individual* (y no la media). El modelo demostraría así formalmente que la selección natural, modificando las frecuencias génicas, optimiza los rasgos individuales y los organiza en fenotipos óptimos que presentan eficacia máxima. En otras palabras, que Darwin tiene razón en sostener que la ‘lucha por la vida’ es la fuente no solo de la variedad, sino también de la complejidad del mundo biológico. En palabras de Darwin, “mediante la conservación y acumulación de variaciones que sean provechosas [...] todo ser tiende a perfeccionarse [...]. Este perfeccionamiento conduce inevitablemente al progreso gradual de la organización” (Darwin 1983, p. 140).

A pesar de sus indudables virtudes, se han lanzado varias críticas al modelo de Grafen. No nos extenderemos aquí en analizar todas ellas¹, sino que nos limitaremos a llamar la atención sobre dos de las hipótesis que subyacen al modelo, y que en nuestra opinión limitan su aplicabilidad. En primer lugar, Grafen defiende reiteradamente que su modelo formaliza el argumento original de Darwin. Sin embargo, la interpretación de la eficacia (*fitness*) como variable escalar fue introducida por Fisher y no por Darwin, quién se limitó a hablar de ‘encaje’ (*fit*) entre el organismo y el entorno. En segundo lugar, y con implicaciones más importantes, es importante señalar que el modelo de Grafen mide el diseño *únicamente a través de su eficacia*, y esto necesariamente conlleva obviar otras consideraciones alrededor de la arquitectura del organismo que son fundamentales para dar razón de ciertos hechos evolutivos. En lo que resta de este artículo, propondremos un modelo que supera estas limitaciones.

3. Diseño, eficacia y robustez

Probablemente, la principal dificultad que entraña el propio concepto de diseño es que carece de una definición única, formal y explícita. En nuestra opinión, una definición de diseño adecuada y fructífera para la biología debería permitir por lo menos lo siguiente: (1) distinguir el *diseño en organizaciones biológicas* del diseño de sistemas no biológicos; (2) decidir cuándo un diseño es *mejor* que otro; (3) deducir si, en caso de serlo, un diseño supone *una mejora* de otro (es decir, si dos diseños que están

¹ El lector interesado puede encontrar las principales en el número monográfico de marzo de 2014 de *Biology & Philosophy* (Vol. 29, Issue 2, pp. 155-270), dedicado íntegramente al proyecto del Darwinismo Formal.

conectados por una relación temporal de ancestro-descendiente pueden ser comparados en términos de optimización).

A lo largo de sus trabajos, Grafen parece interpretar el diseño como la mezcla de caracteres que asegura una eficacia óptima. Sin embargo, la equiparación de diseño y eficacia no ayuda a identificar un diseño concreto ni ofrece criterios para juzgar si un diseño es mejor que otro. Así, por ejemplo, el color de las alas de la mariposa *B. betularia* puede cambiar del blanco al negro y viceversa, según cual sea el color más común de la corteza de los árboles donde suelen posarse. Las ecuaciones de Genética de Poblaciones prevén con precisión estos cambios, pero lo hacen sin analizar en qué consiste cada diseño y sin necesidad de considerar uno de los dos fenotipos como “mejor diseñado” que el otro.

Existe en la literatura especializada una amplia variedad de propuestas que intentan caracterizar el diseño biológico frente a los sistemas complejos no-biológicos. Podemos citar como ilustración de esto una serie de características que varios autores consideran específicas de los seres vivos:

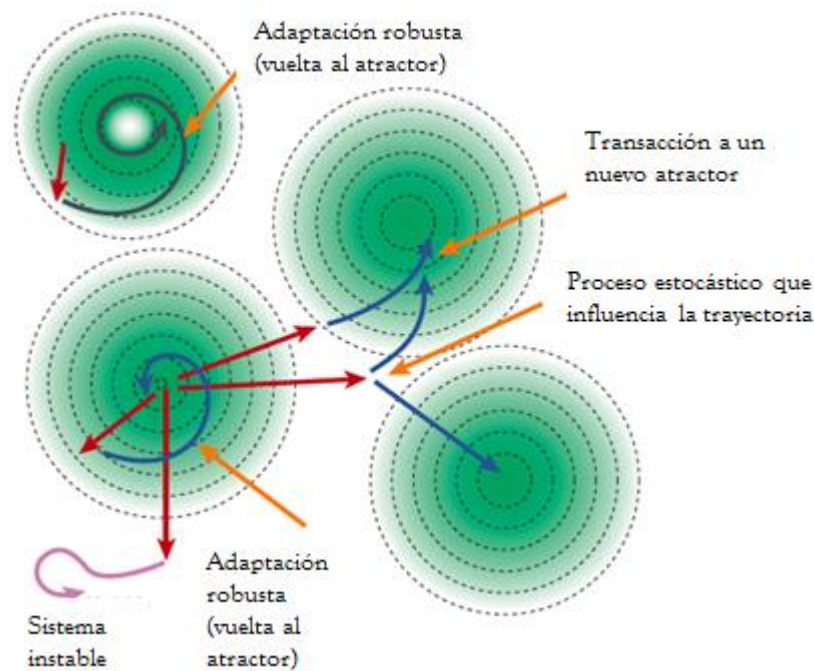
- *Cierre organizacional* (Maturana & Varela 1980, Mossio, Bich & Moreno 2013): esto se refiere, en particular, a un cierre de constricciones (‘constraints’). Un sistema biológico genera sus propias constricciones, necesarias para mantener sus condiciones de existencia y, a su vez, cada una de estas constricciones se genera y preserva gracias al mantenimiento de una red de interdependencias funcionales entre el conjunto de constricciones de la organización del organismo.
- *Apertura termodinámica* (Mossio, Bich & Moreno 2013): un sistema biológico está abierto al intercambio de flujos de energía y materia con su entorno. Como “sistemas disipativos” (Glansdorff & Prigogine 1971), este carácter dinámico y abierto de los organismos vivos es otra condición necesaria de la organización biológica.
- *Diferenciación organizacional* (Saborido, Moreno & Mossio 2010): un sistema biológico está estructurado en módulos distintos que actúan de forma diferenciada por un objetivo común. Una función biológica sería un efecto concreto de un rasgo del organismo –el cual es cerrado organizacionalmente y abierto termodinámicamente– que supone una contribución al auto-mantenimiento biológico.

La eficacia individual no puede por sí sola representar de forma satisfactoria la complejidad de estos conceptos, puesto que no incluye consideraciones sobre la arquitectura del organismo. Para comprender la arquitectura de los organismos debemos fijarnos en la forma en la que sus diferentes rasgos interactúan entre sí, lo que supone tener en cuenta propiedades biológicas tales como la modularidad, la robustez o el mapeo genotipo-fenotipo.

De estos elementos, proponemos considerar tentativamente la *robustez* como el más relevante para nuestros fines. Y el más prometedor, pues su uso en ingeniería proporciona formas de medirla (véase, por ejemplo, Clausing 2004, Bergman *et al.* 2009). Proponemos así una extensión del modelo de Grafen basada en el concepto de *robustez* del diseño y en la ampliación de la analogía termodinámica sugerida por Fisher en relación con su Teorema Fundamental. Mientras que la eficacia resume la capacidad del individuo para reproducirse, nosotros proponemos el uso de la robustez como resumen de su capacidad para sobrevivir a cambios en su entorno.

Existen varias definiciones de robustez en la literatura (Kitano 2004, 2007, Carlos & Doyle 2002, Moczek 2008, Wagner 2011). En la que es probablemente la interpretación más influyente, Kitano define la robustez como la *capacidad de un sistema para mantener sus funciones frente a perturbaciones internas y externas*. De este modo, Kitano propone un espacio de robustez en el cual existen puntos de equilibrios, a los cuales denomina ‘atractores’. Si un sistema robusto es alejado de un atractor, éste tenderá a volver al atractor original (tal y como ocurre, por ejemplo, en el caso de la quimiotaxis bacteriana) o a desplazarse hacia un nuevo atractor (como en la transición del ciclo celular entre G1 y S/G2/M), mientras que un sistema no robusto se disuelve y desaparece (Figura 1).

Figura 1

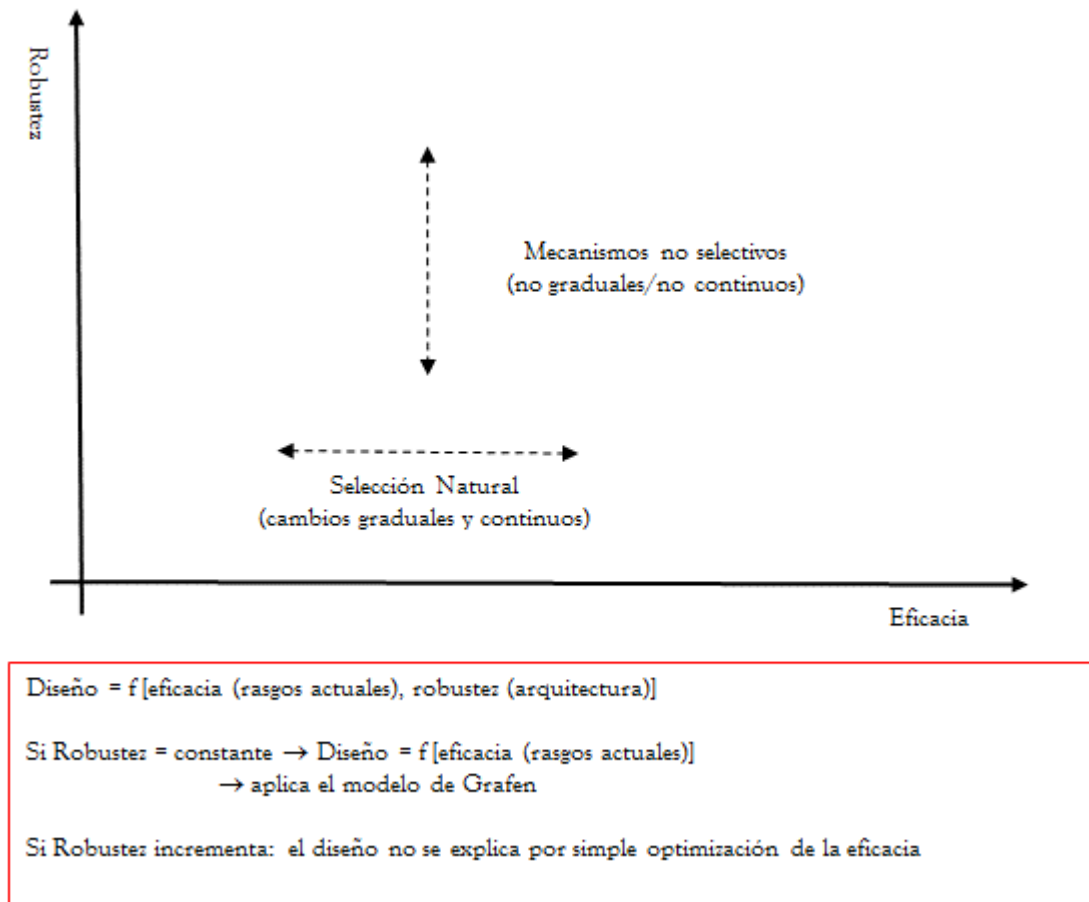


Espacio de robustez (Kitano 2004).

La robustez es una propiedad que se conserva, siempre y cuando la organización, con independencia de los cambios que sufre, mantenga sus funciones. Mientras que la selección natural puede explicar las variaciones de eficacia, una amplia literatura niega que pueda explicar la aparición de nuevos rasgos y nuevas arquitecturas o, dicho de otro modo, las variaciones de robustez (Maturana & Varela 1980, Pigliucci 2008, Wagner 2015, Moczek 2008, Eldredge & Gould 1972). Estas variaciones surgen por otros mecanismos diferentes a la selección natural. Estos mecanismos son no lineales y no progresivos. Por ejemplo, la teoría de la *shifting-balance* (Wright 1982) sugiere que nuevos rasgos aparecen como consecuencia de deriva génica en poblaciones pequeñas y aisladas, por fijación y pérdida casuales de alelos. Otro ejemplo sería el de la reciente propuesta de Wagner (2015), quien identifica *redes genotípicas* virtuales en las que genotipos potenciales, que se diferencian por un elemento, comparten la misma función primaria. El genotipo puede explorar estas redes a través por ejemplo de mutaciones y ganar nuevas funciones sin perder las originales, lo que explica la aparición imprevista de nuevos rasgos. En un trabajo que ya es un clásico, Gould y Vrba (1982) rescataron el concepto de *exaptación* para identificar aquellos rasgos que adquieren valor adaptativo sin pasar por un proceso de selección. De hecho, la fuente de rasgos que alimenta la selección natural se ha identificado también en procesos intrínsecos al organismo. Así, la *teoría de sistemas complejos* considera que los organismos biológicos son sistemas que se auto-regulan en base a leyes de complejidad creciente (Mitchell 2009, Kaufmann 2000). Otros autores, ligados a la investigación Evo-Devo, se centran no tanto en los estados de equilibrios sino en el camino entre estados. Estos caminos están limitados por *restricciones de desarrollo*, y predeterminan que organismos son posibles. Las transiciones a nuevas arquitecturas fenotípicas no son siempre graduales y guiadas por el entorno (Alberch 1991).

Fijándonos ahora en nuestra propuesta particular, señalamos que el espacio lógico del diseño dependerá de estas dos variables: la eficacia (ligada a los rasgos actuales) y la robustez (ligada a la arquitectura) (Figura 2).

Figura 2



Espacio del Diseño y mecanismos que actúan en las dos dimensiones.

Si la robustez se mantiene, los movimientos del fenotipo medio de la población serán únicamente horizontales y guiados principalmente por la acción de la Selección Natural, pues se aplican las condiciones del teorema de Fisher y la eficacia media individual no decrece nunca. Puesto que la robustez no varía frente a la mayoría de los cambios evolutivos, ya que es la propiedad que asegura que las funciones básicas del organismo se mantengan (Kitano 2004), *se puede ignorar en los modelos que estudian los cambios evolutivos a este nivel, incluido el modelo de Grafen*. Si, por el contrario, actúan también mecanismos ajenos a la selección, la eficacia media fluctúa. En el ejemplo de la *B. betularia*, frente al cambio en el color de la corteza, el movimiento sería al principio hacia la izquierda (una reducción de la eficacia individual media) y, posteriormente, a la derecha hasta volver al punto inicial. Estos movimientos pueden formalizarse a través de las ecuaciones de Genética de Poblaciones y de los mecanismos de optimización de la eficacia, tal y como propone Grafen.

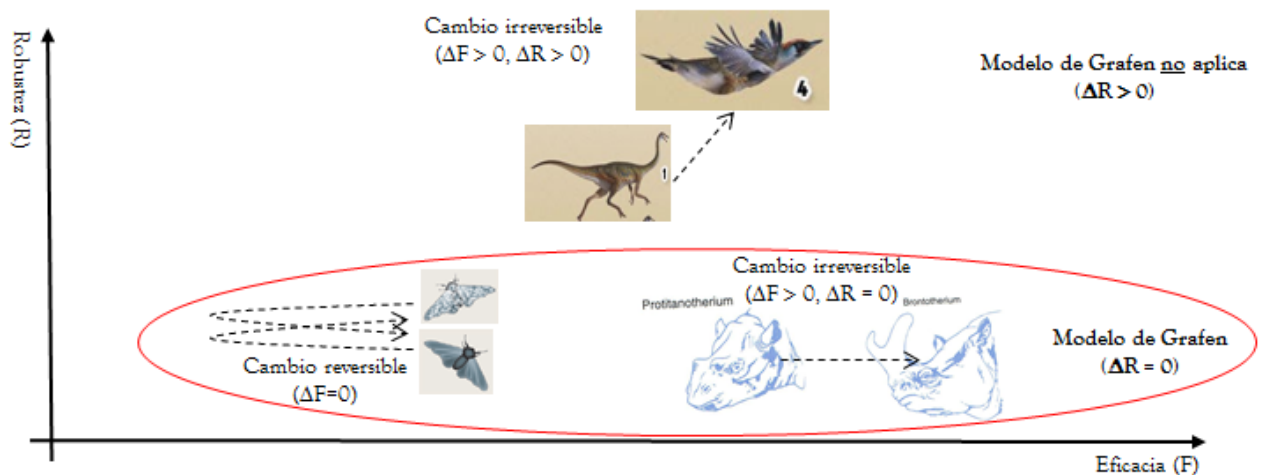
Por otro lado, los movimientos verticales reflejan cambios en la robustez del sistema, provocados principalmente por fuerzas no-selectivas como las que hemos comentado. De esta forma, la robustez se incrementa si el fenotipo se sitúa finalmente en un nuevo atractor. El concepto de diseño en estos casos no se puede capturar únicamente con información sobre la eficacia, puesto que la evolución de los diseños orgánicos no responde a un proceso de optimización. Considerando esto, el modelo de Grafen no parece por lo tanto inmediatamente aplicable.

En base a estas consideraciones, creemos que resulta muy explicativo extender la metáfora termodinámica de Fisher:

- El diseño de un organismo es descrito por su *eficacia* y *robustez*, las cuáles son el equivalente de las *variables de estado* en un sistema termodinámico;

- Los cambios evolutivos en los que actúa solo la Selección Natural (sistema evolutivo aislado) equivalen a sistemas termodinámicos cerrados;
- La conservación de la *robustez* en un sistema evolutivo aislado equivale a la conservación de la *energía* en un sistema termodinámico cerrado;
- El incremento de la *eficacia* individual media en un sistema evolutivo aislado equivale al incremento de la *entropía* en un sistema termodinámico cerrado: ambas cantidades nunca decrecen (esta es la analogía inicial de Fisher en la interpretación de Price con respecto a que el sistema evolutivo tiene que ser aislado);
- La *reversibilidad* de un ciclo termodinámico (donde el cambio de entropía es nulo) equivale a los cambios evolutivos en los que la *eficacia media es la misma al principio y al final* del cambio evolutivo. Una simple modificación de frecuencias de los alelos en una población frente a un cambio en el entorno puede permitir que, si el cambio se revierte, la población, después de una reducción brusca de la eficacia individual media, vuelva a sus condiciones iniciales. Cuando la eficacia se incrementa por el surgimiento de nuevos rasgos o nuevas arquitecturas, el cambio es generalmente *irreversible*: la población no puede volver a su estado original (independientemente de que la robustez se mantenga o no, Figura 3).

Figura 3



Movimientos en el espacio del Diseño.

La tabla siguiente resume estas consideraciones (S es la entropía, F la eficacia media y R la robustez media).




	Termodinámica	Evolución
Descripción estado	Variables de Estado	Eficacia (F), Robustez (R) medias
1ª ley	Conservación de la Energía (en sistemas aislados)	Conservación de la Robustez (en sistemas evolutivos aislados, donde solo actúa la Selección Natural)
2ª ley	La entropía no decrece nunca (en sistemas aislados)	La eficacia no decrece nunca (Fisher), en sistemas evolutivos aislados (Price)
Ciclo Reversible	$\Delta S = 0$	$\Delta F = 0$ (ej. cambios en el color de las alas de <i>B. betularia</i>)
Ciclo Irreversible	$\Delta S > 0$	$\Delta F > 0$

Considerar el diseño como una función de dos variables permite definir qué significa que un diseño sea una mejora de otro, y no simplemente un diseño mejor que otro. Para que se dé lo primero, los dos sistemas deben compartir su historia evolutiva reciente. Esto conlleva que algunos rasgos del sistema se deben conservar, para así justificar que la historia es común, y que algunos otros rasgos deben cambiar en algún sentido, justificando así que el diseño ha sido modificado y, si es el caso, mejorado. Proponemos elegir *eficacia* y *robustez medias* como los rasgos que deben tenerse en cuenta: cuál se modifica, y cómo, depende de la naturaleza del hecho evolutivo.

4. Evolvabilidad y cambios evolutivos

Para ilustrarlo, proponemos aplicar nuestra propuesta a la clasificación de Pigliucci de los conceptos de ‘evolvabilidad’ (*evolvability*) (Pigliucci 2008). Pigliucci describe los efectos de los cambios permitidos por cada tipo de evolvabilidad, en nivel creciente de complejidad: la recombinación del pool génico existente, la exploración del espacio fenotípico y la canalización no casual de la evolución, y la aparición de grandes novedades fenotípicas.

Figura 4

Término sugerido	Escala	Descripción	Efectos	Ejemplo
Heredabilidad (<i>heritability</i>)	Poblaciones	Recombinación del pool génico existente	Determina la respuesta a la selección natural dentro de las poblaciones	
Evolvabilidad (<i>evolvability</i>)	Especies	Depende de la arquitectura genética y de las restricciones ambientales	Impacta la adaptación a largo plazo, canaliza la evolución a lo largo de trayectorias no casuales, permite exploraciones a medio plazo del espacio fenotípico	
Innovación (<i>innovations</i>)	Clados	Incluye la capacidad de superar el conjunto genético existente y las restricciones ambientales, abriendo nuevas áreas del espacio fenotípico hacia nuevas evoluciones	Genera grandes avances fenotípicos (morfológicos, comportamentales o fisiológicos)	

Espectro conceptual de la Evolvabilidad (de Pigliucci 2008, tabla 1).

Si aceptamos nuestro modelo de espacio de diseño, cada tipo de evolvabilidad que distingue Pigliucci refleja un tipo de hecho evolutivo diferente que es posible trazar en el espacio de diseño.

- En la categoría de *heritability*, los hechos evolutivos consisten en cambios de los rasgos actuales bajo la presión del entorno a través del mecanismo de selección natural, describibles con las ecuaciones de genética de poblaciones. La eficacia es maximizada a través de la recombinación de esos rasgos, y la robustez no varía, puesto que no hay nuevas funciones ni una nueva arquitectura. El modelo de Grafen se aplicaría en este caso con éxito.
- Los cambios evolutivos correspondientes a las categorías de *evolvability* e *innovations*, por el contrario, conllevan respectivamente nuevos rasgos y arquitecturas novedosas, es decir, modificaciones de robustez ligadas a mecanismos no selectivos. El sistema se mueve hacia un nuevo atractor en un cambio irreversible. En el nivel de *evolvability*, aparecen nuevos rasgos y nuevas funciones: no se trata entonces de la optimización del diseño actual, sino de una optimización entre diseños potenciales (diseños que incluyen al menos un nuevo rasgo o una nueva función). Finalmente, en el nivel de

innovation, además de nuevos rasgos y funciones, surge toda una nueva arquitectura, que puede incluir, por ejemplo, una mayor modularidad de la organización o nuevas constricciones.

La tabla siguiente resume algunas de las características en cada uno de ellos:

Clasificación	cambio en	rasgos	función	diseño como	blanco optimización	espacio de robustez	mecanismo generador de diseño	transformación
heredabilidad (<i>heritability</i>)	eficacia	mismos	mismas	mezcla óptima de rasgos actuales	el diseño actual	mismo atractor	optimización por Selección Natural	usualmente reversible
evolabilidad (<i>evolvability</i>)	robustez	nuevos	nuevas	integración de nuevos rasgos	entre diseños potenciales	nuevo atractor	Mecanismos alternativos: - Shifting-balance (Wright) - Exaptaciones - Leyes sistemas complejos	usualmente irreversible
innovaciones (<i>innovations</i>)	robustez	nuevos	nuevas	nueva arquitectura	entre arquitecturas	nuevo atractor		irreversible

En conclusión, creemos que el modelo del Darwinismo Formal de Grafen modeliza con éxito ciertos tipos de cambios evolutivos, pero a costa de simplificar en exceso el concepto de diseño. Proponemos por tanto complementar la noción de eficacia con la de robustez para dar con una caracterización del concepto de diseño orgánico capaz de capturar las propiedades de la arquitectura de la organización fenotípica. De esta forma, es posible categorizar y valorar los cambios evolutivos de una forma más adecuada y expresar formalmente el sentido de afirmaciones tales como “mejor diseño” o “mejora de un diseño”.

Bibliografía

- Alberch, P. (1991), “From Genes to Phenotypes: Dynamical Systems and Evolvability”, *Genetica* 84: 5-11.
- Bergman, B., De Maré, J., Svensson, T. y S. Loren (2009), *Robust Design Methodology for Reliability: Exploring the Effects of Variation and Uncertainty*, London: Wiley.
- Darwin, C. (1983), *El Origen de las Especies*, Madrid: EDAF.
- Carlson, J.M. y J. Doyle (2002), “Complexity and Robustness”, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 2538-2545.
- Charnov, E.L. (1976), “Optimal Foraging, the Marginal Value Theorem”, *Theoretical Population Biology* 9(2): 129-136.
- Clausing, D.P. (2004), “Operating Window: An Engineering Measure for Robustness”, *Technometrics* 46 (1): 25-29.
- Eldredge, N. y S.J. Gould (1972), “Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism”, en Schopf, T.J.M. (ed.), *Models in Paleobiology*, San Francisco: Freeman, Cooper and Company, pp.82-115.
- Fisher, R.A. (1930), *Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford: Oxford Clarendon Press.
- Glansdorff, P. e I. Prigogine (1971), *Thermodynamics of Structure, Stability and Fluctuations*, London: Wiley.
- Grafen, A. (1999), “Formal Darwinism, the Individual-As-Maximizing-Agent and Bet-Edging”, *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 799-803.
- Grafen, A. (2007), “The Formal Darwinism project: A Mid-Term Report”, *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1243-1254.
- Grafen, A. (2014), “The Formal Darwinism Project in Outline”, *Biology & Philosophy* 29: 155-174.
- Gould, J.S. y E.S. Vrba (1982), “Exaptation-A Missing Term in the Science of Form”, *Paleobiology* 8(1): 4-15.
- Kauffman, S. (2000), *Investigations*, New York: Oxford University Press.
- Kitano, H. (2004), “Biological Robustness”, *Nature Reviews Genetics* 5(11): 826-837.
- Kitano, H. (2007), “Towards a Theory of Biological Robustness”, *Molecular Systems Biology* 3(1): 137.

- Lewontin, R.C. (1974), *The Genetic Basis of Evolutionary Changes*, New York: Columbia University Press.
- Maturana, H. y F.J. Varela (1980), *Autopoiesis and Cognition: The Realization of the Living*, Dordrecht: Reidel.
- Mitchell, M. (2009), *Complexity. A Guided Tour*, New York: Oxford University Press.
- Mossio, M., Bich, L. y A. Moreno (2013), "Emergence, Closure and Inter-Level Causation in Biological Systems", *Erkenntnis* 78: 153-178.
- Moczek, A.P. (2008), "On the Origins of Novelty in Development and Evolution", *BioEssays* 30: 432-447.
- Parker, G. y J. Maynard Smith (1990), "Optimality Theory in Evolutionary Biology", *Nature* 348: 27-33.
- Pigliucci, M. (2008), "Is Evolvability Evolvable?", *Nature Reviews Genetics* 9(1): 75-82.
- Price, G.R. (1972), "Fisher's 'Fundamental Theorem' Made Clear", *Annals of Human Genetics* 36(2): 129-140.
- Saborido, C., Moreno, Á.J. y M. Mossio (2010), "La dimensión teleológica del concepto de función biológica desde la perspectiva organizacional", *Teorema* 29(3): 31-56.
- Wagner, A. (2011), *The Origins of Evolutionary Innovations*, New York: Oxford University Press.
- Wagner, A. (2015), *Arrival of the Fittest*, London: Oneworld Publications.
- Wright, S. (1982), "The Shifting Balance Theory and Macroevolution", *Annual Review of Genetics* 16: 1-19.